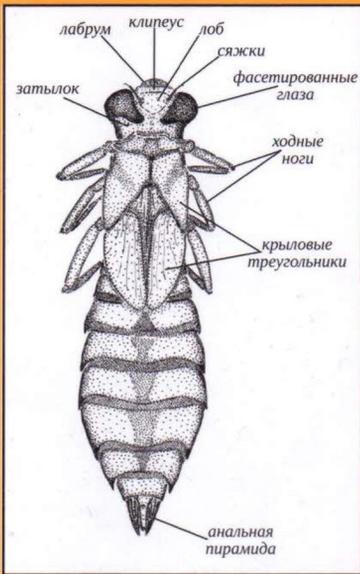


# МАЛЫЙ ПРАКТИКУМ по зоологии беспозвоночных

## Часть 2



А.А. Добровольский  
А.В. Гришанков  
А.И. Гранович



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

# Малый практикум по зоологии беспозвоночных

## Часть 2



Товарищество научных изданий КМК  
Москва — Санкт-Петербург ❖ 2017

УДК 592/595(076.5)

ББК 28.691я73-5

Д56

- Д56 **Добровольский А.А., Гришанков А.В., Гранович А.И.**  
Малый практикум по зоологии беспозвоночных. Часть 2. — М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. — 545 с., ил.

Вторая часть Малого практикума включает характеристику двух крупных таксонов беспозвоночных животных: Annelida, или кольчатые черви, и Arthropoda, или членистоногие. Хотя эти две группы относятся к разным филогенетическим ветвям (Lophotrochozoa и Ecdisozoa), нам представилось удобным объединить их в одном томе, ибо это дало возможность обратить внимание читателей не только на их внешнее сходство, но и на глубокие морфологические различия в организации представителей этих двух групп животных. Книга содержит несколько расширенный круг изучаемых видов, что позволит преподавателям в зависимости от особенностей учебного плана и реальных возможностей вуза, варьировать объекты, предлагаемые на учебных и дополнительных занятиях. Книга снабжена большим количеством специально выполненных для этого издания иллюстраций, которые позволят читателям не только разобраться со строением того или иного организма, но также самостоятельно выполнить достаточно сложные вскрытия. Как и предыдущая часть Практикума, нынешнее издание снабжено микрофотографиями и сканограммами. Они позволяют лучше разобраться в особенностях строения тех или иных объектов.

Книга в основном предназначена для студентов младших курсов биологических факультетов университетов и педагогических вузов, но может быть использована и более широким кругом читателей: от студентов и старших курсов и аспирантов, не являющихся зоологами, но так или иначе связанных с зоологическими объектами, до школьников из биологических кружков и специализированных биологических классов.

Рецензент

д.б.н., профессор РАН *Е.Н. Темерева*

*Печатается по решению Учебно-методической комиссии Биологического факультета  
Санкт-Петербургского государственного университета*

ISBN 978-5-9907326-6-7  
978-5-9500591-5-5 (2)

© А.А. Добровольский, А.В. Гришанков,  
А.И. Гранович, текст, 2017  
© А.А. Добровольский, А.А. Миролубов,  
Д.Ю. Крупенко, С.В. Щенков,  
иллюстрации, 2017  
© Товарищество научных изданий КМК,  
2017

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Вашему вниманию предлагается вторая часть учебного пособия «Малый практикум по зоологии беспозвоночных». С момента выхода первой части пособие стало одним из надежных помощников преподавателей при проведении практических занятий по зоологии беспозвоночных в Санкт-Петербургском государственном университете. Студенты используют его как справочный материал во время занятий, как важный источник для самостоятельной подготовки. Востребованными оказались и краткие характеристики групп, которые предваряют материал «практических занятий», и послесловия к каждому занятию, позволяющие чуть больше узнать о каждом объекте. Студенты получили возможность заранее готовиться к практическому занятию, впервые в практику проведения занятий было введено знакомство с электронограммами, осваивать которые можно и вне ограниченного времени аудиторной работы. Значительно более эффективно стали проводиться отработки пропущенных практических занятий. Наконец, книга оказалась весьма важной и для подготовки к экзаменам. В целом сейчас уже нам трудно представить как мы бы смогли обходиться без этого пособия, которое, как мы знаем, также активно используется и нашими коллегами в других университетах. Для авторского коллектива это означает, что выбранный нами путь (структура изложения, форма подачи, сущностное описание объектов «из первых рук») в целом оказался верным и что анонсированное еще в первой части пособия продолжение необходимо.

Таким образом, мы воспроизводим во второй части пособия хорошо зарекомендовавшую себя форму и структуру изложения (более детально со структурными дидактическими особенностями пособия читатель может ознакомиться во вводных разделах первой части «Малого практикума»). Изложение материала ведется по «Темам», каждая из которых может включать описание работы по нескольким «Препаратам». Подобно первой части предлагаемая книга в определенном смысле избыточна для использования на практикуме по зоологии на 1 курсе: преподаватели имеют возможность выбрать определенные темы в зависимости от конкретной продолжительности практикума по учебному плану и наличия/отсутствия тех или иных объектов. Еще одна важная особенность всего издания продолжается во второй части пособия. Основу его иллюстративной части составляют оригинальные рисунки, выполненные с конкретных препаратов, имеющихся в коллекции кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ или с серий вскрытий соответствующих объектов. Большинство рисунков к книге сделано А. А. Добровольским; в остальных случаях авторство рисунка/электронограммы указано в подписях. В отдельных случаях, для более наглядного знакомства с объектами, в дополнение к таким рисункам приведены и схемы (обобщенные изображения). Использование схем всегда сопровождается соответствующими указаниями в подписях к иллюстрации.

Материал этой книги включает описание объектов практикума, представляющих кольчатых червей и членистоногих. То есть, тех групп, для совместного обозначения которых ранее использовался термин «Articulata» («членистые»), объединявший их в соответствующий таксон. Существование этого таксона, как филогенетически единой группы более не поддерживается. Напротив, многочисленные данные свидетельствуют от том, что кольчатые черви (Annelida) и членистоногие (Arthropoda), представляют два различных крупных филогенетических ствола первичноротых животных, соответственно Lophotrochozoa и Ecdisozoa. Однако построение тела из отдельных сегментов, более или менее дифференцированных и специализированных (метамерия) объективно является общим принципом организации тела представителей обеих групп. Этот эволюционный параллелизм сам по себе заслуживает внимательного рассмотрения и оценки. Безусловно, этот вопрос не входит в задачи предлагаемого пособия. Мы лишь будем использовать преимущества сходства конструктивного принципа организации для более лаконичного описания объектов, относящихся к этим двум крупным группировкам.

Для читателей, мало искушенных пока в разнообразии организмов, необходимо добавить, что знакомство со строением представленных во второй части «Малого практикума...» объектов имеет и еще один, скрытый на первый взгляд смысл. Дело в том, что членистоногие (Arthropoda) — это самая разнообразная по видовому составу группировка организмов на планете. Даже по самым скромным оценкам (1–1,5 млн) количество видов членистоногих в несколько раз превышает количество видов всех остальных живых организмов вместе взятых. Так что при знакомстве с ними помните — перед вами одно из наиболее удачных «конструктивных решений» природы. Вероятно, одна из вершин эволюции многоклеточных животных.

В условиях стремительно меняющихся представлений о филогенетической структуре разнообразия многоклеточных животных продуктивным представляется и применяемый в этом пособии достаточно осторожный подход к определению места рассматриваемых групп в макросистеме группировок ранга типа. Пропаганда той или иной «филогенетической модели» также не входит в задачи пособия. Более того, мы старались в кратких комментариях отражать разные точки зрения на положение той или иной группы. Этот подход предполагает использование традиционной, «линнеевской» ранговой номенклатуры для тех группировок, положение которых в системе на момент выхода пособия не подвергается сомнению. В этом случае ранг таксона указан в скобках после его имени. В то же время мы используем условные названия макротаксономических групп, филогенетическая целостность которых подвергается сомнению или определенно пересмотрена в последние годы (названия «в кавычках» для пара- и полифилетических групп). С пересмотром родственных отношений между макротаксонами связано и употребление в некоторых случаях характерной для современной научной литературы безранговой номенклатуры, определяющей только соподчинение таксонов. В тех случаях, когда она применяется в нашем пособии, традиционный

ранг таксона в скобках не приводится. Это значит, что в оригинальных работах соответствующие ранги для обозначенных таксонов не предлагаются. При развернутом описании систематического положения объекта в последнем случае нам остается только отражать иерархию таксонов в форме «Таксон А: подчиненный Таксон Б: подчиненный Таксон В...». В целом такой подход, в котором где это возможно используется ранговая номенклатура, где невозможно — система, дополненная безранговыми категориями и обозначением сборных группировок, можно обозначить как «полуконсервативный». Именно он был реализован в первой части «Малого практикума...», а вторая часть только продолжает эту традицию.

Время, прошедшее с момента выхода в свет первой части «Малого практикума...» позволяет более определенно взглянуть на адресность книги. Основные «потребители» практикума — студенты младших курсов университетов, обучающиеся по направлению «Биология». Для базовых курсов «Общая зоология» и «Зоология беспозвоночных» бакалавриата Биология книга, наряду с другими источниками, может рассматриваться в качестве основной учебной литературы. Однако, как мы и предполагали, круг лиц, заинтересованных в выходе второй части пособия оказывается существенно шире. Поэтому мы с уверенностью можем сказать, что книга будет востребована также преподавателями университетов, в которых зоология не является профильным предметом, преподавателями внешкольного дополнительного образования, учителями средних школ. Мы адресуем пособие и всем, кто, независимо от возраста, проявляет интерес к зоологии. «Малый практикум по зоологии беспозвоночных» дает возможность самостоятельного знакомства со строением многоклеточных животных.

## ТЕМА: КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ — *Annelida* (тип)

Обширной группе кольчатых червей (*Annelida*) в учебной литературе традиционно уделяется большое внимание. С одной стороны, кольцецов объединяют с другими таксонами, для которых характерно спиральное дробление, в большую группу *Spiralia*. В состав последней обычно включают также плоских червей, моллюсков, немертин, эхиурид и сипункулид. С другой стороны, кольчатые черви обладают отчетливо сегментированным телом, состоящим из того или иного количества сегментов (метамеров, или члеников). Для некоторых зоологов это обстоятельство служило серьезным основанием для сближения *Annelida* с членистоногими животными (*Arthropoda*) и выделения особой группы *Articulata* (членистые). Но у членистоногих настоящее спиральное дробление отсутствует<sup>1</sup> и, следовательно, очень многим их включение в группу *Spiralia* представляется необоснованным. Серьезное противоречие между этими двумя точками зрения существует и по сей день. Данные, полученные с использованием молекулярно-биологических и биохимических методов, еще больше усложнили картину, поскольку показали возможность существования тесных филогенетических связей между членистоногими и нематодами. Таким образом, положение кольцецов — этих древних метамерных, целомических животных, которых обычно помещали в самую середину филогенетического древа (в основание обширной ветви *Protostomia* — см., например, В. А. Догель. Зоология беспозвоночных. Изд. 6-е. М.: Высшая школа, 1975), среди остальных *Animalia* в настоящее время является предметом серьезной дискуссии.

Сама группа *Annelida* достаточно целостна и, в соответствии с традиционными взглядами, включает три таксона: *Polychaeta* (полихеты, или многощетинковые кольцецы), *Oligochaeta* (олигохеты, или малощетинковые кольцецы) и *Nigudinea* (пиявки), которым в старой ранговой системы традиционно придавался ранг классов (см. также с. 000 и 000). Полихеты — это преимущественно свободноживущие морские организмы, тогда как эволюция олигохет и пиявок была, в первую очередь, связана с освоением пресных вод и наземных местобитаний.

У представителей двух последних таксонов на теле имеется ограниченное несколькими сегментами утолщение — пояс, или *clitellum*. Это специализированный участок покровов, который особенно отчетливо заметен в период полового размножения. По этому признаку олигохеты и пиявки объединяются под общим названием *Clitellata*, или поясковые. Этот таксон (подтип) обычно рассматривается как сестринская группа многощетинковых кольцецов (*Polychaeta*), у представителей которых пояс отсутствует. Соответственно в традиционных вариантах системы аннелид многощетинковых кольцецов помещали в подтип *Aclitellata*, или беспоясковых.

В целом *Annelida*, или кольчатые черви характеризуются следующими признаками.

1. Тело кольчатых червей обычно состоит из трех отделов: простомииума, или предротовой лопасти, сегментированного, или метамерного туловища и пигидия, или анальной лопасти. Сегменты, или метамеры, образующие туловище, исходно имеют одинаковое строение. Такая сегментация называется гомономной. Однако у некоторых кольчецов (ряд Polychaeta) имеет место региональная дифференциация сегментов, которые в разных участках тела заметно отличаются друг от друга. В подобных случаях речь идет о гетерономной сегментации.

Все сегменты тела, независимо от особенностей их строения, сходны друг с другом по способу закладки и формирования, включая некоторые детали генетической детерминации этих процессов. Это обстоятельство позволяет рассматривать все сегменты как структуры гомологичные друг другу. Так как сегменты располагаются последовательно один за другим, образуя своего рода «серию», их обычно называют сериальными гомологами. Простомииум и пигидий к числу сериальных гомологов не относятся, так как закладываются и формируются они иначе, нежели настоящие сегменты (подробнее см. с. 000).

2. У многощетинковых кольчецов (Polychaeta), которые рассматриваются как исходная (базальная) группа Annelida, туловищные сегменты, как правило, несут парные лопастевидные придатки — пароподии, снабженные щетинками. У олигохет и самых примитивных пиявок от пароподий остаются только щетинки.

3. Тело кольчатых червей, как правило, покрыто тонкой, прозрачной кутикулой. Кожно-мышечный мешок хорошо развит. Представители каждого класса демонстрируют присущие только им специфические особенности его организации (подробнее см. с. 000, 000, 000).

4. В большинстве случаев имеется вторичная полость тела, или целом. Целомические мешки, стенки которых образованы перитонеальным эпителием (синонимы: целотелием, мезотелием), располагаются по два в каждом сегменте. Плотнo прилегающие друг к другу стенки целомических мешков, расположенных в двух соседних сегментах, образуют поперечные перегородки — диссепименты, которые, соответственно, состоят из двух слоев клеток мезотелия. Точно также между мешками одного сегмента формируется продольно расположенная двухслойная перегородка — мезентерий. Каждый мешок часто бывает связан с поверхностью тела коротким протоком — целомодуктом, имеющим мезодермальное происхождение.

У более специализированных форм (Hirudinea) метамерный целом вторично заменяется единой системой целомических каналов, которые часто называются лакунами.

5. Пищеварительная система сквозная. Ротовое отверстие располагается на первом туловищном сегменте. Оно ведет в эктодермальную переднюю кишку, характер дифференцировки которой, определяется особенностями питания конкретных групп кольчецов. Самые передние отделы пищеварительного тракта (букальный отдел, глотка, реже мускулистый хоботок) могут выворачиваться или выдвигаться наружу через ротовое отверстие. Энтодермаль-

ная средняя кишка обычно представляет собой прямую трубку. Иногда она несет выросты (д и в е р т и к у л ы). Реже средняя кишка образует простую петлю (см. ниже). Эктодермальная задняя кишка открывается анальным отверстием, которое расположено на пигидии (анальной лопасти).

6. Большинство кольчатых червей имеет хорошо развитую кровеносную систему «з а м к н у т о г о» типа. Иногда ее называют «з а к р ы т о й». Сосуды **не имеют** эндотелиальной выстилки и залегают во внеклеточном матриксе между эпителиями, ограничивающими целомические мешки и различные внутренние органы. Собственно, стенку любого сосуда образует базальная пластинка, подстилающая соответствующий участок целотела.

Роль пропульсаторного органа в большинстве случаев берет на себя с п и н н о й к р о в е н о с н ы й с о с у д, реже несколько специализированных кольцевых сосудов (к о л ь ц е в ы е с е р д ц а). У многих Hirudinea кровеносная система частично или полностью редуцируется и функционально замещается упрощавшейся выше системой целомических каналов.

7. Специализированные органы дыхания у большинства кольчатых червей отсутствуют — газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Наряду с этим довольно обычны и формы, у которых на теле появляются нитевидные, разветвленные, перистые и т. п. придатки, функционирующие как органы водного дыхания — ж а б р ы.

8. Экскреторная система может быть образована органами разных типов и разного происхождения. У ряда кольчатых червей органы выделения представлены модифицированными п р о т о н е ф р и д и я м и, тогда как у других их сменяют м е т а н е ф р и д и и. Метанефридий состоит из открывающейся в целом ресничной воронки, или н е ф р о с т о м а и выводного протока, пронизывающего диссепимент. В следующем сегменте проток образует плотный клубок — ж е л е з и с т ы й о т д е л. Здесь же он открывается наружу экскреторной порой, или н е ф р о п о р о м.

Иногда прото- или метанефридии объединяются с п о л о в ы м и в о р о н к а м и (г о н о д у к т а м и). Традиционно считается, что гонодукты происходят из целомодуктов, т.е. органов мезодермального происхождения. Такие смешанные по происхождению органы называются н е ф р о м и к с и я м и. Обычно каждый сегмент несет по паре органов выделения.

9. Центральная нервная система (ЦНС) в типичном случае представлена состоящим из двух сближенных ганглиозных масс н а д г л о т о ч н ы м г а н г л и е м (м о з г о м), отходящими от него и огибающими глотку окологлоточными коннективами, парным п о д г л о т о ч н ы м г а н г л и е м и двумя п р о д о л ь н ы м и н е р в н ы м и с т в о л а м и, которые расположены вентрально и тянутся вдоль всего тела червя, вплоть до его заднего конца. По ходу стволов в каждом сегменте располагаются парные с е г м е н т а р н ы е г а н г л и и. Если стволы занимают вентро-латеральное положение и широко расставлены, так что сегментарные ганглии соединены протяженными поперечными нервными тяжами — к о м и с с у р а м и, то такую нервную систему обычно называют

брюшной нервной лестницей. Если продольные тяжи сильно сближены и занимают медиальное положение, а расположенные на них нервные узлы внешне объединяются в единый сегментарный ганглий, то такая нервная система называется брюшной нервной цепочкой.

10. Кольчатые черви обладают специализированными рецепторными структурами, которые могут входить в состав сложных органов чувств (глаза, нухальные органы — см. ниже), но могут быть представлены и одиночными рецепторами.

Строение органов зрения — глаз сильно варьирует в зависимости от особенностей поведения, питания и образа жизни. У активно плавающих планктонных форм они могут быть очень крупными и сложно устроенными. Обитатели бентоса, как правило, имеют простые глазки. Виды, поселяющиеся в грунте, обычно лишены глаз, что, однако не означает отсутствия у них фоточувствительности — фоторецепторы в подобных случаях поодиночке разбросаны по поверхности тела.

Органы химического чувства (хеморецепторы) также могут быть представлены как настоящими многоклеточными нухальными органами, или ресничными ямками, так и одиночными сенсиллами.

Одиночные сенсиллы (по-видимому, главным образом, хемо- и механорецепторы) располагаются непосредственно в покровах тела или концентрируются на поверхности различного рода усиковидных придатков. Последнее характерно для Polychaeta (см. с. 000).

11. Исходно половая система кольчатых червей, в частности полихет, крайне примитивна. Гонады, представляющие особой скопления первичных половых клеток (гониев), связаны с перитонеальным эпителием и выдаются в просвет целомов. Развивающиеся половые клетки поступают в целом, где и происходит их окончательное созревание. Специальные половые протоки у многих форм отсутствуют, однако чаще они представлены особыми органами мезодермального происхождения — целомодуктами, состоящими из ресничной воронки и протока. Собственно воронка обращена в целом, а отходящий от неё узкий проток открывается на поверхности тела наружным половым отверстием — гонопором. У ряда форм (некоторые полихеты) половые воронки эктодермального происхождения могут формироваться вторично в период полового созревания прямо на каналах протонефридиев.

У более примитивных форм (многие полихеты) половые клетки (гаметы) формируются в большей части сегментов тела. Черви раздельнополы. Оплодотворение наружное — половые продукты и самцов, и самок выбрасываются непосредственно в воду. Более специализированные представители таксона (олигохеты и пиявки) приобрели гермафродитную половую систему, количество половых сегментов у них резко ограничено. Отчетливо выражена тенденция к изоляции процесса оплодотворения от внешней среды (подробнее см. с. 000).

12. Дробление полное, спиральное, детерминированное, неравномерное. Развитие исходно с метаморфозом. Из яйца развивается личинка трохорофа (см. с. 000, 000). Метаморфоз протекает по типу анаморфоза, т. е. сопрово-

ждается увеличением количества сегментов за счет их последовательной закладки в зоне роста. Такой «вставочный» рост животного получил название анаморфного роста; он продолжается вплоть до достижения организмом видоспецифичного количества сегментов, характерного для взрослой особи. У аннелид зона роста приурочена к передней границе пигидия.

У пресноводных и, тем более, наземных форм (*Oligochaeta* и *Hirudinea*) ранние стадии развития протекают в яйцевом коконе, т. е. в изолированном от внешней среды пространстве. Во внешнюю среду выходят почти полностью сформированные организмы, хотя они еще неполовозрелы и обладают небольшими размерами. Обычно их называют ювенильными особями, или ювенилями.

## **Aclitellata, или беспоясковые кольчецы (подтип)**

### **Polychaeta, или полихеты (многощетинковые кольчецы) (класс)**

*Материал.* Традиционно знакомство с полихетами проводится на примере представителей сем. *Nereididae*, в организации которых достаточно полно выражены признаки, присущие эррантным формам (см. ниже). Наиболее доступны *Nereis pelagica*, *Alitta virens*<sup>2</sup> и лабораторная культура *Platynereis dumerilii*. Первые два вида весьма обычны на Белом море, где их можно легко добыть в необходимом количестве на литорали и верхней сублиторали. Для последующего использования на занятиях червей фиксируют 70°-ным спиртом или, что предпочтительнее, жидкостью Буэна. Для того чтобы получить червей с вывернутыми буккальным отделом и глоткой, живого нереиса нужно перед фиксацией не очень сильно сдавить пальцами за перистомииумом. Как только червь вывернет наружу стенки буккальной полости и часть глотки, на передний конец тела накладывают лигатуру, для чего можно использовать обычные нитки. Перетяжка должна быть достаточно тугой, чтобы червь не мог вернуть передний отдел пищеварительного тракта обратно. Подготовленных таким образом червей фиксируют обычным способом.

Из фиксированных червей следует также изготовить толстые поперечные срезы. С помощью лезвия безопасной бритвы из средней части тела нереиса вырезают небольшие кусочки (по 10–15 сегментов), которые в дальнейшем целлоидинируют в жидкости Петерфи. После уплотнения целлоидина в хлороформе эти кусочки разрезают на отдельные сегменты. Делать это нужно аккуратно, чтобы не повредить параподии. Из отдельных толстых срезов (сегментов) изготавливают постоянные препараты, которые можно предварительно окрасить квасцовым кармином. Так как предварительное целлоидинирование позволяет сохранить на срезе все внутренние органы, эти препараты можно использовать не только для знакомства со строением параподий, но и для изучения общей топографии внутренних органов в теле полихеты.

Для изготовления гистологических срезов червей фиксируют специальными фиксаторами (например, жидкостью Буэна) и срезы толщиной 4–6 мкм окрашивают гистологическими красителями (гематоксилин Гейденгайна, гематоксилин Бемера, гемалаун и т. п.). Удобнее всего на занятиях использовать поперечные срезы через туловищные сегменты и фронтальные срезы через задний конец тела с пигидием.

Несколько сложнее получить материал по личиночным стадиям развития (трохофоры, нектохеты). Разбор планктонных проб может принести разновозрастный и разнообразный по видовому составу материал, но в любом случае он не будет массовым.

Личинок, находящихся на нужных стадиях развития, в большом количестве можно получить лишь в лабораторных условиях. Для этого во время хода («роения») (см. с. 000) *Alitta virens* собирают зрелых и еще не отметавших половые продукты червей. В контролируемых лабораторных условиях получают половые продукты и далее выращивают личинок нужного возраста. Источником материала для практических занятий по развитию полихет могут служить и лабораторные культуры *Platynereis dumerilii*.

Личинок на определенных стадиях развития фиксируют каким-либо гистологическим фиксатором, окрашивают и изготавливают тотальные препараты. Для окрашивания можно использовать квасцовый или борный кармин, но лучшие результаты дает использование спиртового раствора эозина.

Личиночные стадии развития нереидид могут быть заменены соответствующими личинками *Polygordius*, вполне доступными в Черном море. Они в немалом количестве встречаются в планктонных пробах на протяжении почти всего лета. Так же как и в предыдущем случае собранных личинок сначала фиксируют, а затем изготавливают из них окрашенные тотальные препараты.

Материал для знакомства с так называемыми «седентарными» полихетами также может быть собран на Белом море. На занятиях можно предлагать студентам представителей разных отрядов, в частности Terebellida или Sabellida. Правда, беломорские виды не очень крупные, и для работы с ними придется использовать бинокляры. Живущие в норках на песчаных пляжах пескожилы *Arenicola marina* (Arenicolidae) характеризуются крупными размерами и также могут стать объектом изучения.

Для знакомства с олигомерными формами используют обычных на Белом море динофиллюсов (*Dinophilus*). Отмытых из нитчатых водорослей червей фиксируют жидкостью Буэна. В последующем из этого материала изготавливают тотальные препараты, окрашенные квасцовым или борным кармином. При заключении объектов в бальзам желательно располагать часть червей боком, а часть фронтально. Другим источником динофиллюсов могут служить и стационарные морские аквариумы, в которых эти черви иногда размножаются в большом количестве. Чаще всего это виды из более южных морей, которые в некоторых отношениях предпочтительны, нежели обычный в наших северных морях *Dinophilus vorticoides*. Как правило, эти черви менее пигментированы, что значительно облегчает изучение их внутреннего строения.

Полихеты — это широко распространенная группа преимущественно свободноживущих морских червей с длинным, состоящим из значительного числа сегментов (полимерным) телом. Однако среди них встречаются, правда, в небольшом количестве и солоноватоводные, и даже пресноводные виды. Есть среди полихет и олигомерные виды, тело которых состоит всего из нескольких члеников (см. с. 000).

Система и состав рассматриваемого таксона в настоящее время служат предметом дискуссий. Долгое время полихет разделяли на две группы: Errantia, или бродячие полихеты, и Sedentaria, или сидячие полихеты, которым придавался ранг отрядов или даже подклассов. Однако уже достаточно давно от такого деления отказались, поскольку обе эти группировки оказались искусственными. Названия «эррантные» и «седентарные» в настоящее время используются лишь как морфологические и биологические характеристики, которые не отражают филогенетических отношений между разными таксонами полихет. С этой оговоркой мы и будем использовать их в дальнейшем.

Наиболее типичные эррантные формы встречаются среди представителей таксонов Phyllodocida и Eunicida. Для них, как правило, характерны отчетливо выраженная гомономная сегментация и наличие хорошо развитых лопастных пароподий, попарно расположенных на всех сегментах тела и несущих пучки щетинок. Обычно эррантные (бродячие) полихеты ведут активный образ жизни и свободно перемещаются по поверхности морского дна или в расщелинах между камнями, ризоидами ламинарий и т. п.

Седентарные, или сидячие полихеты характеризуются иным набором признаков. Их пароподии часто приобретают вид несущих щетинок небольших бугорков и валиков. У седентарных полихет выражена региональная дифференциация сегментов — сегменты, расположенные в разных участках тела, специализируются на выполнении разных функций. Это приводит к появлению морфологических различий между ними, в результате чего тело оказывается в той или иной мере подразделенным на несколько отделов. Обычно у седентарных форм выделяют передний, или т о р а к а л ь н ы й (грудной) и задний, или а б д о м и н а л ь н ы й (брюшной) отделы. Ни по своему происхождению, ни по составу эти группы сегментов не соответствуют отделам тела (тагмам) членистоногих (см. с. 000).

Разработка современной системы полихет еще далека от своего завершения. Даже по вопросу о количестве таксонов соответствующих рангу «отрядов» полихет среди исследователей нет единого мнения. В разных вариантах системы эта цифра колеблется от 17 до 23. Группировка «отрядов» в таксоны более высокого ранга еще более проблематична. Да и состав самих «отрядов» тоже может сильно различаться у разных авторов. Очень показательна в этом отношении судьба таксона Pogonophora. Одни исследователи, не отрицая их родства с кольцецами, рассматривают этих червей как самостоятельный таксон высокого ранга (тип), другие включают их в состав типа Annelida в качестве самостоятельного таксона наряду с полихетами и другими группами, третьи же помещают погонофор в ранге отряда в группу Canalipalpata вместе с теребеллидами, сабеллидами и другими широко распространенными седентарными полихетами.

В отличие от таксонов высокого ранга состав и границы подавляющего большинства семейств можно считать в значительной степени устоявшимися.

Передний, головной конец тела полихет включает п р о с т о м и у м (предротовую лопасть) и п е р и с т о м и у м, имеющий сегментарное происхождение. Простомиум, как правило, несет усиковидные придатки (антенны), количество которых варьирует у разных видов, и две п а л ь п ы. Последние могут быть массивными и относительно короткими, а могут (у ряда седентарных форм) сильно вытягиваться и даже ветвиться, приобретая либо форму тонких щупалец, либо перистых придатков (лучей). Пальпы выполняют разные функции. Простые пальпы представляют собой органы чувств. Тонкие, щупальцевидные пальпы, по всей длине которых с одной стороны проходит тонкий желобок, используются для сбора пищи и транспортировки её к ротовому отверстию (Canalipalpata: Terebellidae, Pectinariidae и др.). А перистые лучи (Sabellidae, Spirorbidae) служат еще и жабра-

ми, так как совмещают пищедобывающую функцию с дыхательной. У некоторых полихет (Arenicolidae, или пескожилы — см. с. 000, Opheliidae, Capitellidae и др.) придатки на простомииуме отсутствуют.

Кроме антенн и пальп на простомииуме обычно располагаются специализированные органы чувств — глаза и нухальные органы.

За простомииумом следует перистомииум — специализированный участок тела, на переднем конце которого располагается ротовое отверстие. По происхождению перистомииум представляет собой видоизмененные один или несколько первых сегментов туловища, слившихся друг с другом. У многих полихет перистомииум несет усиковидные чувствительные придатки — п е р и с т о м и а л ь н ы е у с и к и. Есть полихеты, у которых очень маленький простомииум сливается с перистомииумом в единый отдел.

Собственно туловище построено из варьирующего числа сегментов. У одних видов оно состоит лишь из нескольких метамеров (у достигающего в длину 0,65 мм *Parapodrilus psammophilus* имеется всего 7 сегментов), тогда как у других счет сегментам идет на десятки и даже сотни (тело *Sabella peniculus* включает до 600 сегментов). Все сегменты (или только некоторые из них) несут параподии. Последние представляют собой настоящие, хотя еще и очень просто устроенные конечности. Параподии располагаются на боковых поверхностях туловищных сегментов и исходно имеют вид одно- или двуветвистых выростов той или иной формы. В двуветвистых параподиях обычно различают спинную ветвь — н о т о п о д и ю и брюшную ветвь, или н е у р о п о д и ю. Параподии обязательно снабжены пучками щетинок, концы которых выдаются наружу. Различают большое количество вариантов строения щетинок, что широко используется в систематике этой группы. Кроме обычных щетинок, в параподиях некоторых полихет есть одна или две крупные, массивные щетинки, называемые а ц и к у л а м и. Ацикулы погружены в толщу параподии, и их свободные концы наружу не выступают. Если обычные щетинки служат для усиления сцепления параподии с субстратом, то ацикулы выполняют опорную функцию, придавая параподиям дополнительную упругость.

Достаточно часто параподии несут чувствительные усики. На нотоподии располагается н о т о п о д и а л ь н ы й у с и к, а на неуроподии — н е у р о п о д и а л ь н ы й у с и к.

У многих полихет параподии подвергаются упрощению и даже редукции. В таких случаях они представлены лишь небольшими выростами, имеющими форму бугорка или вытянутого валика, на которых упорядоченно располагаются щетинки. У некоторых видов на части сегментов туловища параподии и связанные с ними щетинки редуцируются полностью (например, у пескожила *Arenicola marina*; см. с. 000).

Заканчивается тело полихет анальной лопастью, или пигидием. Последний может быть относительно крупным, часто треугольной формы и несет два п и г и д и а л ь н ы х (или а н а л ь н ы х) у с и к а. Правда, их может быть и больше. Пигидий полихет, живущих в трубках, часто снабжен парой глазков — когда

эти черви покидают свой домик, они передвигаются задним концом вперед. На пигидии располагается и анальное отверстие.

Кожно-мускульный мешок полихет характеризуется рядом специфических особенностей. Покровы полихет снаружи несут тонкую кутикулу, содержащую фибриллярный белок коллаген. Материал кутикулы секретируется однослойным эпидермисом, в состав которого обычно входят пигментные и железистые клетки.

У некоторых полихет под эпидермисом залегает тонкий слой кольцевых мышечных волокон, однако у очень многих форм он отсутствует. Вместо кольцевых мышц часто имеются трансверсальные дорсолатеральные мышцы<sup>3</sup>, приуроченные лишь к дорсальному и латеральным участкам стенки тела. Они ориентированы перпендикулярно продольной оси тела и не образуют полных замкнутых колец. Такие же неполные трансверсальные мышцы залегают и на вентральной стороне тела. Настоящие кольцевые мышцы, если они имеются, часто занимают самое внутреннее положение в составе кожно-мускульного мешка.

Под слоем трансверсальных мышц могут залегать поддерживающие мышцы, характерные в первую очередь для более архаичных представителей таксона. Они ориентированы косо по отношению к продольной оси тела, но полной спирали не образуют. Внутреннее положение занимают продольные мышцы, которые чаще всего собраны в четыре ленты — две дорсальные и две вентральные. Кроме того, внутреннее пространство сегмента обычно пересекают косые и диагональные мышцы. Первые идут от средней линии вентральной поверхности к основанию параподий; вторые ограничивают изнутри вентральные продольные мышечные тяжи. Разнообразные мышечные пучки, присутствующие в параподиях, образуют сложные параподиальные комплексы. В целом мышечные элементы кожно-мускульного мешка полихет характеризуются более сложной организацией и дифференциацией, нежели мышечные структуры других червеобразных организмов (плоских червей, нематод — см.: Тихомиров и др. Малый практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 1. М., СПб.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 207 и 263).

Пищеварительная система полихет устроена относительно просто и за небольшими исключениями представляет собой прямую трубку, открывающуюся расположенным на перистомииуме ротовым отверстием и заканчивающуюся на пигидии анальным отверстием. Наиболее сложно дифференцирована передняя кишка. Ротовое отверстие ведет в ротовую (буккальную) полость, за которой следует глотка. Организация глоточного аппарата у представителей разных таксонов многощетинковых кольцецов заметно различается, однако все это разнообразие может быть сведено к двум основным типам. Одни полихеты обладают так называемой аксиальной глоткой, непосредственным продолжением которой является пищевод. На внутренней поверхности буккальной полости и переднего отдела глотки располагается специальное вооружение (челюсти, зубы, крючки и т. д.) (рис. 1, А). При выворачивании переднего отдела пищеварительного тракта стенки буккальной полости и дистального отдела глотки вместе со своими кутикулярными зубчиками перемещаются наружу и облекают сдвигающийся

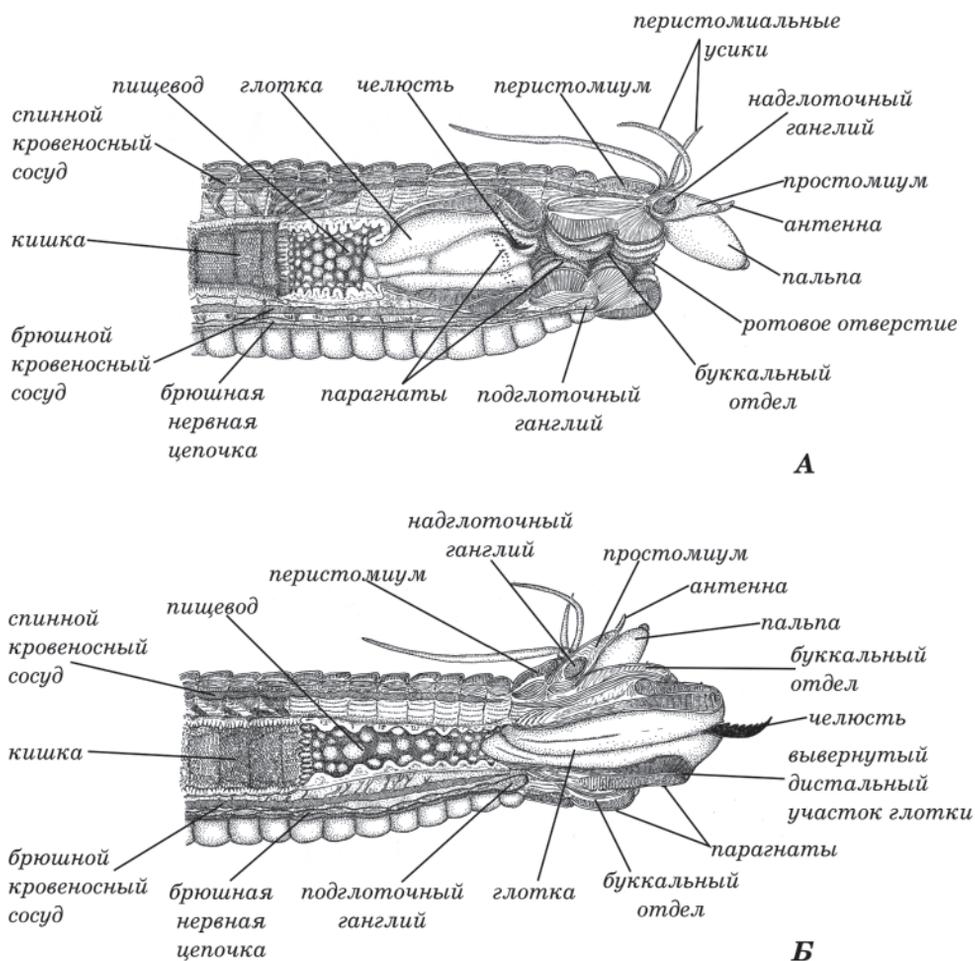


Рис. 1. Схема организации переднего отдела пищеварительной системы нереид (разрез в мидсагиттальной плоскости).

*А* — буккальный отдел и глотка ввернуты; *Б* — буккальный отдел и дистальный участок глотки (до уровня максимально выдвигающихся вперед челюстей) ввернуты наружу. Мышечный аппарат буккального отдела и глотки сильно схематизирован.

вперед мускулистый задний отдел глотки. При этом крупные челюсти оказываются на конце вывернутого отдела пищеварительной системы. Они залегают по бокам от отверстия, ведущего в пищеварительный тракт (рис. 1, *Б*). Длина вывернутого буккального отдела может заметно превышать длину отгибающегося при этом вверх небольшого простомуума.

Иначе устроена вентральная «глотка», или бульбовидный мышечный орган, называемый также вентральным бульбусом. С пищеводом, который берет начало непосредственно от ротовой полости, вентральный

бульбус непосредственно не связан. В действительности, это всего лишь мускулистый вырост вентральной поверхности ротовой полости, который участвует в захватывании пищи и соответственно способен высовываться через ротовое отверстие наружу.

За глоткой (независимо от ее типа) следует простой трубчатый пищевод, в который, как правило, открываются протоки слюнных желез. У ряда полихет задняя часть пищевода подразделяется на несколько хорошо выраженных отделов — провентрикулюс, или преджелудок; вентрикулюс, или желудок и поствентрикулюс. За пищеводом следует обычно прямая и длинная средняя кишка. Иногда, правда, она образует петлю (Pectinariidae). Заканчивается пищеварительный тракт задней кишкой, или ректумом. Анус, как уже было сказано ранее, расположен на пигидии.

У большинства полихет (за очень редкими исключениями) имеются органы водного дыхания — жабры. Генезис последних может быть весьма различен. Иногда в жабры дифференцируются определенные участки нотоподий — либо нотоподиальный усик, либо сама лопасть нотоподии. Иногда же, как уже упоминалось выше, функции жаберных придатков берут на себя специализированные ветвящиеся пальпы. Только у самых мелких форм газообмен осуществляется через всю поверхность тела.

Кровеносная система замкнутого (закрытого) типа, что обеспечивает канализированный ток крови. Она включает продольные и поперечные сосуды и сложную капиллярную сеть. Мышечные пучки, определяющие сократимость некоторых сосудов, и, в первую очередь, спинного кровеносного сосуда, который у полихет выполняет функции пропульсаторного органа, формируются клетками целотелия (мезотелия).

Выделительная система представлена либо протонефридиями, либо метанефридиями, которые попарно располагаются в сегментах тела. Протонефридии полихет, как правило, включают особый тип терминальных клеток, или циртоцитов, — соленоты. В отличие от циртоцитов плоских червей, которые несут целый пучок ресничек (так называемое «мерцательное пламя») терминальные клетки полихет моноцилиарны. Каждый протонефридий, обычно, несет довольно большое количество терминальных клеток.

У некоторых седентарных полихет количество сегментов, несущих экскреторные органы сильно ограничено. Нефридиопоры, как правило, располагаются вентрально у основания параподии. Считается, что и протонефридии, и метанефридии имеют эктодермальное происхождение.

В ряде случаев образуются нефромиксии (см. выше) в результате слияния протонефридиев или метанефридиев с половыми воронками (целомодуктами).

Центральная нервная система (ЦНС) полихет включает расположенный в простомиуме, перед ротовым отверстием мозг — надглоточный ганглий. По сути дела, это два сближенных ганглия, соединенных между собой серией поперечных (мозговых) комиссур. От мозга берут начало специальные нухальные и оптические нервы, направляющиеся к соот-

ветствующим органам чувств, расположенным на простомииуме. Назад от мозга отходят две окологлоточные коннективы, которые справа и слева огибают передний отдел пищеварительного тракта (глотку). По ходу коннектив располагаются ганглии (один или несколько), от которых иннервируются перистомиальные усики.

За глоткой коннективы продолжают в виде парных продольных брюшных нервных стволов. Последние могут быть широко расставлены, но при этом в каждом сегменте они соединены длинной поперечной комиссурой. Это типичная «брюшная нервная лестница», которая, однако, у полихет встречается не так уж часто (неотеническая форма *Dinophilus* — с. 000, некоторые Sabellidae). Обычно же два продольных ствола сильно сближены и в той или иной степени прилегают друг к другу. Очень часто парные ганглии в каждом сегменте объединяются и образуют единый сегментарный ганглий. Между ганглиями стволы могут сохранять обособленность, так что между ними остаются узкие щелевидные «окна», а могут и объединяться в общий нервный тяж. Но при этом и ганглии, и соединяющие их продольные тяжи все равно сохраняют парное строение, что сразу же бросается в глаза при изучении срезов (см. рис. 5). Нервная система такого типа называется брюшной нервной цепочкой. От сегментарных ганглиев отходит определенный набор нервов, из которых наиболее мощного развития достигают параподиальные нервы, направляющиеся к параподиям.

В подавляющем большинстве случаев нервная система полихет погружена под покровы и залегает в соединительной ткани. Однако есть формы (Oweniidae), у которых все элементы нервной системы, в том числе и церебральные ганглии (мозг) залегают интраэпителиально, т. е. непосредственно в толще покровов.

Половая система полихет, как правило, устроена очень просто. Полихеты, в отличие от остальных кольчатых червей, в большинстве своем раздельнополы. Лишь среди седентарных форм (например, Sabellidae) встречаются гермафродиты. Гонады представляют собой простые скопления формирующихся половых клеток. Обычно почти все туловищные сегменты фертильны, т. е. способны формировать в себе пару гонад, однако есть виды, у которых четко выражена региональная специализация. В таких случаях выделяется группа генеративных сегментов, например, абдоминальные сегменты ряда седентарных форм.

Гонады локализируются на диссепиментах и омываются целомической жидкостью. В большинстве случаев половые клетки, находящиеся на ранних этапах дифференцировки (обычно это гонии), отделяются от гонады и поступают в просвет целома, где и протекает их физиологическое и цитологическое созревание. Выведение половых продуктов наружу осуществляется разными способами. У нереид и некоторых других форм специализированные половые протоки отсутствуют. Сформировавшиеся в целомах и самцов, и самок зрелые половые клетки выбрасываются во внешнюю среду непосредственно через разрывы стенки тела. Отметавшие половые продукты особи вскоре после этого погибают. Однако многие полихеты приобрели специальные половые протоки — целомодукты, кото-

рые, как считается, имеют мезодермальное происхождение. Проток каждого целомодукта открывается наружу гонопором, через который яйцеклетки и спермии поступают во внешнюю среду.

Как уже было сказано выше, у полихет встречаются и органы смешанной природы, возникающие в результате слияния прото- или метанефридиев с целомодуктами — нефромиксии. Однако у некоторых полихет половые воронки (гонодукты) вторично образуются на эктодермальных каналах протонефридиев (см. выше).

Для многих полихет характерен относительно простой жизненный цикл, который «совпадает» с онтогенезом одного поколения. Само развитие протекает с метаморфозом. Из оплодотворенного яйца в результате неравномерного, полного, детерминированного и спирального дробления формируется личинка т р о х о ф о р а, в теле которой выделяют верхнее полушарие, или э п и с ф е р у, и нижнее полушарие, или г и п о с ф е р у. На своем полюсе эписфера несет т е м е н н о й с у л т а н р е с н и ч е к. Границу между эпи- и гипосферой маркирует экваториальный ресничный шнур — п р о т о т р о х. Несколько позднее на дорсальной поверхности эписферы формируется еще один ряд из ресничных клеток — а к р о т р о х (см. рис. 12). На гипосфере обычно располагаются еще два шнура: непосредственно за ротовым отверстием следует м е т а т р о х, а недалеко от заднего полюса расположен т е л о т р о х.

Степень развития пищеварительной системы определяется собственно биологией и особенностями питания личинок. Планктотрофные трохофоры обладают вполне развитой пищеварительной системой. На вентральной поверхности гипосферы, в промежутке между прототрохом и метатрохом располагается ротовое отверстие, которое ведет в пищеварительный тракт, состоящий из передней и средней кишок. Задняя кишка чаще всего представлена лишь зачатком и не имеет непосредственной связи со средней кишкой. Проктодеум закладывается на заднем полюсе личинки.

Лецитотрофные личинки, как правило, характеризуются слабым развитием зачатков пищеварительной системы. Ее формирование происходит на стадии нектохеты (см. ниже) или даже в процессе превращения нектохеты во взрослого червя (подробнее см. с. 000).

Органы выделения, если они есть, представлены парными протонефридиями. Недалеко от заднего полюса по бокам от кишечника локализуются две клетки — потомки blastomeres  $4d$  — т е л о б л а с т ы, или мезобласты.

В дальнейшем трохофора превращается в м е т а т р о х о ф о р у. При этом гипосфера вытягивается, а в результате деления телобластов возникают два удлиненных тяжа клеток, залегающих по бокам от кишечника. Позднее в этих сплошных тяжах появляется просвет, и они приобретают вид вытянутых в длину, слепо замкнутых мешков, простирающихся от места расположения бывших телобластов вперед вдоль всей гипосферы. Таким образом, протекает закладка вторичной полости, или целома<sup>4</sup>.

На эписфере, которая постепенно приобретает признаки простомиума, появляются разнообразные органы чувств: глаза (личиночные и дефинитивные), за-

чатки пальп, а позднее и антенн, многочисленные сенсиллы, как одиночные, так и собранные в сенсорные поля (см. с. 000).

Гипосфера претерпевает более сложные изменения. Самая передняя ее часть, примыкающая сзади к прототроху, превращается в нулевой сегмент, на котором в основном формируются передние отделы пищеварительного тракта (буккальный отдел и глотка, подробнее см. с. 000 и рис. 12). На остальной поверхности удлинённого заднего полушария метатрохофоры практически одновременно появляются перетяжки — границы будущих сегментов. Количество последних варьирует у разных видов полихет от 3 до 13. На них вскоре закладываются параподии, снабженные большим количеством щетинок. Самый задний участок гипосферы трохофоры, несущий телотрох, трансформируется в пигидий, на котором развиваются пигидиальные усики. Поздняя метатрохофора, у которой параподии с длинными щетинками приобрели подвижность, называются *нектохетой*.

Таким образом, тело личинки — **нектохеты** состоит из четырех отделов — **простомнума**, **нулевого сегмента**, несущего зачатки передних отделов пищеварительной системы и лишенного параподий со щетинками, группы более или менее синхронно сформировавшихся сегментов (в отечественной литературе их чаще всего называют **ларвальными сегментами**, или личиночными) и **пигидия**.

Длинное сегментированное туловище на этом этапе развития у многощетинковых кольцецов еще отсутствует.

После некоторого периода активной жизни в толще воды (его продолжительность очень сильно варьирует у разных видов) развивающиеся молодые особи оседают на дно. В самых общих чертах последующие преобразования сводятся к **анаморфному** росту червей. На передней границе пигидия залегает **зона роста**, в которой осуществляется интенсивная пролиферация клеток. В результате именно здесь последовательно, один за другим (а не синхронно, как при формировании метатрохофоры) закладываются многочисленные туловищные сегменты, которые часто обозначаются как **постларвальные**. При этом пигидий вместе с зоной роста при закладке очередного сегмента каждый раз сдвигается назад. По мере удаления от пигидия сегменты увеличиваются в размерах, а на их боковых поверхностях формируются параподии (см. рис. 2, Д). Однако источником целотелия в постларвальных сегментах у большинства полихет оказываются не потомки телобластов (производных бластомера 4d), а так называемые **эктомезобласты**, берущие начало от клеток эктодермального происхождения. Одновременно формируются и другие сегментарные органы, свойственные полихетам конкретного вида. Этот «вставочный», или **иτερкалярный** рост у некоторых многощетинковых кольцецов не ограничен во времени и может продолжаться всю жизнь. Количество постларвальных сегментов в таких случаях может быть очень большим и никогда не бывает постоянным у особей одного вида. Если период интеркалярного роста ограничен во времени, то у таких видов сегментарный состав туловища более или менее стабилен, а количество сегментов бывает относительно небольшим.

Одновременно с описанными выше процессами завершается формирование внешнего облика взрослого организма. Полностью дифференцируется простомииум, его придатки и органы чувств. Судьба нулевого и ларвальных сегментов различна. Как правило, нулевой сегмент и один или несколько первых ларвальных сегментов принимают участие в образовании перистомииума (подробнее см. с. 000). Оставшиеся ларвальные сегменты дифференцируются как обычные туловищные сегменты и внешне практически не отличаются от постларвальных. Дефинитивное строение приобретает и пигидий.

Таким образом, тело взрослого червя тоже состоит из четырех отделов, которые имеют разное происхождение. **Простомииум** и **пигидий** — это прямое наследие трохофоры, ибо в простомииуме превращается эписфера личинки, а пигидий включает в себя телотрох и посттелотрохальный участок гипосферы. **Перистомииум** представляет собой результат слияния нулевого сегмента и одного или нескольких первых ларвальных сегментов, которые являются производными передней части разрастающейся гипосферы. Остальные ларвальные сегменты вместе с постларвальными образуют **сегментированное туловище**. Постларвальные сегменты формируются *de novo* из зоны роста на завершающих этапах развития, и их зачатки ни у метатрохофоры, ни, тем более, у трохофоры не присутствуют (см. рис. 12).

Описанная выше генерализованная схема онтогенеза полихет нередко подвергается различным модификациям. Наиболее часто реализуются две тенденции. Весьма обычно укорочение развития в результате выпадения свободноживущих личиночных стадий — из яйца развивается не личинка трохофора или какие-то последующие стадии, а непосредственно молодой полимерный червь, тело которого состоит уже из достаточно большого количества сегментов.

Альтернативная картина наблюдается у форм, демонстрирующих склонность к прогенетическому развитию, когда состояние половой зрелости достигается на ранних стадиях развития, в частности на фазе личинки. Классическим примером подобного рода может служить широко известный *Dinophilus* (см. с. 000), у которого стадия анаморфного роста отсутствует.

У ряда полихет достижение состояния генеративной зрелости сопровождается глубокой перестройкой всего организма, причем это относится не только к внешнему и внутреннему строению. Коренным образом меняется и поведение червей. Чаще всего, молодые особи, еще не приступившие к половому размножению, постоянно обитают на дне и входят в состав бентоса. В толщу воды они практически никогда не поднимаются. Этому соответствует и их внешний вид. Тело окрашено более или менее однотонно и не ярко. Параподии у таких червей относительно небольшие, пищеварительная система хорошо развита и активно функционирует. Такие черви называются **а т о к н ы м и**.

По достижении половой зрелости параллельно с созреванием половых продуктов происходит превращение атокной особи в **э п и т о к н у ю**. Блеклая однотонная окраска заменяется более яркой и даже пестрой. Заметно увеличиваются в размерах параподии. Удлиняются и расположенные на них щетинки. Полностью созревшие черви перестают питаться. Целомы, целиком заполненные по-

ловыми продуктами, сначала просто сдавливают кишечник. Позднее, однако, это приводит к его сильной дегенерации. Такие эпитокные черви всплывают в толщу воды, где и приступают к размножению (см. с. 000).

Однако часто трансформации подвергаются не все туловищные сегменты, а только составляющие заднюю половину его тела. Таким образом, червь оказывается подразделенным на два морфологически различающихся отдела — передний атокный и задний эпитокный. Подобные формы часто называются гетеронероидными. В свое время их даже относили к самостоятельному роду *Heteronereis*.

Сегменты атокного отдела остаются бесплодными, тогда как в сегментах эпитоконового отдела развиваются гонады. Эта связь между процессом формирования гамет и глубокой перестройкой, затрагивающей многие стороны жизнедеятельности организма, получила название эпигамии. И закладка гонад в строго определенных сегментах, и связанные с этим преобразования последних находятся под жестким гормональным контролем.

Дальнейшее эволюционное усложнение процессов размножения приводит к тому, что у некоторых видов эпитокные участки приобретают известную автономность — они способны отрываться от атокного отдела и какое-то время самостоятельно существовать. Именно в этот период завершается созревание половых продуктов и осуществляется половое размножение таких полихет.

Сам процесс образования эпитокных особей начинает напоминать почкование, осуществляющееся в разных формах. У одних полихет на заднем конце атокного отдела эпитокные участки закладываются последовательно, один за другим. В результате формируется цепочка из нескольких эпитокных фрагментов. Последние различаются степенью зрелости — самое дистальное положение занимает наиболее сформированный фрагмент. Завершившие свое развитие в составе цепочки черви отрываются и уже как самостоятельные особи приступают к половому размножению. В тех случаях, когда почки закладываются не последовательно, а синхронно на заднем конце атокной особи образуется пучок практически одновозрастных особей.

У разных видов полихет отделяющиеся эпитокные фрагменты заметно различаются по степени выраженности признаков, свойственных самостоятельному целостному организму. В ряде случаев они, по сути дела, остаются лишь отделяющимися от остального тела фертильными участками с неразвитым головным отделом, предназначенными лишь для более широкой диссеминации гамет. Их обособление, скорее, можно рассматривать не как результат доведенного до конца почкования, а как особую форму аутотомии. В других случаях, — эпитокные участки в результате сложных восстановительных морфозов приобретают настоящую голову, несущую весьма совершенные органы чувств (глаза, нухальные органы), которые по своим функциональным возможностям часто превосходят сенсорные структуры атокного организма. По сути дела, они превращаются в настоящих полноценных, хотя и крайне специализированных особей. По своей морфологии, поведению и биологии они настолько отличаются от дающих им на-

чало атокных особей, что их можно рассматривать как самостоятельное поколение. Сам процесс формирования эпитокной особи теперь не сводится к трансформации уже имеющихся сегментов, как это имеет место в самом простом случае. Эпигамия сменяется настоящим почкованием — эпитокные особи развиваются из настоящих почек. Их сегментированное туловище формируется *de novo*, что сопровождается сложными морфогенетическими процессами. Таким образом, имеет место настоящее агамное размножение, протекающее в виде последовательного или синхронного множественного почкования. Соответственно, жизненный цикл таких полихет приобретает все признаки классического метазенеза, включающего чередование агамного атокного поколения и полового — эпитокного.

### **ПРЕПАРАТ — внешнее строение атокной формы полихеты *Alitta virens* (или *Nereis pelagica*) (рис. 2, А–Д)**

*Методические указания.* На занятиях изучают фиксированных червей среднего размера. Если в учебных коллекциях представлен *A. virens*, то лучше использовать молодых атокных червей, собранных в сублиторали, а не взрослые эпитокные формы, отловленные во время массового хода червей этого вида. Зафиксированных жидкостью Буэна, а затем отмытых в 70°-ном спирте червей выдают студентам в часовых стеклах или чашках Петри с небольшим количеством воды. Для работы с этими объектами студентам необходимы бинокулярные лупы или бионкуляры, пинцеты и препаровальные иглы.

Студентам необходимо изучить строение переднего конца тела полихет, включающего не только головной отдел, но и несколько передних туловищных сегментов, и задний конец тела — несколько сужающихся задних сегментов и пigidий с анальным отверстием и пигидиальными усиками. Следует также рассмотреть головной конец червя с вывернутым передним отделом пищеварительного тракта. При отсутствии достаточного количества раздаточного материала несколько экземпляров могут быть выставлены демонстрационно.

*Nereis pelagica* и *Alitta virens* относятся к числу типичных эррантных полихет. Для них характерна гомономная сегментация туловищного отдела.

Голова нереиса состоит из двух частей (рис. 2, А). Самое переднее положение занимает *простомиум*, или предротовая лопасть. Он имеет треугольную форму. Его расширенное основание причленяется к *перистомиуму*. На переднем, узком конце простомиума располагаются два направленных вперед тонких усика — *антенны*, а к его заднему концу по бокам прикреплены две крупные *пальпы*. Сами пальпы немного смещены в вентральном направлении. Каждая пальпа состоит из двух частей. Массивное и широкое основание, называемое *пальпофором*, несет на своем свободном конце небольшой *пальпостиль*. У живых червей последний похож на заостренный короткий усик, у фиксированных же сильно сокращен и принимает округлую форму. Пальпы обычно направлены вперед, а их длина заметно превосходит длину простомиума.

На дорсальной поверхности простомиума, ближе к его основанию попарно располагаются простые *глазки*. У фиксированных червей они имеют вид округлых пигментных пятен, расположенных по углам низкой трапеции, широкое основание которой обращено вперед.

За глазками задней пары лежат вытянутые в поперечном направлении и слегка изогнутые бороздки. Это так называемые *нухальные органы*, или обонятельные ямки. На фиксированных червях их не всегда удается рассмотреть, так как они часто оказываются прикрытыми передним краем перистомиума, нависающим над основанием простомиума. В этом случае следует, удерживая червя пинцетом, отогнуть край перистомиума назад так, чтобы обнажилось основание простомиума, со всеми расположенными на нем структурами.

За простомиумом следует *перистомиум*. Обычно (особенно хорошо это выражено у живых червей) он заметно крупнее следующих за ним туловищных сегментов, но у фиксированных особей его длина варьирует и зависит от степени сокращения. У червей, перед фиксацией подвергшихся анестезии, перистомиум почти такой же, как и у живых экземпляров. Перистомиум червей, зафиксированных без предварительного анестезирования, немного вздувается и сильно укорачивается, так что его длина превышает длину туловищного сегмента лишь незначительно.

На переднем конце перистомиума латерально располагаются две группы *перистомиальных усиков*. Каждая группа содержит по четыре усика. Перистомиальный усик состоит из короткого основания, от которого берет начало заостренный на конце бичевидный придаток.

С вентральной стороны перистомиума, на его переднем конце, под простомиумом находится *ротовое отверстие*. Оно часто немного вытянуто в поперечном направлении и окаймлено складчатыми губами (рис. 2, Б, В). Через него во время питания наружу выворачиваются буккальный отдел и дистальный конец глотки (см. ниже).

За перистомиумом следуют *туловищные сегменты*. Они имеют вид коротких колец. По бокам, ближе к вентральной поверхности от каждого членика отходят *параподии* — короткие мускулистые выросты, несущие лопастевидные придатки и пучки щетинок. Следует обратить внимание на то, что параподии первых двух щетинконосных сегментов по своему строению несколько отличаются от остальных параподий. Они слабее развиты и фактически одноветвисты. Последующие туловищные сегменты несут крупные двуветвистые параподии (детали строения последних следует рассмотреть на специальном препарате; см. с. 000).

У червей с вывернутым передним отделом пищеварительного тракта (рис. 2, Г; см. также рис. 1, А, Б) из-под простомиума вперед выдается массивная, мускулистая лопасть. На её поверхности хорошо заметна *поперечная складка*. Она разделяет лопасть на две части — более массивную проксимальную и несколько уступающую ей по объему дистальную. Проксимальная часть представляет собой полностью вывернутый наружу *буккальный отдел*.

Передняя, дистальная часть относится уже непосредственно к глотке, которая выворачивается примерно на одну треть (*дистальный отдел глотки*), т. е. до уровня, на котором залегают *челюсти*. В невывернутой глотке они почти наполовину скрыты в глубоких складках стенки, так что в просвет выступают их относительно короткие концевые участки (см. рис. 1, А). После выво-

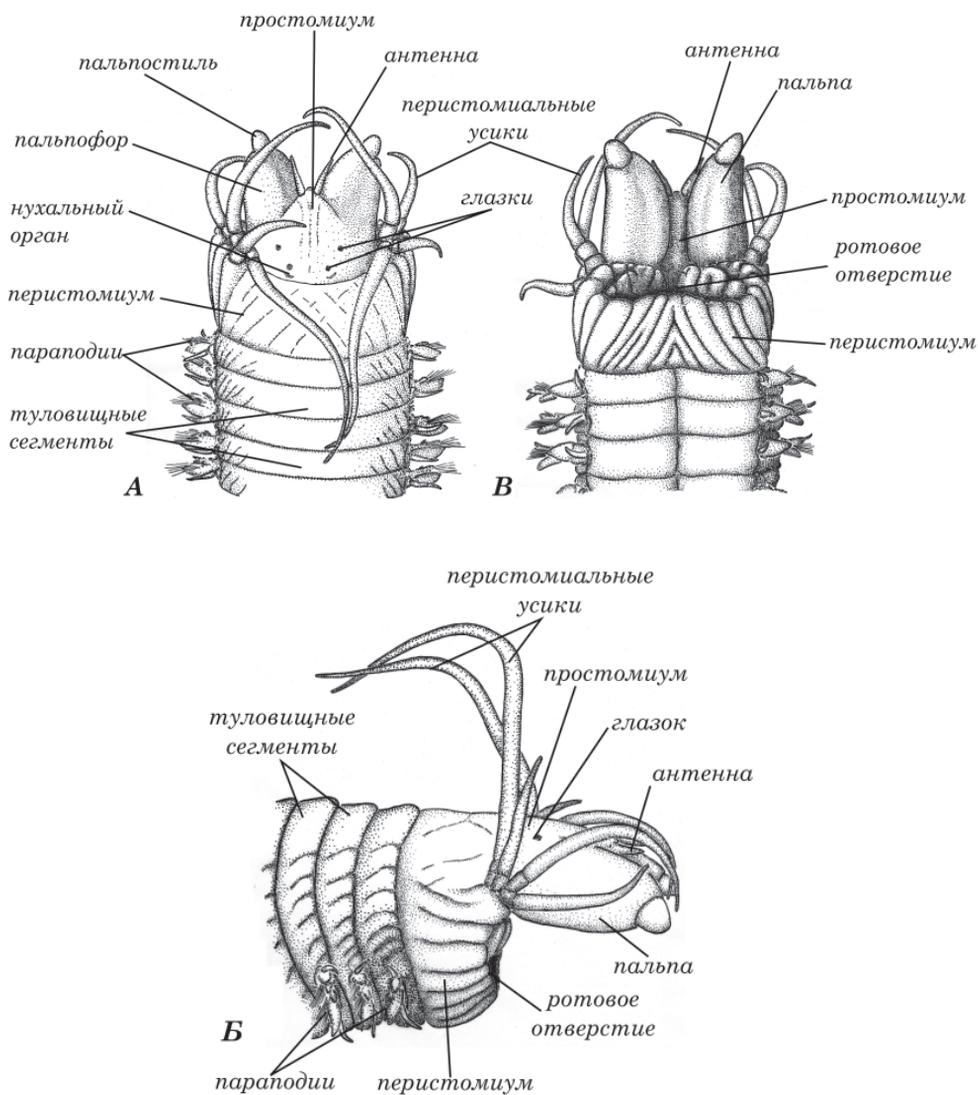


Рис. 2. Внешнее строение атокной формы полихеты *Alitta virens*.

*A—B* — передний конец тела (*A* — вид со спинной стороны, *B* — вид сбоку, *B* — вид с брюшной стороны); *Г* — голова червя с вывернутыми буккальным отделом и передним участком глотки (вид со спинной стороны); *Д* — задний конец тела молодого растущего червя (вид со спинной стороны).

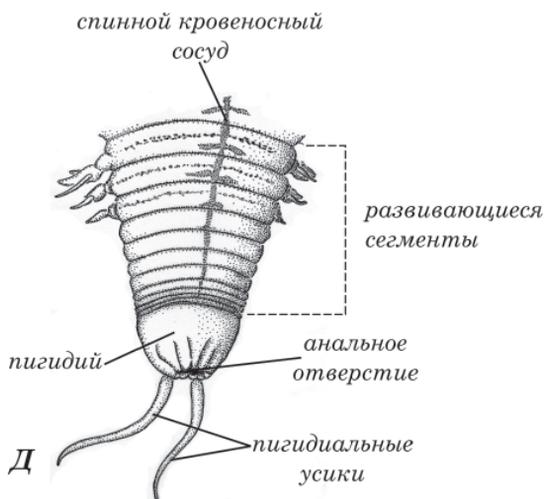
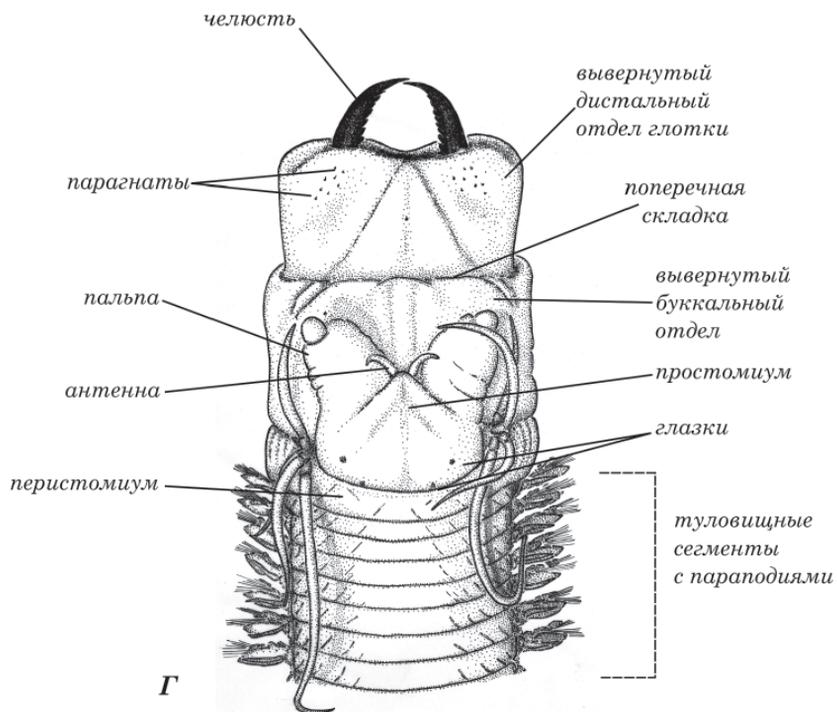


Рис. 2. Продолжение.

рачивания челюсти обнажаются вплоть до своих оснований, которые теперь располагаются по бокам от отверстия, ведущего в пищеварительный тракт. Челюсти серповидно изогнуты и зазубрены по внутреннему краю.

На поверхности вывернутого участка пищеварительного тракта (и буккального отдела, и глотки) отчетливо видны расположенные небольшими группами коричневые (иногда почти черные), направленные вперед зубчики, или *парагнаты*. И парагнаты, и челюсти состоят из рогоподобного вещества, основу которого составляют задубленные белки.

Глубокие складки, которые покрывают внутреннюю поверхность переднего отдела пищеварительного тракта, когда он полностью ввернут (см. рис. 1, А), разглаживаются, и от них остаются лишь небольшие бороздки (рис. 2, Г). Несколько косо направленных бороздок ограничивают отдельные группы парагнат, расположенных на плоточном и буккальном отделах вывернутого переднего участка пищеварительного тракта.

На заднем конце тела туловищные сегменты, сохраняя все присущие им особенности морфологии, постепенно уменьшаются в размерах, так что тело плавно сужается (рис. 2, Д). Замыкает ряд сегментов *пигидий*, или *анальная лопасть* треугольной формы. На заднем конце пигидия располагаются два *пигидиальных усика*, а дорсально от них — *анальное отверстие*.

### **ПРЕПАРАТ — Туловищный сегмент и параподия атокной особи *Alitta virens* (или *Nereis pelagica*) (толстый срез)** (рис. 3, А, Б)

*Методические указания.* На занятиях используют постоянные препараты, изготовленные из толстых срезов через туловищные сегменты (начиная с третьего щетинконосного). На срезе должны сохраниться обе параподии, кишечник и другие внутренние органы. Перед заключением в бальзам срезы могут быть окрашены квасцовым или борным кармином, но работать можно и с неокрашенными, но просветленными препаратами.

Сначала срез рассматривают под бинокулярной лупой или бинокулярном, чтобы правильно сориентировать срез в пространстве. После этого следует зарисовать общую схему среза, отражающую расположение основных органов (средней кишки, трансверсальных, продольных и диагональных мышц, наиболее крупных кровеносных сосудов и т. п.) (см. рис. 3, А). Затем, либо под большим увеличением бинокуляра, либо под малым увеличением микроскопа (это зависит от размеров среза) необходимо детально изучить и зарисовать строение одной параподии.

Туловищный сегмент строго билатерально-симметричен. Его дорсальная поверхность выпуклая, и лишь по медиальной линии тянется неглубокая бороздка. Однако у сильно сократившихся особей последняя может быть едва заметна.

Вентральная поверхность не так сильно выдается, как дорсальная; вдоль нее тянутся два хорошо развитых валика, разделенных глубокой вентральной бороздкой. Вентральные валики образованы мощно развитыми продольными вентральными мышцами.

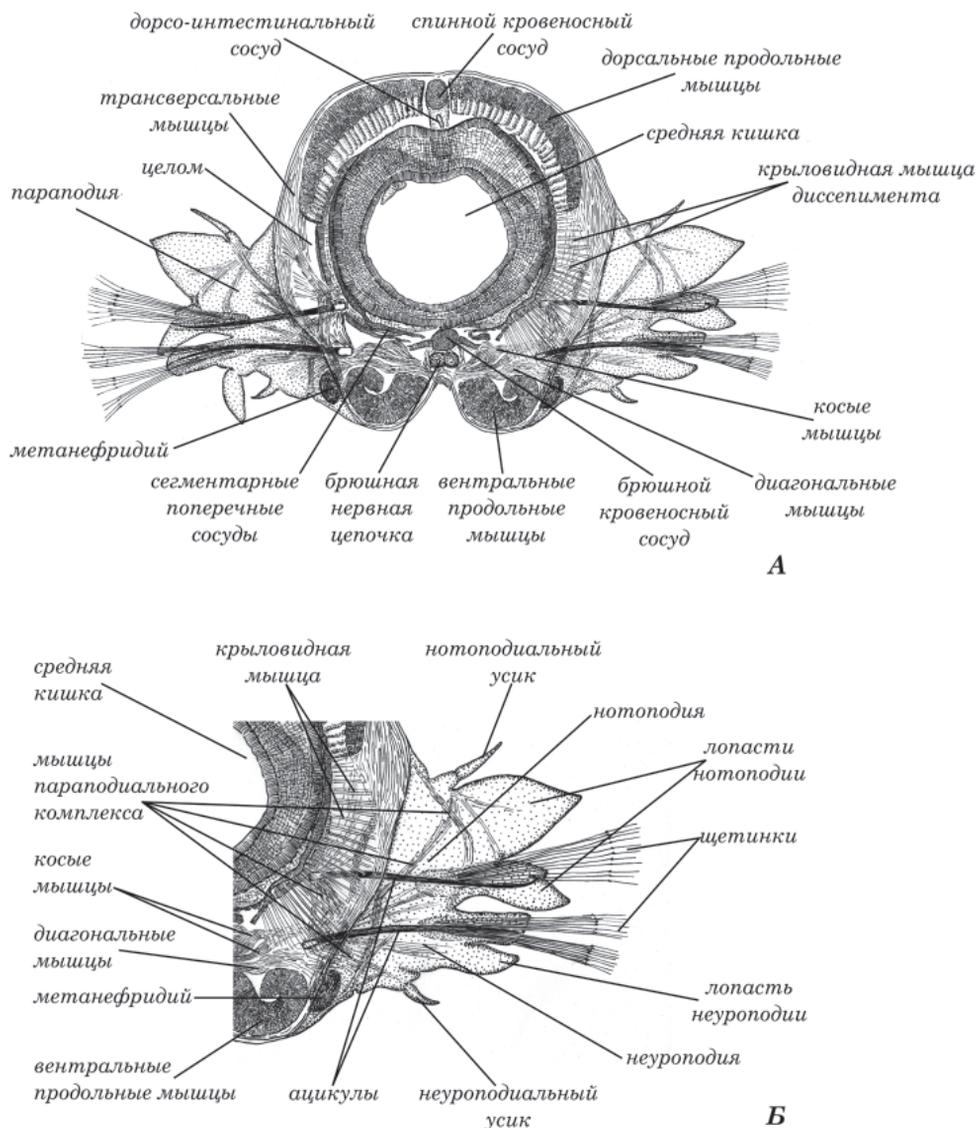


Рис. 3. Туловищный сегмент и параподия атокной особи *Alitta virens* (или *Nereis pelagica*) (толстый срез).

*А* — общий вид поперечного среза с латерально расположенными параподиями; на срезе, с которого сделан рисунок, сохранился лишь один правый диссепимент с крыловидной мышцей; слева, где он отсутствует, хорошо видны основания ацикул, мышечные пучки параподиа́льного комплекса и, главное, свободные участки цело́мической полости, которую по разным направлениям пересекают мышечные пучки; *Б* — детали строения параподии туловищного сегмента.

Лопастные двуветвистые *параподии* (рис. 3, А) расположены по бокам сегмента и смещены в сторону вентральной поверхности.

Определив спинную и брюшную стороны, срез располагают спинной стороной вверх. Под относительно тонким слоем покровных образований, включающих кутикулу, однослойный эпидермис и соединительнотканый дермис (гистологическое строение всех этих структур при использовании бинокюляра или малого увеличения микроскопа на толстых срезах рассмотреть не удастся) залегают мышечные слои. Наружное положение на дорсальной и вентральной поверхностях занимают *трансверсальные* (поперечные) *мышцы* (см. с. 000). Непосредственно под ними залегают четыре очень мощные ленты *продольных мышц* (две *дорсальные* и две *вентральные*), которые тянутся от перистомиума до заднего конца тела. Медиально между вентральными продольными мышечными лентами от стенки тела направо и налево отходят пучки мышц. Непосредственно над продольными мышцами к их наружным (латеральным) краям тянутся *диагональные мышцы*. Над последними в том же направлении, но только к основаниям параподий направляются несколько *косых мышц*<sup>5</sup>.

И, наконец, непосредственно с параподиями связан представленный несколькими пучками *параподиальный мышечный комплекс* (см. рис. 3, Б). На толстых срезах хорошо видны те мышцы этого комплекса, которые непосредственно крепятся к основаниям ацикул (см. ниже).

Центральное положение на срезе занимает *средняя кишка*, окруженная вторичной полостью тела (*целомом*). Довольно часто на толстых срезах сохраняются диссепименты (если срез прошел ровно, то оба — и правый, и левый, если же плоскость среза немного скошена, то — только один из них, см. рис. 3, А), разделяющие два последовательно расположенных целома. С диссепиментами связаны особые *крыловидные мышцы*, представленные серией веерообразно расположенных тонких мышечных волокон, тянущихся от кишки к стенке тела.

Из элементов кровеносной системы на толстых срезах, как правило, отчетливо различимы *спинной и брюшной кровеносные сосуды*. Довольно часто удается рассмотреть и более тонкие *дорсо-интестинальные сосуды*, идущие от спинного продольного сосуда к кишечнику. *Сегментарные поперечные сосуды* чаще всего представлены фрагментами той или иной протяженности.

У основания параподий, по бокам от вентральных продольных мышц располагаются *метанефридии*. На толстом срезе они выглядят как плотные овальные тельца, в которых невозможно рассмотреть детали строения. Само тельце представляет собой так называемый железистый отдел метанефридия, т. е. сильно извитой проток, петли которого столь плотно упакованы, что выглядят единой массой.

Под брюшным кровеносным сосудом медиально располагается *брюшная нервная цепочка*.

После того как знакомство с общей топографией внутренних органов полихет закончено, следует перейти к изучению параподии.

Лопастные *двухветвистые параподии* (рис. 3, А, Б) расположены по бокам сегмента и смещены в сторону вентральной поверхности. Каждая параподия состоит из короткого мускулистого основания, на котором располагаются один под другим два подиальных бугорка. Верхний, обращенный к дорсальной стороне тела, называется *нотоподией*, или спинной ветвью. Бугорок, занимающий вентральное положение и обращенный к субстрату, носит название *неуроподии*, или брюшной ветви. И нотоподия, и неуроподия несут многочисленные щетинки. Различают «внутренние» и «наружные» щетинки. Внутренние щетинки, или *ацикулы* по одной приурочены к каждому подиальному бугорку. Их проксимальные концы лежат глубоко в сегменте — под кишечником или рядом с ним. Дистальный же конец достигает вершины подиального бугорка. Ацикулы намного крупнее остальных щетинок и окрашены в черный или темно-бурый цвет. Они выполняют опорную (скелетную) функцию, придают дополнительную упругость ветвям параподий и служат местом прикрепления мышц *параподиального комплекса* (подробнее см. с. 000, 000 и рис. 4, Б; 5, Б).

*Наружные щетинки* располагаются пучками, а их концы всегда выступают наружу из мягких тканей параподии. Щетинки *нерейсов* относятся к числу так называемых сложных щетинок, т. е. состоят из двух члеников.

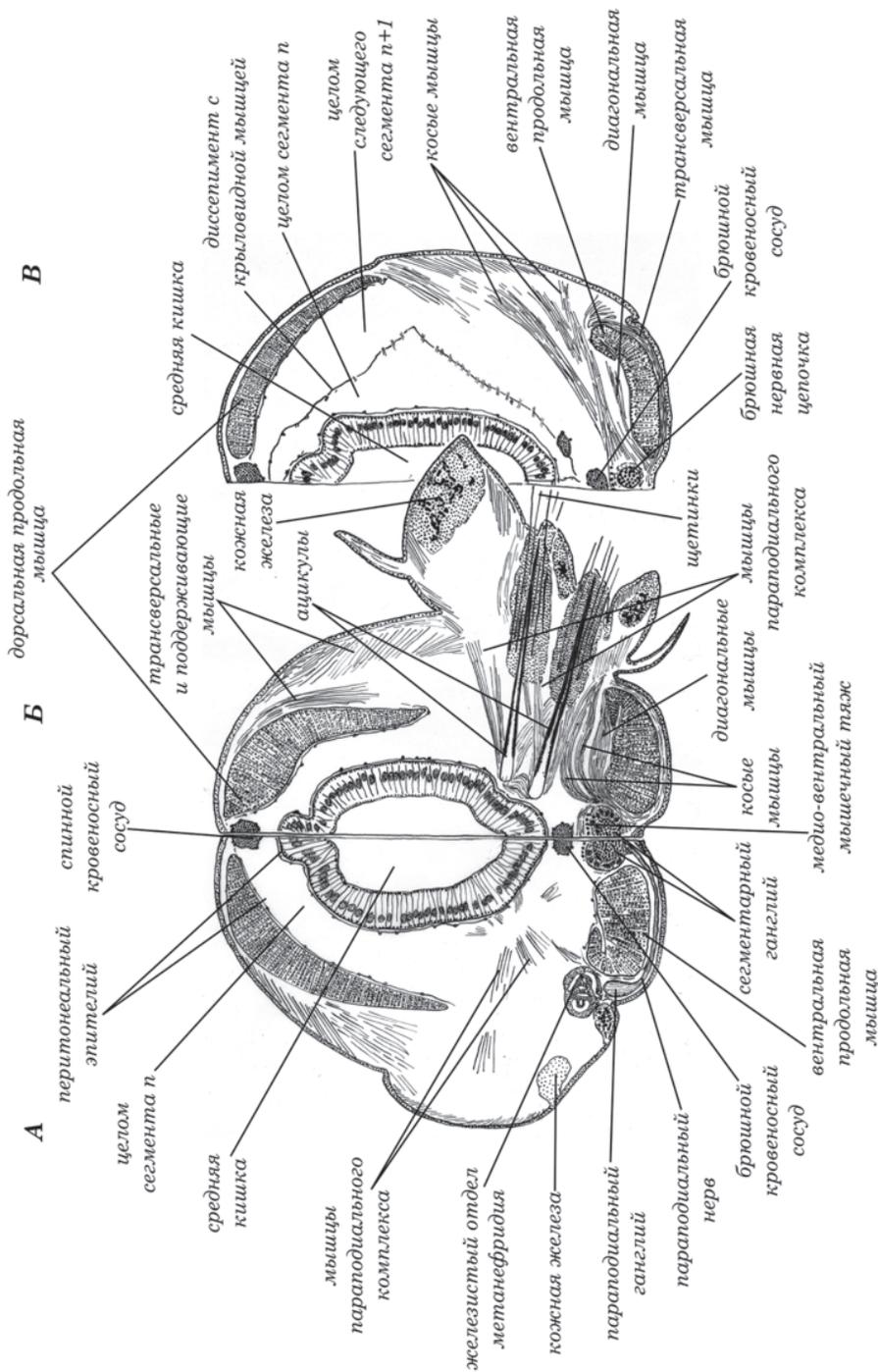
Помимо пучков щетинок на концах подиальных бугорков располагаются уплощенные выросты — *лопасти*. На нотоподии таких лопастей две, причем верхняя (дорсальная) крупнее нижней (вентральной). На неуроподии вентрально под вершиной подиального бугорка расположена лишь одна небольшая лопасть. У эпитокных форм *A. virens*, поднявшихся в толщу воды, нотоподиальные лопасти разрастаются особенно сильно.

Обе ветви параподии несут по одному усиковидному придатку. Они соответственно называются *нотоподиальным* и *неуроподиальным* *усиками*.

### **ПРЕПАРАТ — Поперечный срез через туловищный сегмент *Allitta virens* (или *Nereis pelagica*) (рис. 4, А–В; 5, А–Г)**

*Методические указания.* На занятиях изучают обычные гистологические поперечные срезы через туловищный сегмент атокной формы. Для изготовления срезов лучше использовать очень молодых червей, диаметр тела которых не превышает 2–3 мм. Серийные срезы толщиной 5–7 мкм могут быть окрашены по Маллори или любым красителем гематоксилинового ряда.

Срез в поле зрения микроскопа ориентируют дорсальной стороной вверх. Используя малое увеличение зарисовывают общие контуры среза, обращая особое внимание на характер дифференцировки мышечных элементов, наличие целотелия, положение основных кровеносных сосудов и брюшной нервной цепочки. Для получения представления об особенностях организации полихет лучше всего выбирать срезы, прошедшие через середину

Рис. 4. Схема строения атокного сегмента *Aitta vitens*.

A, B, B — схемы поперечного среза передней (A), средней (B) и задней (B) части сегмента.

сегмента, на которых наиболее полно представлены фрагменты перерезанных параподий и мышцы параподиального комплекса. Если позволяет учебная программа, можно предложить студентам познакомиться с тремя—четырьмя срезами, сделанными на разных уровнях по длине сегмента (в передней его части, на уровне середины параподии, в задней части). При работе со срезами необходимо пользоваться и малым, и большим (объектив 40 $\times$ ) увеличениями микроскопа: сначала при малом увеличении зарисовывают общие контуры среза и главных внутренних органов, детали строения изучают с объективом 40 $\times$ .

Для того чтобы облегчить изучение анатомически сложного объекта, в этом разделе рисункам с конкретных гистологических препаратов предпосланы упрощенные графические схемы (рис. 4, А–В). Этими схемами рекомендуется пользоваться и при изучении фронтального среза через задний конец тела нереиса (см. с. 000).

Срез через переднюю часть сегмента имеет неправильно округлую или слегка уплощенную форму с относительно гладкими и равномерно выпуклыми боковыми поверхностями (рис. 4, А; 5, А). Если срез прошел через среднюю часть сегмента, то на него попадают те или иные фрагменты параподий (рис. 4, Б; 5, Б). Так как параподии могут отклоняться от строго перпендикулярного положения по отношению к поверхности тела и располагаться под разными углами к продольной оси тела, на одном и том же срезе правая и левая параподии могут оказаться перерезанными на разных уровнях и, соответственно, выглядеть немного по-разному. И, наконец, самый задний отдел сегмента также как и передний характеризуется относительно гладкими контурами (рис. 4, В), хотя именно на этих срезах очень часто оказываются большие фрагменты параподий (рис. 5, В, Г). Спинная поверхность посредине слабо вогнута (это углубление соответствует неглубокой бороздке, тянущейся по средней линии вдоль всего тела червя). На вентральной поверхности более глубокая борозда разделяет два хорошо заметных и широких валика с уплощенной нижней поверхностью. Относительно тонкая стенка тела ограничивает обширную вторичную полость — *целом*. Среднюю часть среза занимает *средняя кишка* и некоторые другие внутренние органы. Полость тела пронизывают отдельные пучки мышц и кровеносные сосуды.

Снаружи тело червя покрыто очень тонкой кутикулой, которую удастся рассмотреть лишь при использовании большого увеличения (объектив 40 $\times$ ). Вплотную прилегая к кутикуле, располагается *эпидермис*, содержащий ярко окрашивающиеся секреторные клетки (особенно четко они выделяются на препаратах, окрашенных по Маллори). Особенно многочисленны специализированные *кожные железы* в параподиях и на вентральной поверхности в области расположения метанефридиев. Непосредственно под эпидермисом залегают мышечные элементы кожно-мышечного мешка. При использовании малого увеличения хорошо удастся рассмотреть лишь продольные мышечные ленты, косые мышцы и мышцы параподиального комплекса. *Продольные мышцы* стенки тела представлены четырьмя широкими лентами, две из которых расположены дорсально, а две — вентрально. Латеральные края лент отгибаются от стенки тела и вдаются в полость.

В нижней части сегмента располагаются пронизывающие *целом косые и диагональные мышцы*. Одним концом они крепятся к вентральной по-

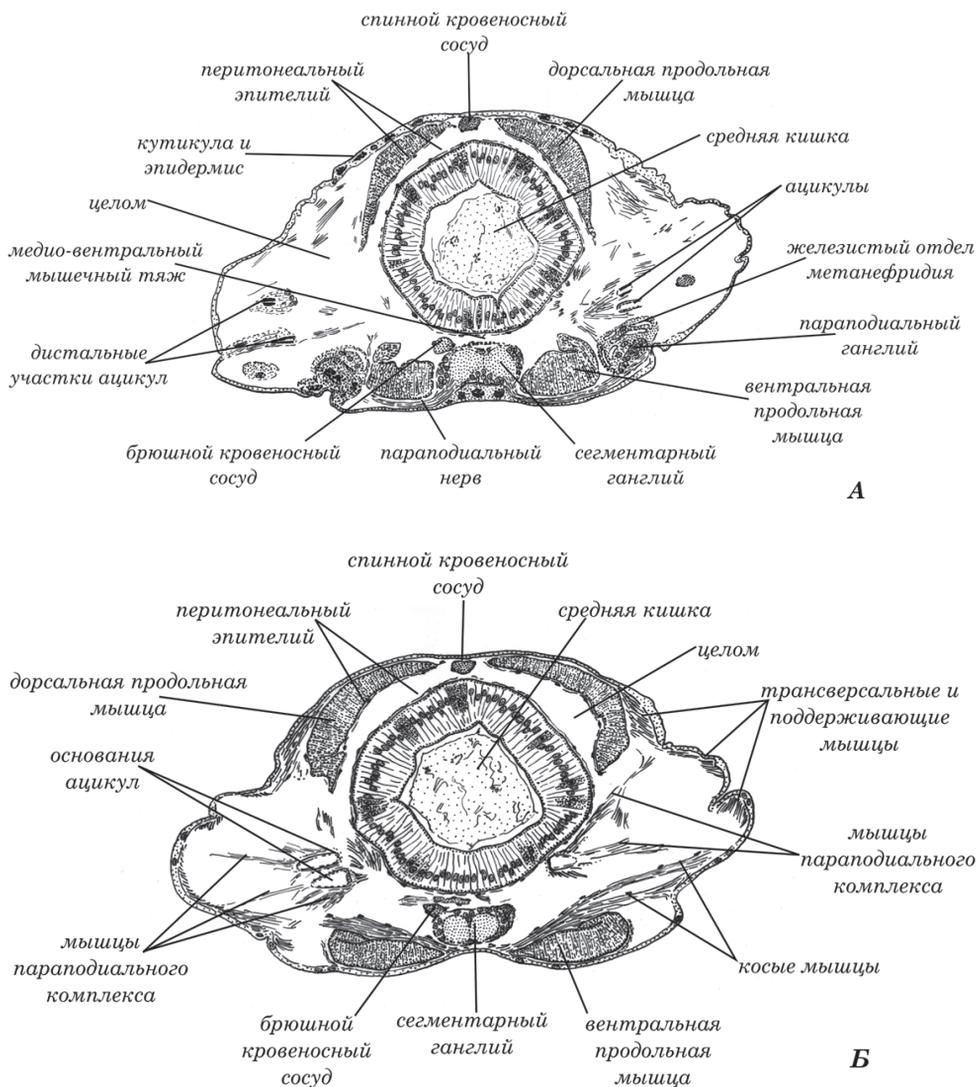


Рис. 5. Поперечный срез через туловищный сегмент атокной формы *Alitta virens*.

*А* — срез в передней трети сегмента — область сегментарного ганглия и метанефридия; *Б* — срез на уровне задней границы ганглия — начала основания параподий; *В* — срез на уровне задней четверти сегмента; *Г* — срез на уровне границы сегментов.

верхности по бокам от брюшной нервной цепочки (см. ниже) в узких промежутках, отделяющих последнюю от вентральных продольных мышечных лент, другим же — на боковой стенке тела. Косые мышцы располагаются в целоме под разными углами по отношению к фронтальной плоскости — одни тянутся почти горизонтально к нижнему краю основания параподии, другие же поднимаются в

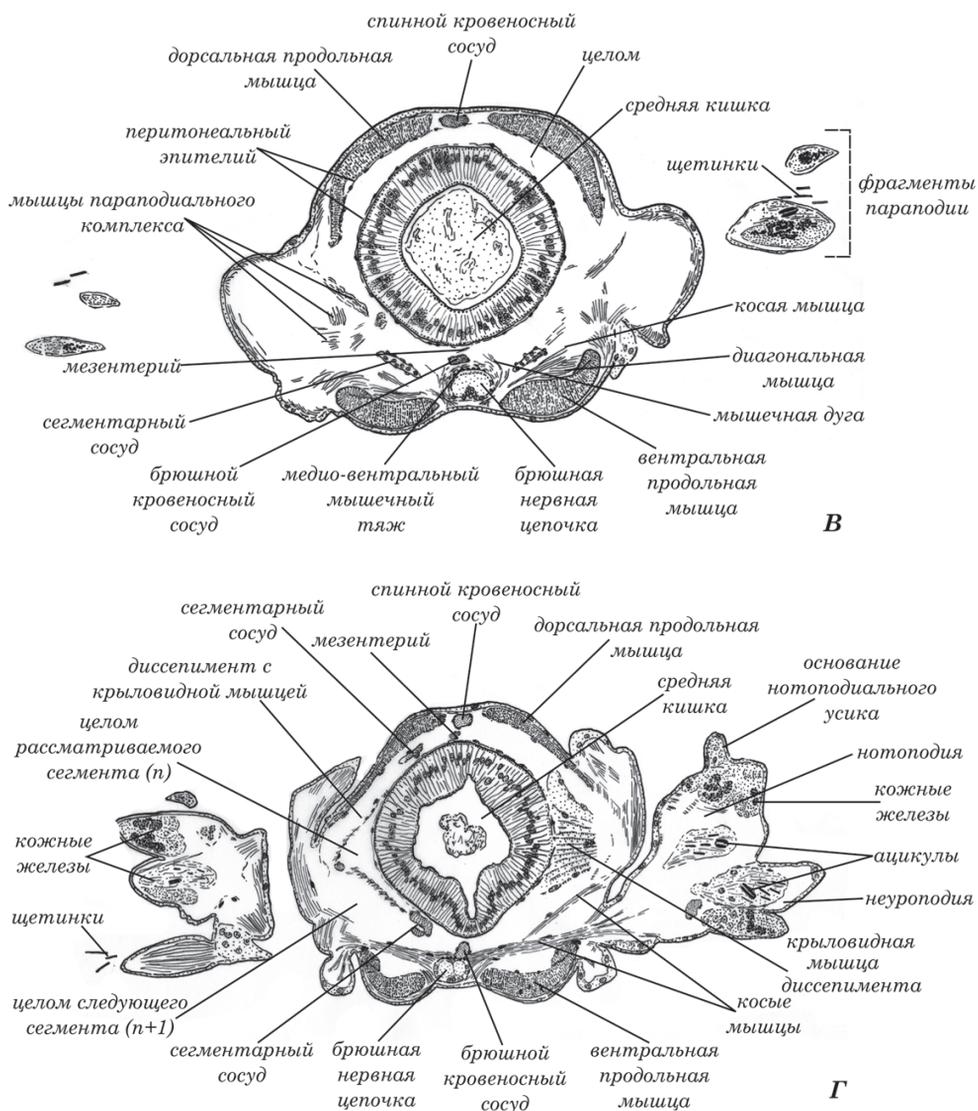


Рис. 5. Продолжение.

верхнюю часть сегмента под значительным углом к дорсальному краю основания параподии. Лучше других выделяются «нижние» косые мышцы, которые образуют две относительно компактные группы у передней и задней границ каждого сегмента. Косые мышцы, направляющиеся к боковой поверхности на уровне середины параподии и дорсального края ее основания, располагаются более рыхло и на срезах обычно представлены фрагментами разной длины.

Непосредственно над вентральными продольными мышечными лентами, вплотную примыкая к ним, от середины тела к латеральному краю продольной мышцы тянутся диагональные мышцы (рис. 4, *Б, В*; 5, *В*).

Если срез прошел строго через мышечный пучок, может создаться впечатление, что косые и диагональные мышцы, по сути дела, «отсекают» полости вентральных валиков с расположенными там вентральными мышечными лентами от остального целома. В действительности это не так, ибо в средней части сегмента никаких сплошных барьеров, отделяющих какие-то участки единого целома друг от друга, нет.

Наиболее специализированы и разнообразны *мышцы параподияльно-ацикульного комплекса*. Прежде всего, это пучки мышц, в виде конуса расходящиеся от основания ацикулы и тянущиеся к стенке параподий. Сами *ацикулы* в зависимости от того, как прошел срез, выглядят по-разному. Очень редко они почти целиком оказываются расположенными в плоскости среза. Значительно чаще на срез попадают лишь какие-то их фрагменты. Базальные концы ацикул, глубоко погруженные в полость и обычно находящиеся под кишечником, прозрачны и продольно исчерчены. Эта исчерченность обусловлена наличием очень узких продольных каналов, которые остаются в теле ацикулы после деградации микроворсинок специальной щетинкообразующей клетки — хетобласта. В дистальной половине ацикулы образующий ее материал по периферии приобретает темно-коричневую или бурую окраску, тогда как середина остается прозрачной.

Расположенные в дистальной части параподий многочисленные тонкие *щетинки* сопровождаются столь же многочисленными мышечными волокнами — протракторами щетинок. Последние собраны в рыхлые пучки. Имеются хорошо обособленные мышечные волокна и непосредственно в стенке параподий. Они преимущественно ориентированы вдоль параподии и тянутся от ее основания к дистальному концу.

Что же касается остальных элементов туловищной мускулатуры, то они развиты значительно слабее и плохо заметны при использовании малого увеличения микроскопа. Непосредственно под эпидермисом залегает очень тонкий слой поперечно ориентированных мышечных волокон. У нереид они не являются в строгом смысле кольцевыми мышцами, хотя именно это название долгое время употреблялось в учебной литературе. Эти мышечные волокна расположены дорсально и вентрально, но отсутствуют на боковых поверхностях сегментов. В настоящее время для их обозначения используется название *трансверсальные мышцы* (рис. 4, *Б, В*; 5, *Б*).

В стенке тела присутствуют и косо ориентированные мышечные волокна. У нереисов они формируют довольно широкие ленты. Совокупность этих мышечных элементов обозначается как *поддерживающие мышцы* (рис. 4, *Б, В*; 5, *Б*). Именно они в какой-то мере функционально соответствуют «диагональным мышцам» других беспозвоночных (см. Примечание <sup>5</sup>).

Изнутри стенка тела, в том числе и параподий, выстлана плоским *перитонеальным эпителием* (целомическим эпителием, или целотели-

ем). Продолжение этого же эпителиального слоя одевает снаружи кишечник и пучки мышц, пронизывающие целом, и ограничивает сосуды кровеносной системы. Продольные *мезентерии*, в отечественной литературе часто называемые брыжейками (рис. 5, В, Г) и поперечные *диссепименты* (рис. 4, В; 5, Г) т. е. участки, где стенки соседних целомов соприкасаются между собой, двухслойны. В передней и средней частях тела диссепименты часто располагаются не строго перпендикулярно к продольной оси тела, а под тем или иным углом к ней. В таких случаях на поперечных срезах они имеют вид тонкой двухслойной пленки, отчетливо разделяющей полость тела на два изолированных участка — целомы двух соседних сегментов (предшествующего и последующего) (рис. 4, В; 5, Г). Спинной и брюшной мезентерии не всегда хорошо сохраняются. Кроме того, ход брюшного мезентерия на границах между сегментами заметно усложняется.

Центральную часть среза занимает объемистая *средняя кишка*, относительно толстая стенка которой образована одним слоем высоких клеток — энтероцитов.

Кровеносная система представлена многочисленными сосудами, перерезанными в самых разных направлениях. Этим определяется их форма на препаратах — в поперечном сечении они, как правило, неправильно округлы, если срез прошел косо — овальные. Реже удается проследить сосуды на значительном протяжении. Собственной выстилки сосуды, даже самые крупные, не имеют; их просвет ограничен базальной пластинкой перитонеального эпителия.

Даже при использовании малого увеличения всегда хорошо видны два главных сосуда — *спинной и брюшной кровеносные сосуды*. От них в каждом сегменте отходит несколько поперечно ориентированных сосудов к кишечнику и к параподиям. Так как по отдельным срезам разобраться в деталях расположения сосудов в каждом отдельном сегменте невозможно, мы объединяем их под общим названием *сегментарные сосуды* (рис. 5, В, Г). Используя большое увеличение (объектив 40 $\times$ ), можно рассмотреть многочисленные тонкие сосуды в лопастях параподий.

Сегментарные органы выделения — метанефридии на срезах всегда представлены теми или иными фрагментами. Чаще всего удается рассмотреть так называемые *железистые отделы метанефридиев*. Последние располагаются в каждом сегменте латерально, сбоку от вентральной продольной мышечной ленты, у самого основания параподии (см. рис. 4, А; 5, А). Используя большое увеличение микроскопа (40 $\times$ ), на уровне сегментарного ганглия можно рассмотреть довольно плотное скопление округлых, овальных или вытянутых и изогнутых профилей — это перерезанные участки сильно извитого выводного канала метанефридия, петли которого плотно упакованы и образуют компактное тельце.

Из структур центральной нервной системы на поперечных срезах удастся хорошо рассмотреть лишь перерезанную поперек *брюшную нервную цепочку* (рис. 4, В; 5, В, Г). Последняя образована двумя тесно сближенными, со-

прикасающимися по всей длине нервными стволами. Если срез прошел в области *сегментарного ганглия* (рис. 4, А, Б, 5, А, Б), то в составе последнего можно рассмотреть центрально расположенный светлый нейропил, представленный скоплением отростков нервных клеток, и локализующиеся по его периферии интенсивно окрашенные собственно нервные клетки — нейроны.

На этих же срезах, т. е. прошедших через сегментарный ганглий, часто можно увидеть иногда довольно значительные участки *параподиальных нервов* (рис. 4, А; 5, А). Последние отходят от ганглия в латеральном направлении и тянутся к основанию параподии между покровами и вентральными продольными мышцами. Оканчивается такой нерв *параподиальным ганглием* (рис. 4, А; 5, А), расположенным в тесном соседстве с железистым отделом мета-нефридия.

### **ПРЕПАРАТ — Задний конец тела *Alitta virens* (или *Nereis pelagica*), фронтальный срез (рис. 6)**

*Методические указания.* На занятиях используют гистологические фронтальные срезы через задний конец тела не очень крупного червя. Для изучения следует выбирать срезы, прошедшие через нижнюю половину тела червя, на которые обычно попадают разнообразные мышцы, участки брюшной нервной цепочки, брюшного кровеносного сосуда и кишечника. Так как площадь среза может быть довольно значительной, то изучают их либо с использованием бинокля, либо — малого увеличения микроскопа. Это исключает возможность детального гистологического анализа. Студенты должны зарисовать лишь контуры основных органов, в том числе и целомов. Отдельные фрагменты таких срезов можно выставлять демонстрационно с использованием большого увеличения (объектив 40<sup>x</sup>).

Срез, изображенный на рис. 6, прошел не строго во фронтальной плоскости, а немного косо. В своей передней части он захватил самые нижние участки сегментов — вентральные продольные мышечные ленты и брюшную нервную цепочку, относительно короткий средний участок прошел в плоскости вентрального кровеносного сосуда и отходящих от него поперечных вентро-параподиальных сосудов и, наконец, на заднем участке располагается перерезанная вдоль кишка и самый вентральный участок пигидия. Для удобства работы с текстом и сопровождающим его рисунком 6 сегменты, начиная с переднего конца этого конкретного среза, пронумерованы арабскими цифрами. Определенную помощь в работе с этим сложным объектом может оказать и постоянное обращение к рис. 4 и 5.

Фронтальный срез через задний конец тела полихеты имеет форму высокого треугольника. Его вершину образует находящийся на заднем конце тела червя небольшой треугольный *пигидий*, несущий два *пигидиальных усика* (расположенное дорсально анальное отверстие на рассматриваемый срез не попало).

В самой передней части объекта плоскость среза прошла по вентральным мышечным валикам, которые разделены широким свободным просветом (сегменты 1–4), соответствующим вентральной продольной борозде. Бороздка, маркирующая границы между сегментами, имеет вид узкого щелевидного промежутка (граница между сегментами 1 и 2). Начиная с 6-го сегмента, эти следы вентральной борозды и межсегментных бороздок полностью исчезают.

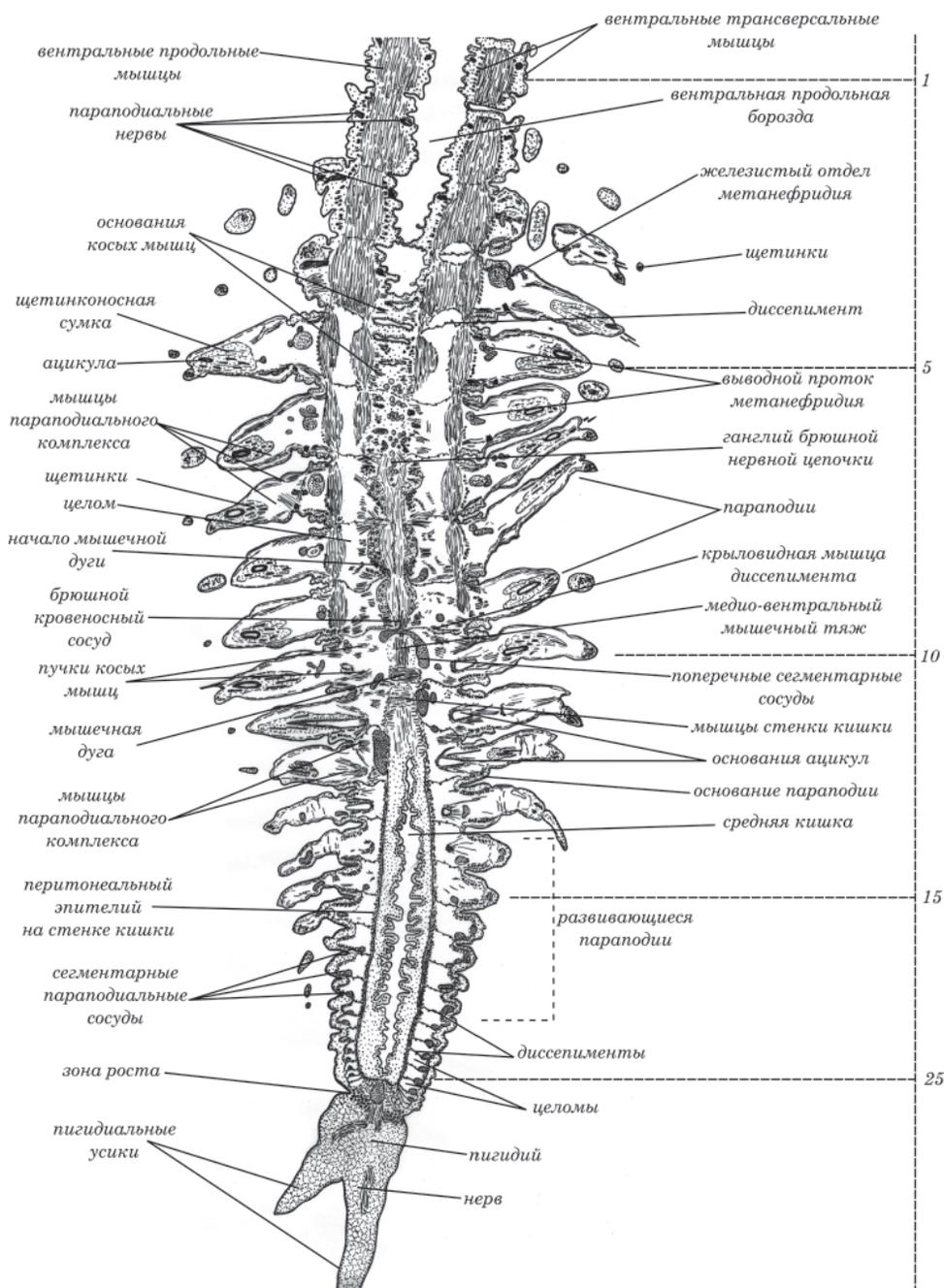
На 1-м сегменте полностью отсутствуют следы параподий — на теле червя они располагались выше плоскости среза. Но уже со 2-го сегмента сначала фрагменты параподий, а потом и целые *параподии* хорошо различимы. По направлению к заднему концу тела размеры сегментов и расположенных на них параподий отчетливо уменьшаются. Сегменты с 14-го по 20-й несут еще недоразвитые параподии, а самые последние сегменты лишены даже этих зачатков.

Снаружи стенка тела одета тонкой, слабо окрашивающейся кутикулой, под которой хорошо виден однослойный эпидермис. В первых четырех сегментах (1–4), срезанных на уровне мышечных валиков, видно, что практически весь их объем занимают сплошные продольные ленты, образованные *вентральными продольными мышцами*. Лишь по бокам от них можно рассмотреть перерезанные поперек *вентральные трансверсальные мышцы*.

Начиная с 5-го сегмента, плоскость среза достигает уровня *целомов*. Это светлые прозрачные участки, разделенные тонкими поперечно ориентированными *диссепиментами*. На некотором протяжении еще сохраняются фрагменты вентральных продольных мышечных лент. В 5 и 6-м сегментах на срез попадают утолщенные медиальные края лент, а в 7–9-м еще сохраняются и выступающие в полость тела латеральные края лент (см. рис. 4, *A–B*). Вентральные трансверсальные мышцы едва загибаются наверх по бокам сегментов — их кончики удастся рассмотреть при большом увеличении (объектив 40 $\times$ ) сбоку от латеральных краев продольных мышечных лент последний раз лишь в 6-м сегменте. В последующих сегментах их увидеть уже нельзя, так как выше они не поднимаются. Им на смену приходит сложная система мышц параподиальных комплексов и пучки диагональных и косых мышц, которые на фронтальном срезе отличить друг от друга практически невозможно. Ниже приведено описание положения более многочисленных косых мышц.

*Косые мышцы*, как уже говорилось выше (см. Препарат — Поперечный срез через туловищный сегмент..., с. 000), начинаются на вентральной поверхности червя и поднимаются вертикально вверх между брюшной нервной цепочкой и вентральными продольными лентами. Появляются эти пучки в 5-м сегменте, в котором брюшная нервная цепочка еще на срезе отсутствует. Они хорошо различимы в промежутке между медиальными краями вентральных продольных мышечных лент. Здесь располагаются самые основания мышечных пучков. В последующих сегментах (6–11-м) отдельные пучки становятся хорошо заметными по мере того, как они отклоняются от средней линии в сторону боковой стенки тела. Последняя в промежутках между параподиями образует глубокие борозды, стенки которых одеты очень толстым эпителием. Эти участки в виде массивной складки образуют *основание* каждой *параподии*. Собственно параподии в отличие от этих складок снаружи одеты очень тонким эпителием. Именно к вершинам складок и направляются пучки косых мышц (сегменты 9–12-й).

Из *мышц параподиального комплекса* на фронтальном срезе можно легко рассмотреть две группы мышц. Прежде всего, это мощные пучки



мышц, связанные с *ацикулами* и *щетинками*. От основания каждой *ацикулы*, глубоко погруженного в полость сегмента (см. также рис. 4, Б), в виде узкого конуса расходятся пучки мышечных волокон — *мышцы-протракторы*. Своими дистальными концами они крепятся к боковым участкам стенки тела и боковым стенкам параподий. Очень тонкие мышечные волокна сопровождают и отдельные щетинки. Они пронизывают сплошную массу, в которую объединяются многочисленные *щетинконосные сумки* отдельных щетинок. Сама эта масса занимает в параподии дистальное положение. Вторую группу составляют параподиальные мышцы, тянущиеся вдоль параподии по ее боковым стенкам.

Кроме мышц, непосредственно связанных со стенкой тела и параподиями, следует рассмотреть и ряд других мышечных элементов. Между брюшным кровеносным сосудом и брюшной нервной цепочкой тянется *медио-вентральный продольный мышечный тяж* (10-й сегмент, см. также рис. 4, В, 5, А, В). Кроме того, по задней границе каждого сегмента располагается хорошо выраженная *мышечная дуга* (охватывающая брюшную нервную цепочку и только что упомянутый медио-вентральный продольный мышечный тяж (10-й сегмент; см. также рис. 5, В). Начинается эта дуга вентрально, под брюшной нервной цепочкой, и ее ветви сначала поднимаются вертикально по заднему краю сегментарного ганглия (сегменты 8–9).

В каждом сегменте по поверхности заднего диссепимента от стенки кишечника к боковой поверхности тела тянется плоская *крыловидная мышца* (сегменты 9–10-й; см. также рис. 3, А; 5, Г).

Пищеварительная система на рассматриваемом срезе представлена задним участком *средней кишки* (сегменты 11–25-й). На самом переднем конце (11-й сегмент), где на срез попала наружная поверхность кишечника, отчетливо различимы два слоя *мышц стенки кишки*: наружный — кольцевой и внутренний — продольный. Из-за их присутствия *перитонеальный эпителий*, одевающий кишечник, кажется более толстым.

Многочисленные кровеносные сосуды, присутствующие на срезе, относятся к разным отделам кровеносной системы. *Брюшной кровеносный сосуд* представлен лишь небольшим фрагментом (граница между 9 и 10-м сегментами), от которого вправо и влево отходят *поперечные сегментарные сосуды*. В непосредственной связи с диссепиментами локализуются восходящие ветви направляющихся к параподиям *сегментарных параподиальных сосудов* (сегменты 14–26-й). Дистальные участки этих

---

Рис. 6. Фронтальный срез через задний конец тела атокной формы *Alitta virens*. Срез прошел под небольшим углом к фронтальной плоскости. В передней части на срез попали лишь вентральные участки соответствующих сегментов, в средней он прошел на уровне брюшной нервной цепочки и брюшного кровеносного сосуда, а в задней — на уровне кишки. Арабскими цифрами 1, 5, 10, 15 и 25 помечены соответствующие сегменты, начиная с переднего конца описываемого конкретного среза.

сосудов и их многочисленные ответвления в значительном количестве присутствуют в параподиях.

В сегментах с 4-го по 10-й представлены фрагменты *метанефридиев*, в частности *железистые отделы* и проксимальные участки их *выводных протоков*. Они локализируются в боковых отделах целома, снаружи от продольных мышечных лент, непосредственно перед основанием параподий. Почти на всем протяжении каналу метанефридия сопутствует кровеносный сосуд.

Брюшная нервная цепочка проходит по медиальной линии (сегменты 7–9-й). Она состоит из *ганглиев*, соединенных узкими перетяжками, которые приходятся на границы между сегментами. В более крупных сегментах (7-й) видно, что ганглий несколько смещен к передней границе сегмента. В более узких последующих сегментах ганглии занимают практически всю их длину. Центральную часть цепочки составляет нейропилль — два тесно сближенных светлых, тонковолокнистых тяжа, представляющих собой совокупность отростков нервных клеток. Нейроны располагаются вокруг нейропиля.

В передних сегментах (1–4-й) видны участки перерезанных *параподиальных нервов*. Последние отходят примерно от середины каждого ганглия вправо и влево. Как уже говорилось выше, локализируются они субэпидермально, снаружи от мышц, огибая их «по дну» мускульных валиков вентральной поверхности. В 1 и 2-м сегментах в каждом валике параподиальный нерв перерезан дважды и фактически поперечно — медиально располагается его проксимальный участок, а латерально его дистальный отдел перед местом вхождения в параподию. Достигнув уровня основания параподии, нерв отклоняется в латеральном направлении и занимает почти горизонтальное положение. Соответственно на срезе мы видим уже значительный по протяженности отрезок нерва (сегменты 3 и 4-й, слева).

Нервные стволы брюшной нервной цепочки продолжают и в пигидии. В основании последнего они тесно сближены и проходят медиально, но дальше они расходятся и самостоятельно тянутся в пигидиальные усики.

По передней границе пигидия справа и слева располагаются две вытянутые в поперечном направлении группы клеток. Они окрашиваются более интенсивно и от клеток окружающих тканей отличаются несколько более крупными размерами. Это — *зона роста*, по переднему краю которой и происходит обособление и закладка новых целомов.

### **ПРЕПАРАТ — нектохета *Nereis* sp. (рис. 7, А–В)**

*Методические указания.* Описание нектохеты приводится на примере *Nereis* sp. У нектохет этого вида хорошо выражены все детали строения и, в первую очередь, начальные отделы пищеварительного тракта (буккального отдела и глотки).

На занятиях обычно используют окрашенные тотальные препараты. Хорошие результаты дает изучение неокрашенных препаратов с использованием фазово-контрастного устройства. Сначала объекты рассматривают, используя малое увеличение микроскопа,

а затем детали внутреннего строения личинок изучают под большим увеличением (40×). При отсутствии достаточного количества раздаточного материала препараты могут быть выставлены на демонстрационных микроскопах.

Нектохета представляет собой микроскопический олигомерный организм, тело которого включает уже более или менее сформированный простомуиум, нулевой сегмент, три хорошо различимых ларвальных сегмента и небольшой пигидий (рис. 7, А).

*Простомуиум и нулевой сегмент* вместе составляют достаточного компактный передний конец личинки (рис. 7, Б, В). Вся дорсальная поверхность и передняя часть вентральной поверхности этого отдела образована простомуиумом. Его граница, которая на тотальных препаратах просматривается как узкая складка покровов, на спинной стороне практически достигает передней границы первого ларвального сегмента. Прототрох к этому времени практически полностью исчезает, и от него остаются только ресничные клетки, расположенные по бокам переднего отдела. Более широкий нулевой сегмент заметно выступает из-под простомуиума в его задней части по бокам тела.

На переднем конце простомуиума расположены две усиковидные *антенны*. Непосредственно под антеннами, уже на фронтальном участке поверхности формирующегося простомуиума залегают *личиночные глаза*. Они закладываются еще у трохофоры. У нектохеты же они имеют вид небольших пигментных пятен.

На спинной стороне простомуиума, ближе к его заднему краю расположены две пары *дефинитивных глаз*, свойственных взрослому червю. Правда, у нектохеты глаза с каждой стороны тела сильно сближены и часто налегают друг на друга. Каждый глаз имеет вид пигментного бокала.

На вентральной поверхности простомуиума, но уже недалеко от его переднего конца, расположены короткие *пальпы*. Они еще не выдаются из-под простомуиума, но, тем не менее, демонстрируют характерные особенности своей организации. Каждая пальпа, как и у взрослых червей, состоит из *пальпостилия* и очень короткого *пальпофора*.

Задняя половина вентральной поверхности переднего конца тела, по большей части образована нулевым сегментом. По его бокам, немного отступя назад от прототроха, располагаются усиковидные придатки. Это первая пара *перистомиальных усиков*. Вторая пара усиков разовьется много позднее, в процессе превращения личинки во взрослого червя (см. с. 000 рис. 12, 3), а вот сами пароподии этого сегмента так и останутся совершенно неразвитыми.

В учебной литературе перистомиальные усики первой пары часто ошибочно обозначают как пальпы (см., например, В. А. Догель. Зоология беспозвоночных. Изд. 7-е. М.: Высшая школа. 1981. С. 265, рис. 226).

Заднюю часть вентральной стороны переднего отдела тела, занимает рот и связанный с ним буккальный отдел пищеварительного тракта (рис. 7, А, В). *Ротовое отверстие* неправильно треугольной формы. *Задний край*

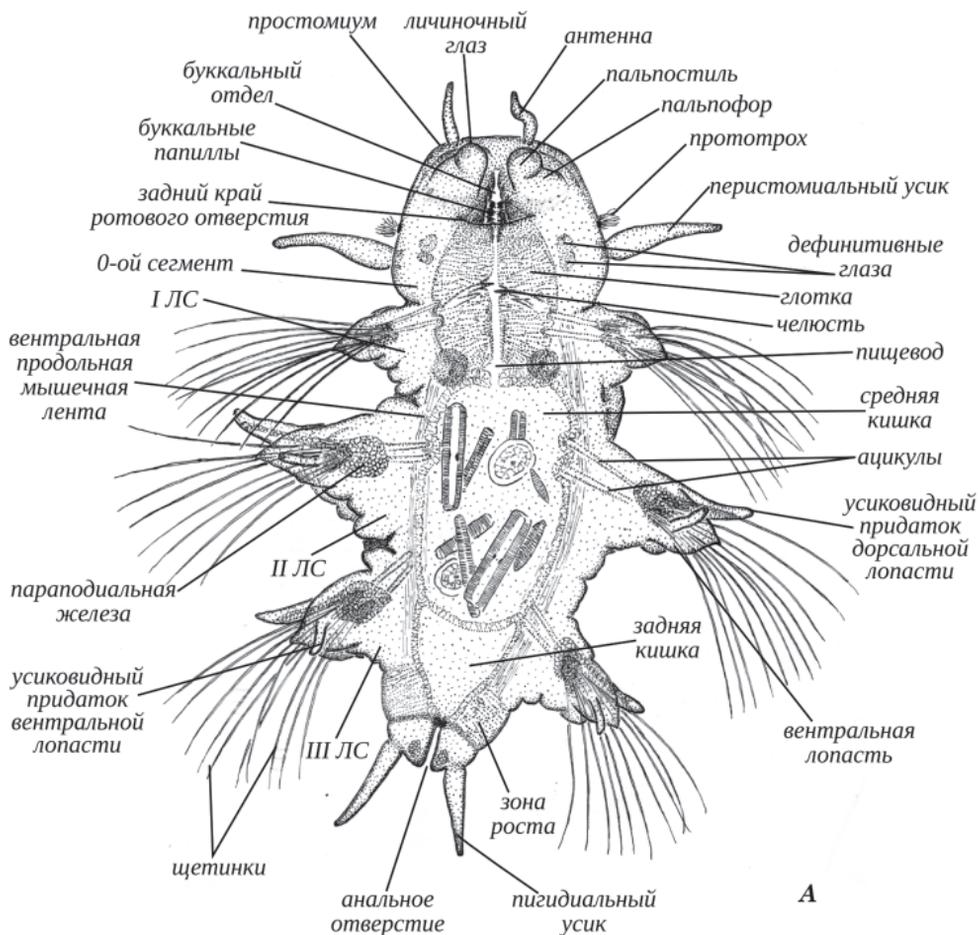
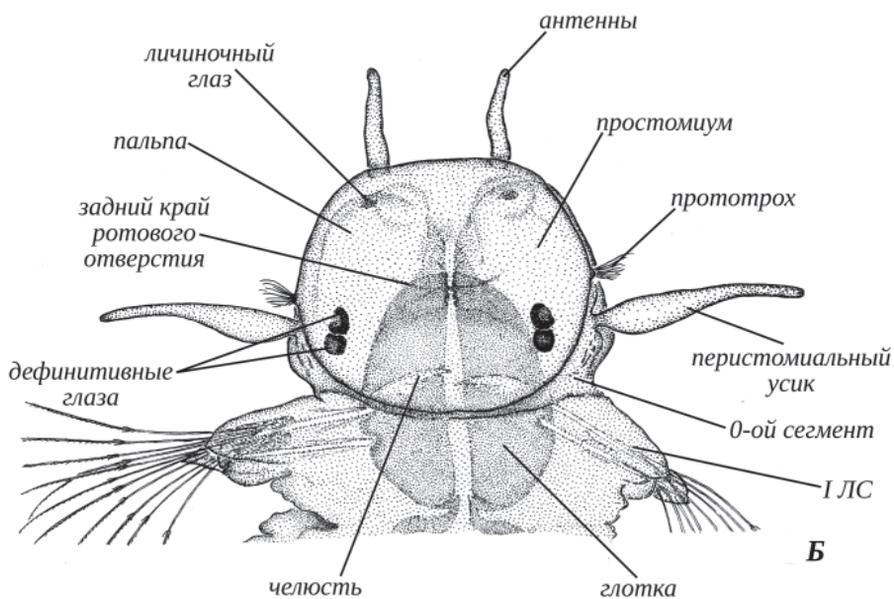


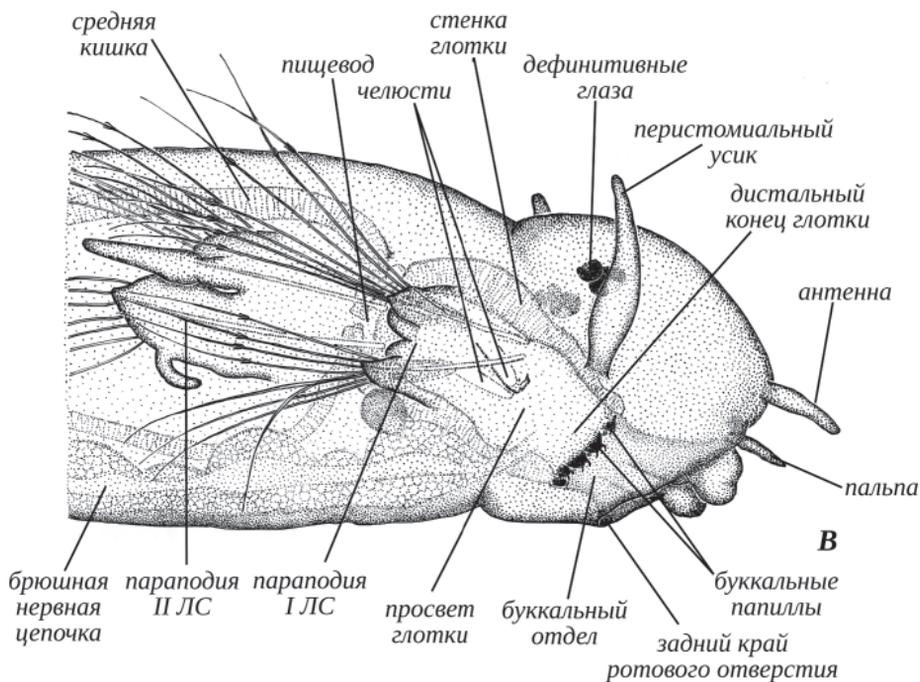
Рис. 7. Нектохета нерейд.

А — поздняя нектохета *Nereis* sp., вид с вентральной стороны; Б — передний конец тела нектохеты *Nereis* sp., вид со спинной стороны; В — передний конец тела нектохеты *Nereis* sp., вид сбоку. Здесь и на рисунках 8—10 — I ЛС—III ЛС — первый—третий ларвальные сегменты.

*ротового отверстия* (основание треугольника) образован поперечно расположенной и хорошо различимой складкой, которая образует своего рода «нижнюю губу» (см. также Примечание <sup>10</sup>). А вот переднебоковые края выражены не столь отчетливо. Они более или менее плавно переходят в стенки *буккального отдела*. Последние также плавно сужаются и в своей проксимальной части образуют узкий желобок. У рассматриваемых нектохет передний конец этого желобка, представляющего собой дно буккальной полости, заходит далеко вперед между основаниями пальп и полностью не перекрывается упоминавшейся выше поперечной складкой («нижней губой»). По стенкам буккального отдела расположены неглубокие складки. От буккального отдела берет начало



**Б**



**Б**

Рис. 7. Продолжение.

глотка. На границе между этими двумя отделами пищеварительного тракта располагаются небольшие чувствительные *буккальные папиллы*. У нектохет этого вида папиллы расположены двумя параллельными рядами и ограничивают щелевидный вход в глотку (см. с. 000 и рис. 7, А, В).

Далее один за другим следуют три *ларвальных сегмента* (см. с. 000 и Примечание 6). Они имеют примерно одинаковое внешнее строение. Каждый сегмент снабжен двумя *параподиями*, расположенными по бокам тела. Параподии первого ларвального сегмента развиты слабее остальных. На коротком основании один под другим располагаются две *лопасти* (см. рис. 9, В), точнее, два лопастевидных придатка — дорсальный и вентральный. Они соответствуют подиальным бугоркам параподии взрослого червя. Через них проходят два пучка тонких и длинных *щетинок*, имеющих сложное строение. Каждая щетинка состоит из двух элементов (рис. 7, В). Имеются и *ацикулы*. Правда, в отличие от взрослых червей, они еще не окрашены в бурый цвет. Ацикулы достигают концов лопастевидных придатков, а их проксимальные концы упираются в глотку. Вентральный придаток крупнее дорсального. Усиковидные придатки на параподиях I ларвального сегмента отсутствуют.

Параподии двух последующих сегментов имеют принципиально такое же строение, но развиты более мощно. Подиальные бугорки приобретают вид настоящих лопастей, причем вентральная намного крупнее дорсальной. С лопастями связаны усиковидные придатки. *Дорсальный придаток* крупный и далеко выдается за пределы параподии. Никакого отношения к нотоподиальному усика полностью сформированной параподии дорсальные усиковидные придатки не имеют. Внутри каждого из них проходит узкий *проток* массивной *параподиальной железы*, а сами придатки расположены не на дорсальной поверхности будущей нотоподии, а на ее вентральной поверхности, в промежутке между двумя подиальными бугорками (см. рис. 7, В; 9). Связанный с вентральной лопастью *вентральный усик* значительно меньше и никаких протоков не несет.

В толще лопастевидных подиальных бугорков проходят пучки длинных щетинок. Кроме щетинок в каждой параподии имеется и по паре ацикул.

Заканчивается тело личинки небольшим *пигидием*, на заднем конце которого терминально расположены два коротких *пигидиальных усика*.

Если личинки были хорошо зафиксированы и не повреждены при последующем изготовлении препарата, то при использовании большого увеличения (масляная иммерсия, объектив МИ 90×) удастся рассмотреть остатки ресничных шнуров еще сохраняющиеся у нектохет. Как правило, хорошо бывают видны латеральные клетки *протоtroxa*. Сохраняются и остатки метатроха. Каждый ларвальный сегмент тоже несет по одному неполному ресничному шнуру, который прерывается на вентральной и дорсальной поверхности тела. Шнуры располагаются непосредственно за параподиями (подробнее см. с. 000)

Из внутренних органов на тотальных препаратах хорошо видна пищеварительная система. Выше уже было сказано, что ротовое отверстие, расположенное вен-

трально на переднем отделе тела, ведет в обширный буккальный отдел. Последний оканчивается щелевидным отверстием, края которого ограничены упоминавшимися ранее буккальными папиллами. За буккальным отделом следует мускулистая глотка. Просвет глотки также щелевидный. При рассматривании личинки с дорсальной или вентральной сторон хорошо видны толстые мускулистые стенки глотки, ограничивающие узкую полость. В толще латеральных стенок глотки располагаются еще не до конца сформированные *челюсти* (рис. 7, А, Б, В). Дорсальная и латеральная стенки глотки относительно тонкие, их разделяет значительное пространство. Это хорошо видно на личинках, изображенных сбоку (рис. 7, В).

За глоткой следует короткий зачаток *пищевода*. Далее расположена мешковидная *средняя кишка*, в просвете которой часто в большом количестве присутствуют пустые панцири диатомовых водорослей. Средняя кишка слепо замкнута и отделена пока еще сплошной перегородкой от задней кишки. *Задняя кишка* коротка и оканчивается анальным отверстием, распложенным на пигидии.

Мышечная система нектохеты развита хорошо, однако на тотальных препаратах удастся рассмотреть лишь мышцы параподиальных комплексов, приуроченных к параподиям ларвальных сегментов. Кроме того, по вентральной поверхности, под кишечником бывают видны *вентральные продольные мышечные ленты*. Нервная система личинки представлена церебральным ганглием и зачаточной *брюшной нервной цепочкой*. Правда, церебральный ганглий в составе головного отдела личинки рассмотреть удастся далеко не всегда (для этой цели лучше всего использовать тотальные препараты из неокрашенных и слегка придавленных личинок, а демонстрационные микроскопы должны быть оборудованы фазово-контрастным устройством), но зато отчетливо видны ганглии и коннективы в ларвальных сегментах. Особенно хорошо это бывает видно у личинок, лежащих на боку: в этом случае органы пищеварительного тракта практически не мешают знакомству с нервной системой (рис. 7, В).

По границе последнего ларвального сегмента и пигидия тянется узкая пигментная полоска. Непосредственно перед ней располагается *зона роста*, в которой активно протекают процессы пролиферации клеток и закладка новых сегментов.

### **ПРЕПАРАТ — начало анаморфного роста нереидид** (рис. 8, А, Б)

*Методические указания.* Для знакомства с началом анаморфоного роста можно использовать либо временные культуры личинок *Alitta virens*, либо постоянные культуры *Platynereis dumerilii*. Наличие лабораторных культур последнего вида позволяет получать массовый материал разного возраста.

Из отобранных ювенилей изготавливают окрашенные тотальные препараты, которые и используют на занятиях. Студенты должны зарисовать внешний вид молодого червя, используя для этого малое и большое увеличение микроскопа. При наличии на препаратах особей с вывернутым буккальным отделом следует зарисовать передний конец тела такой особи.

Последующее развитие личинок и превращение их во взрослых атокных червей поначалу не сопровождается заметными внешними морфологическими перестройками. Личинка несколько увеличивается в размерах. На нулевом сегменте закладывается еще одна пара *перистомиальных усиков*, правда они по своим размерам пока сильно уступают усикам первой пары. *Ларвальные сегменты* сохраняют практически то же строение, что и у нектохеты. В первую очередь это относится к строению параподий. Последние состоят из двух лопастей, причем *вентральная лопасть* крупнее *дорсальной*. Дорсальные лопасти II и III ларвальных сегментов несут по одному крупному *усиковидному придатку*, внутри которого проходит проток *параподиальной железы*. Хорошо выражены *ацикулы*. Заметно увеличивается количество щетинок, расположенных на параподиях.

Наиболее серьезным изменением подвержен задний конец тела червя. Это проявляется в том, что в зоне роста начинают обособливаться первые *постларвальные сегменты*. У рассматриваемой личинки (рис. 8, А) один такой сегмент (*I ПЛС* — первый постларвальный сегмент) хорошо развит и несет пару сформированных параподий. А в зоне роста, на переднем конце пигидия уже закладывается следующий сегмент.

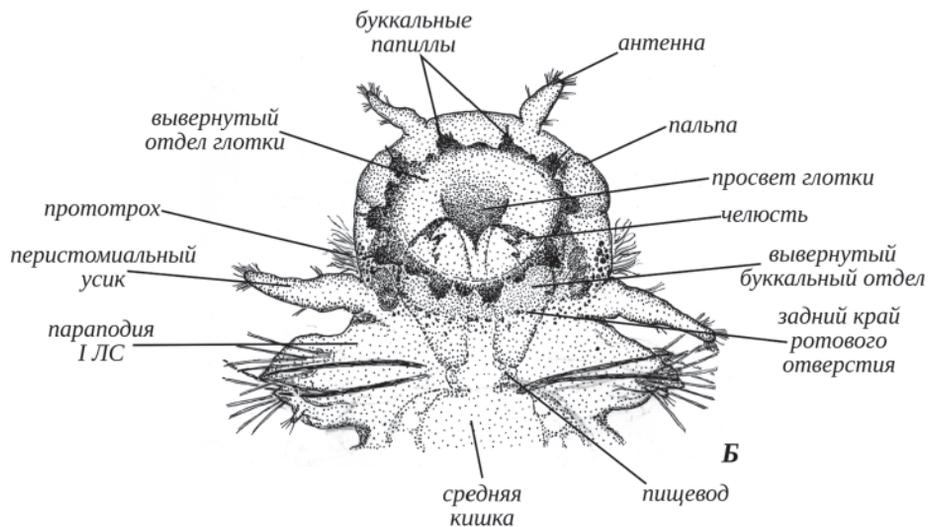
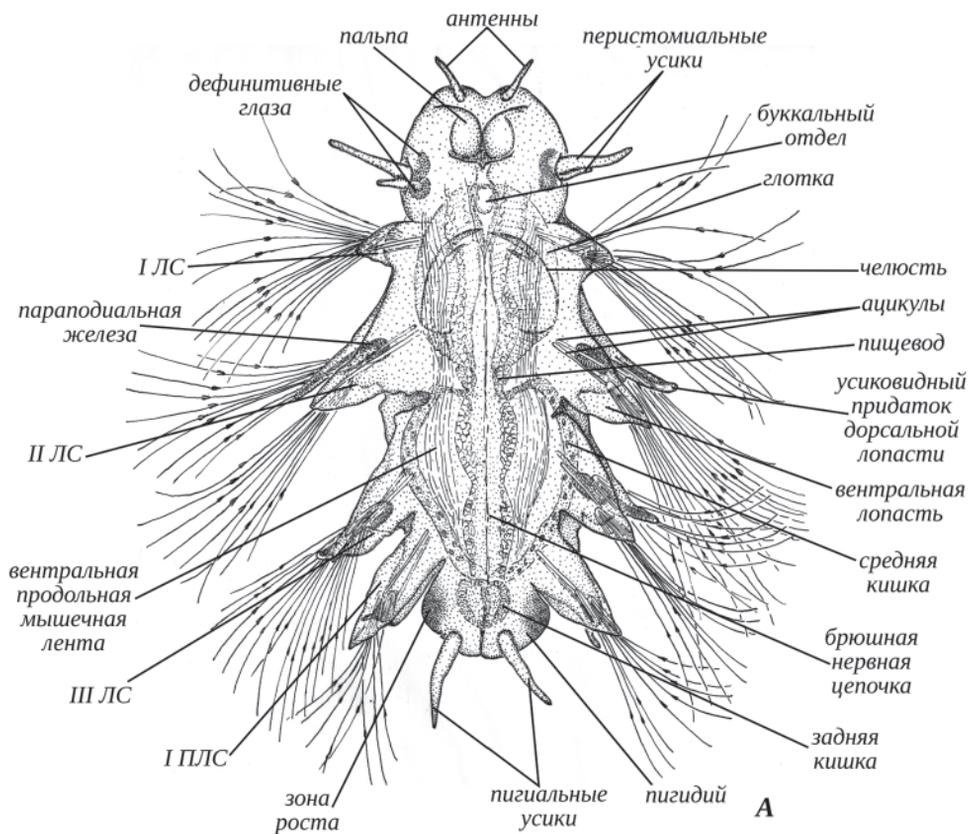
У личинок и ювенилей *Alitta virens* задний край ротового отверстия сильно сдвинут вперед и почти вплотную примыкает к зачаткам пальп, так что между ними остается лишь узкая щель. В заднем конце *буккального отдела* располагаются *буккальные папиллы*, которые ограничивают вход в глотку. Последний почти округлый, а не щелевидный как у предыдущего вида (см. с. 000).

Массивная *глотка* сильно разрастается и почти достигает задней границы II ларвального сегмента. В ее стенках залегают формирующиеся *челюсти*, количество зубцов на которых зависит от степени развития самого червя. За глоткой следует пока еще короткий *пищевод*, который на границе III ларвального сегмента дает начало массивной *средней кишке*. Хорошо видна и *задняя кишка*, которая открывается анальным отверстием на поверхности *пигидия*.

Иногда на препаратах попадаются особи с частично вывернутыми *буккальным отделом* и передним концом глотки (рис. 8, Б). У таких экземпляров узкое ротовое отверстие сильно растягивается, а зачатки *пальп* заметно сдвигаются к переднему концу тела. Вывернутый участок приобретает вид короткого усеченного конуса. Верхняя слегка выпуклая поверхность этого конуса представляет собой вывернувшийся участок глотки, в центре которого располагается довольно крупное отверстие — собственно *просвет глотки*. По краям этого отвер-

Рис. 8. Начало анаморфного роста нектохеты *Alitta virens*.

А — формирование первого постларвального сегмента; вид с брюшной стороны. I ПЛС — первый постларвальный сегмент, Б — передний конец тела молодой особи с вывернутым *буккальным отделом* и передним участком глотки.



ствия видны кончики формирующихся *челюстей*. Сами челюсти еще остаются в толще стенки глотки и наружу не выдвигаются. По наружной границе вывернутого участка глотки располагается венчик из 10 *буккальных папилл*. На конце каждой папиллы расположены чувствительные ригидные реснички. Между папиллами видна утолщенная граница между глоткой и собственно буккальным отделом.

Короткая стенка *буккального отдела* образует наружную поверхность упомянутого выше конуса. Она плавно опускается вниз и соединяется непосредственно с поверхностью тела. Заднюю границу ротового отверстия можно определить по пигментации покровов и структуре поверхности.

Хорошо видны у развивающегося червя вентральные продольные мышечные ленты и зачаток брюшной нервной цепочки.

### **ОБЪЕКТ — Ранняя и средняя нектохеты *Platynereis dumerilii* (сканограммы) (рис. 9, А–З, 10, 11)**

*Методические указания.* Для более детального знакомства с организацией метатрохофоры *Platynereis dumerilii* мы предлагаем серию сканограмм, которые позволяют рассмотреть некоторые детали строения личинок, ускользающие при работе с обычными микроскопическими препаратами. Это дополнительный материал, который может быть использован для лучшего освоения обязательных объектов.

Тело ранней нектохеты *Platynereis dumerilii* (рис. 9, А) включает эписферу, нулевой сегмент, три ларвальных (щетиноконосных) сегмента и пигидий.

*Эписфера*, которая в дальнейшем превратится в простомиум личинки отделена от остального туловища хорошо развитым *прототрохом*, образованным 12 крупными клетками. Клетки прямоугольной формы, лежат в один ряд, и каждая несет множество ресничек. На апикальном полюсе эписферы расположен *теменной султан ресничек* (рис. 9, Д, Д<sub>1</sub>). Два косых ряда, состоящих из четырех клеток каждый, занимают дорсальную, затылочную зону эписферы. Вместе они составляют *акротрох* (рис. 9, Б, В). Клетки, образующие акротрох, заметно уступают по своим размерам клеткам прототроха. Между правой и левой половиной акротроха медиально остается небольшой просвет, в котором располагается ресничное сенсорное поле (см. ниже).

Под латеральными концами акротроха, в том месте, где он максимально приближается к прототроху, лежат еще две группы по три клетки в каждой (рис. 9, В, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>). Эти дополнительные клетки акротроха закладываются значительно позже, чем клетки самого акротроха. У самых ранних нектохет они напоминают небольшие вздутия, на которых расположены короткие реснички (рис. 9, В, В<sub>1</sub>). У личинок, достигших стадии средней нектохеты, эти клетки несут длинные, активно ундулирующие реснички (рис. 9, В<sub>2</sub>).

На переднем конце эписферы, правда, слегка субтерминально, располагается небольшое углубление — *фронтальная ямка*. Сзади в виде полукруга ее окружают отверстия желез фронтального органа (см. рис. 9, Б, В, Д; 11). По бокам,

на уровне переднего края фронтальной ямки расположены парные *поры латеральных желез*. Значительно ближе к ямке и уже на уровне ее заднего края отчетливо видны парные *поры вентро-латеральных желез*. Непосредственно к ним примыкают два небольших участка крайне специализированной кутикулы. Последняя в этих местах образует сильно *скульптурированные поля*. Их поверхность несет многочисленные неправильной формы углубления, разделенные узкими перегородками (рис. 9, Д, Д<sub>2</sub>, 10). И, наконец, непосредственно под фронтальной ямкой, у самого прототроха расположено еще одно отверстие непарной *вентральной железы* (см. рис. 11). Как правило, отверстие протока этой железы трудно различимо, так как, по большей части, оно целиком прикрыто ресничками прототроха. Как только нектохета начинает плавать, из отверстий протоков желез фронтального органа постоянно выделяются капельки секрета. (рис. 9, Б, В, Д, Д<sub>2</sub>). О предполагаемых функциях фронтальной ямки и желез фронтального органа будет сказано ниже (см. с. 000).

Эписфера служит местом сосредоточения большого количества сенсорных элементов. Кроме ларвальных глаз, которые появляются еще у трохофоры, у ранних нектохет уже имеются и дефинитивные глаза. Однако на сканограммах они не различимы.

Из крупных органов чувств у ранних нектохет представлены только *пальпы*. Антенны и нухальные органы еще не сформированы. Зачатки же пальп, имеющие вид небольших округлых вздутий, лежат латерально, примерно на уровне середины расстояния между фронтальной ямкой и теменным султаном ресниц.

И пальпы, и вся остальная поверхность эписферы несут многочисленные ресничные сенсиллы. Последние, чаще всего, имеют вид той или иной длины ригидных, т. е. утративших способность ундулировать, ресничек, основание которых окружено небольшим кутикулярным валиком (в качестве примера см. рис. 9, E<sub>1</sub>).

Для нектохет разного возраста характерна отчетливо выраженная хетотаксия, т. е. упорядоченное расположение сенсилл на поверхности тела и отдельных придатках (пальпы, антенны, перистомиальные усики, пигидиальные усики и т.д.). При этом сенсиллы образуют довольно постоянный и симметричный рисунок. В качестве примера мы продемонстрируем расположение сенсилл на поверхности эписферы вдоль мидсаггитальной плоскости.

У переднего конца фронтальной ямки симметрично расположены две сенсиллы с длинными ригидными ресничками. Далее, по направлению к переднему концу тела, на уровне пальп группа из 6 одиночных сенсилл образует фигуру в виде перевернутой трапеции. Еще две пары сенсилл лежат между этой группой и свободными передними концами подковообразного теменного султана ресниц. А вот ближе к концу теменного султана, справа и слева от него располагаются еще две парные группы по три сенсиллы в каждой. Замыкает этот медиальный ряд сенсилл дорсальное непарное сенсорное поле, занимающее промежуток между медиальными клетками акротроха (рис. E, E<sub>1</sub>). Количество сенсилл, образующих это поле, зависит от возраста личинки. На приводимой иллюстрации (рис. E<sub>1</sub>) их 12, причем у некоторых отсутствует кутикулярное кольцо вокруг основания реснич-

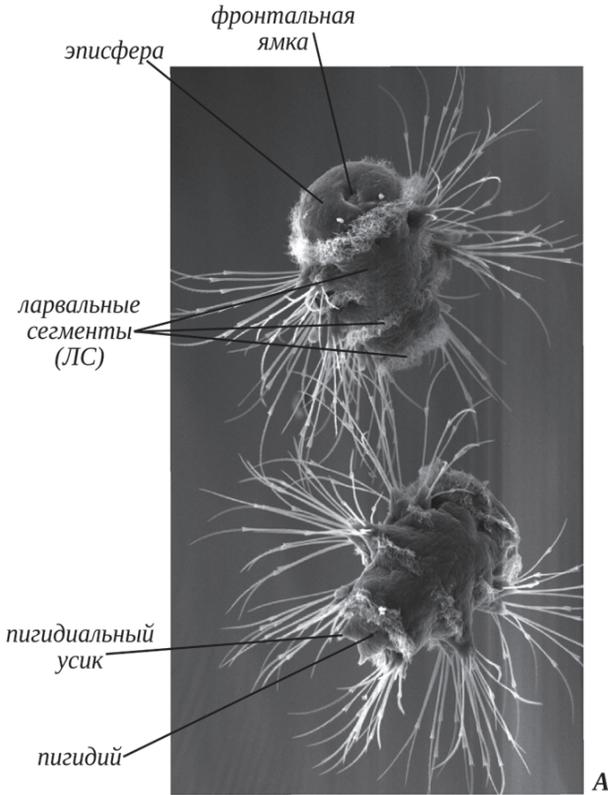
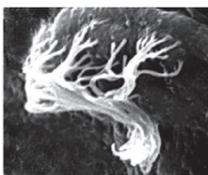
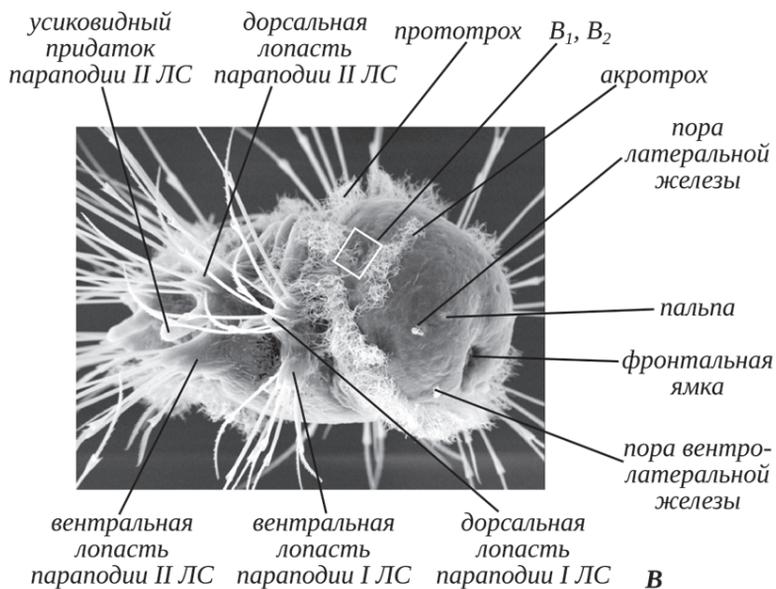
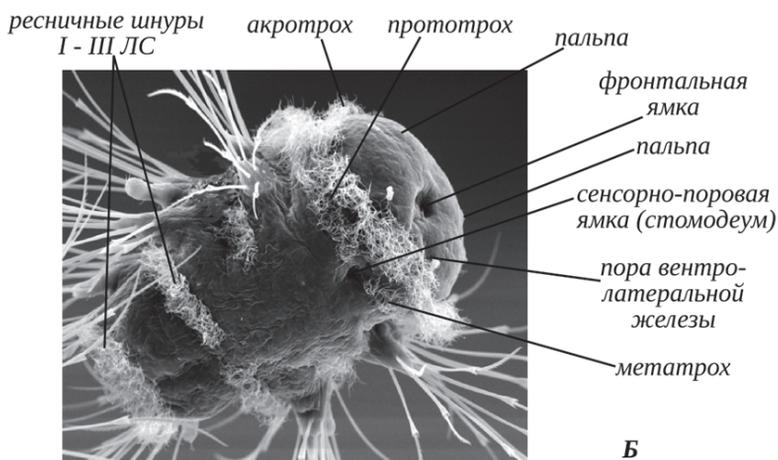


Рис. 9. Ранняя нектохета *Platynereis dumerilii* (сканогаммы).

А — внешний вид нектохет, Б — вид с брюшной стороны, В — вид спереди и сбоку, в рамке: дополнительные клетки акротроха — латеральные группы из трех клеток, расположенные между прототрохом и акротрохом (позиции  $B_1$  и  $B_2$ ),  $B_1$  — дополнительные клетки акротроха — ранняя нектохета,  $B_2$  — то же, поздняя нектохета; Г — эписфера и 0-й сегмент, вид с вентральной стороны, в рамке: сенсорно-поровая ямка (стомодеум) (позиция  $G_1$ ),  $G_1$  — сенсорно-поровая ямка (стомодеум) между клетками метатроха, Д — эписфера, вид спереди, в рамках: участок фронтальной поверхности эписферы (позиция  $D_1$ ) и скульптурированное поле кутикулы (позиция  $D_2$ ),  $D_1$  — теменной султан ресниц и группы одиночных сенсилл на фронтальном участке поверхности эписферы,  $D_2$  — пора вентро-латеральной железы фронтального органа с выделяющимся секретом и скульптурированное кутикулярное поле, Е — сенсорное дорсальное поле между ресничными клетками акротроха, в рамке: ресничное поле при большом увеличении (позиция  $E_1$ ),  $E_1$  — сенсорное дорсальное ресничное поле, Ж — пигидий ранней нектохеты, вид сзади, в рамке: сенсиллы на конце пигидия (позиция  $Ж_1$ ),  $Ж_1$  — парная сенсилла на конце пигидия, З — сформированный пигидий с пигидиальными усиками поздней нектохеты..



B<sub>1</sub>

B<sub>2</sub>

Рис. 9. Продолжение.

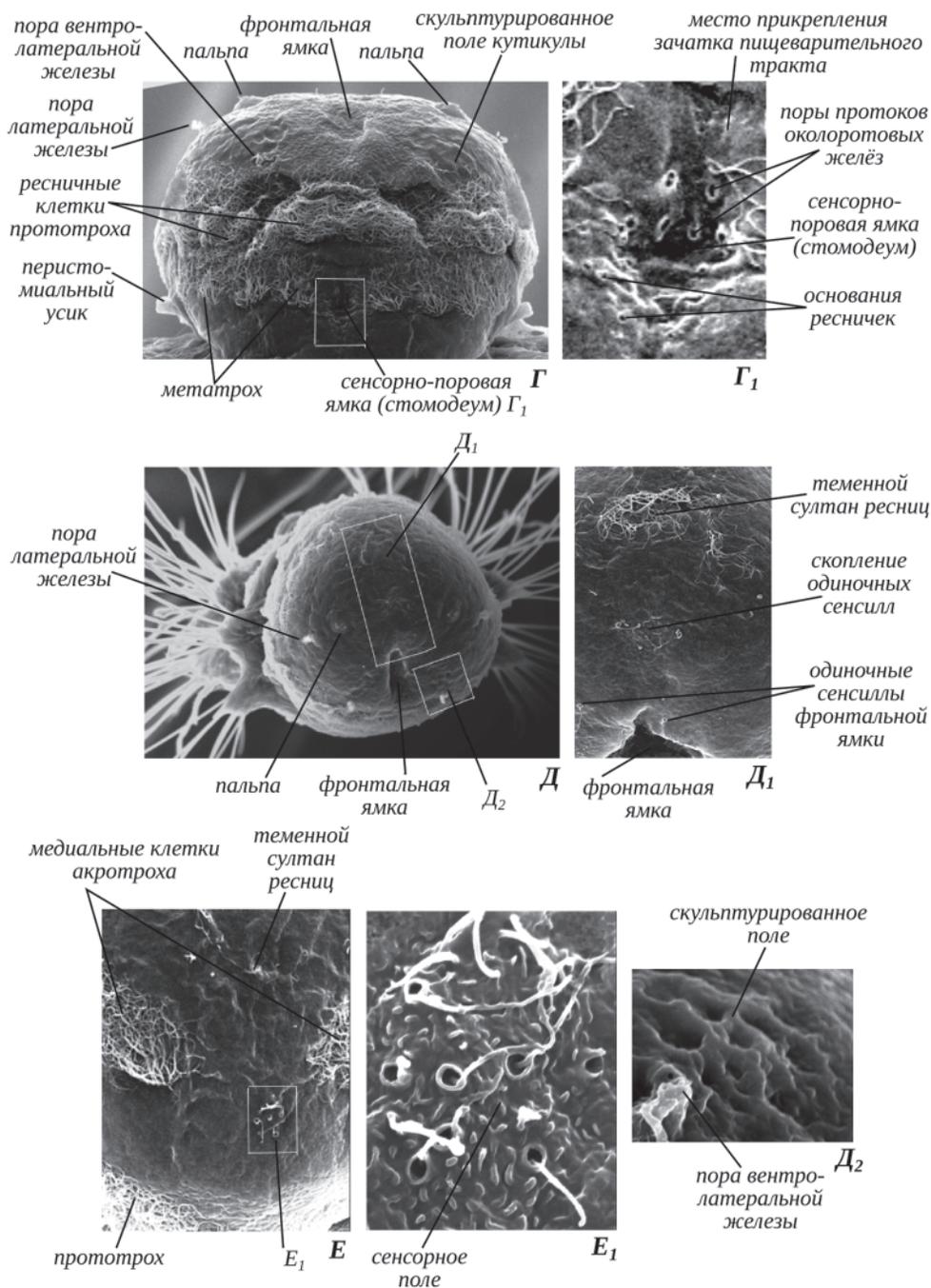


Рис. 9. Продолжение.

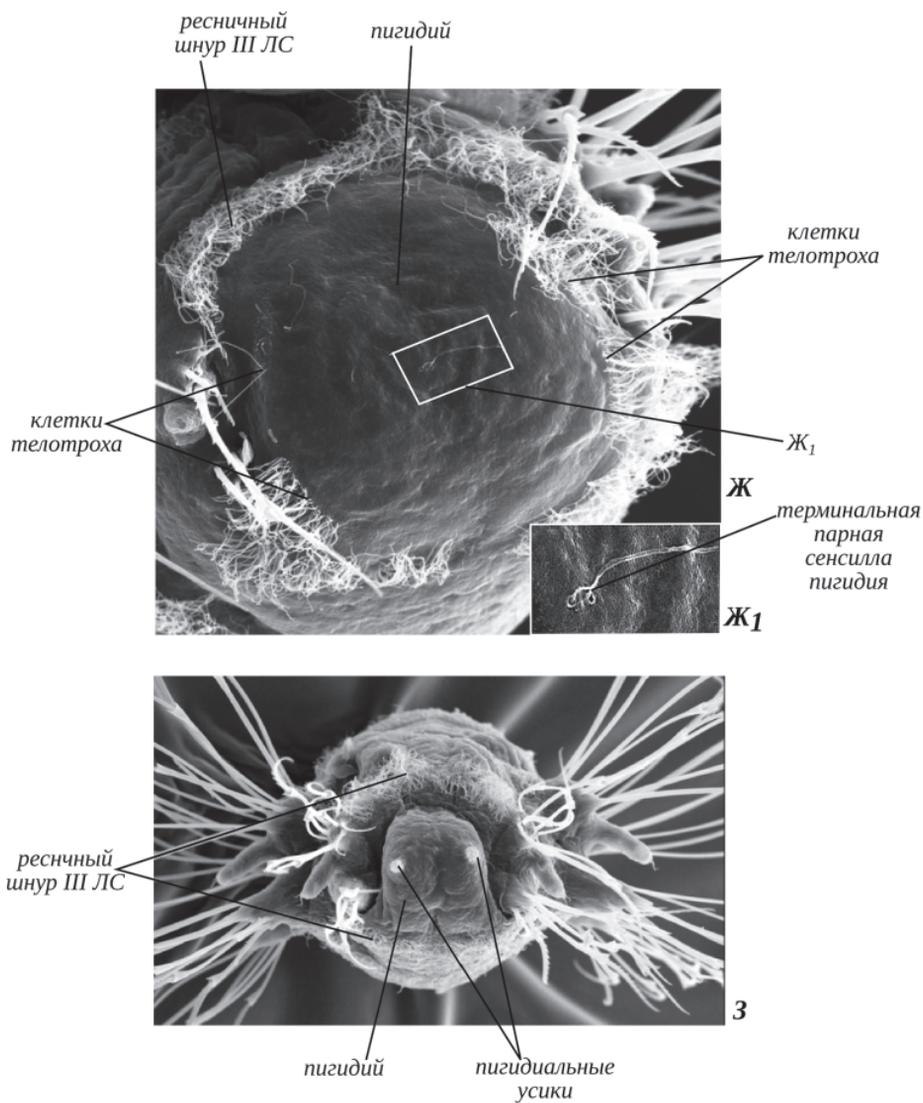


Рис. 9. Продолжение.

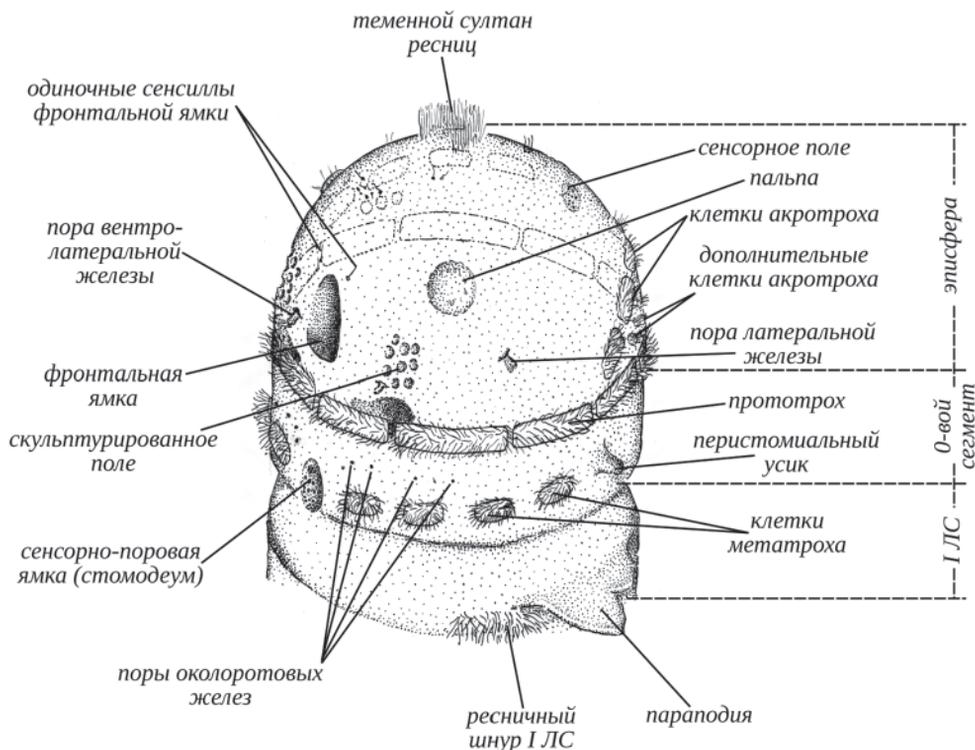


Рис. 10. Схема строения переднего конца тела ранней нектохеты (составлено по серии сканограмм).

ки. У более молодых нектохет в состав поля входят до 8 сенсилл. Кутикула в пределах самого поля заметно отличается от кутикулы, прилегающих участков поверхности гипосферы. Между основаниями сенсилл она несет многочисленные небольшие цилиндрические выросты и короткие гребни.

За эписферой следует 0-й сегмент. С дорсальной стороны он практически не выражен, так I ларвальный сегмент почти вплотную примыкает к эписфере, а вот с вентральной стороны 0-й сегмент легко различим. Его передняя граница определяется положением прототроха. Ресничное вооружение этого сегмента представлено 8 клетками *метатроха*, которые образуют два вентро-латеральных шнура, по 4 клетки в каждом. Медиально шнуры начинаются у задней границы этого сегмента, по косой линии пересекают сегмент и заканчиваются латерально недалеко от прототроха. Между правым и левым шнурами метатроха медиально остается небольшой промежуток.

У самых ранних нектохет *перистомиальные усики* еще не развиты (рис. 9, Б, В), а вот у личинок среднего возраста появляются их коротенькие зачатки (рис. 9, Г).

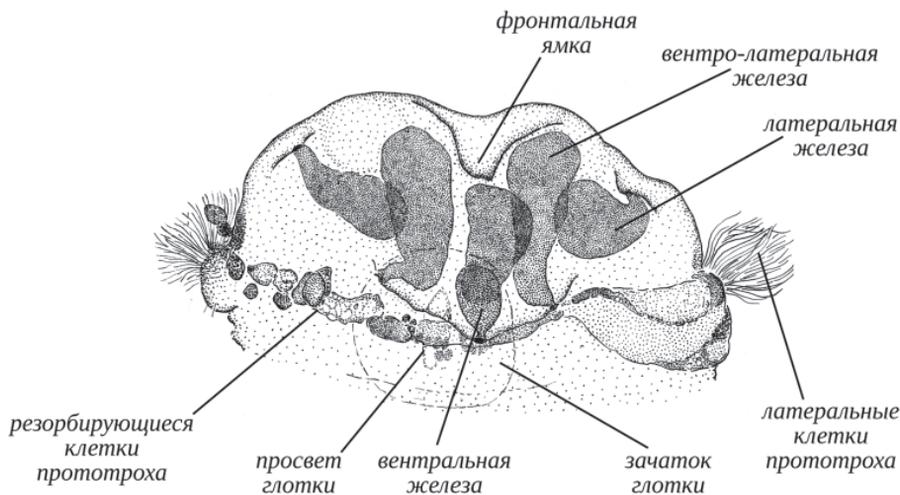


Рис. 11. Железы фронтального органа. Поздняя нектохета *Alitta virens*.

На нулевом сегменте с вентральной стороны между прототрохом и метатрохом тянется ряд из 12 *пор околоротовых*, или перистомиальных *желез*. Они образуют группы по три поры в каждой. Уже со стадии средней нектохеты становится заметной неглубокая поперечная складка, которая тянется вдоль этого ряда. Еще одна группа выводных отверстий перистомиальных желез лежит в передней части небольшого углубления — *сенсорно-поровой ямки*. Последняя располагается в промежутке между медиальными клетками метатроха и немного смещена назад (рис. 9, Г, Г<sub>1</sub>, 10). В задней части и по бокам ямки симметричными компактными группами располагаются более мелкие поры, служащие основанием ресничек сенсилл. Сами же сенсорные реснички у ранней нектохеты выражены еще очень плохо — в лучшем случае они представлены короткими щетинками, едва выступающими за наружный край основания. У более поздних нектохет они образуют довольно мощный пучок (см. рис. 12). На поверхности формирующихся перистомиальных усиков также расположены многочисленные сенсиллы.

С комплексом пор околоротовых желез и сенсорно-поровой ямки тесно связано *место прикрепления зачатка пищеварительного тракта* к покровам личинки. Сам зачаток на сканограммах, естественно, не виден, а вот место, где он с внутренней стороны крепится к стенке тела, маркируется серией неглубоких впячиваний покровов (рис. 9, Г<sub>1</sub>).

Далее располагаются три ларвальных сегмента (*I ЛС, II ЛС, III ЛС*) (рис. 9, А, Б, В), каждый из которых несет по паре параподий. Параподии хорошо обособлены и способны к активному движению. Каждая параподия состоит из двух лопастей — дорсальной и вентральной. Лопастей несут пучки двучленистых щетинок. Вентральная лопасть заметно крупнее дорсальной. Дорсальные лопасти парапо-

дий II и III ЛС несут крупные *усиковидные придатки*. Последние расположены между лопастями в средней части параподии. На параподиях I ЛС усиковидные придатки отсутствуют.

На ларвальных сегментах, непосредственно за параподиями располагаются *ресничные шнуры*, или паратрохи. Каждый из них образован четырьмя группами клеток, две из которых расположены дорсолатерально, а две — вентролатерально. На дорсальной и вентральной поверхностях медиально между ресничными клетками остаются заметные промежутки. Особенно большой разрыв между ними наблюдается на I ЛС.

Также как и поверхность эписферы, поверхность ларвальных сегментов, параподий и, главным образом, усиковидных придатков, характеризуется хорошо развитой хетотаксией.

*Alitta virens*, *Platynereis dumerilii* и *Nereis pelagica* [Annelida (тип): Aclitellata: Polychaeta (кл.): Phyllococida (отр.): Nereididae (сем)]<sup>7</sup> — весьма обычные представители морской фауны. Правда, в составе этого семейства имеются виды, приспособившиеся к существованию в солоноватых и даже пресных водах. Примером могут служить представители таксона *Hediste* — *H. diversicolor* и *H. japonicum*. Первый вид в конце 30-х годов прошлого века был переселен из Азовского моря в Каспийское, а оттуда успешно проник в аванделъгу Волги. В большом количестве черви этого же вида встречаются и в Балтийском море около Куршской косы.

Все перечисленные виды ведут бентосный образ жизни. Молодые особи *N. pelagica* в Белом море встречаются в верхней сублиторали в ходах между ризоидами ламинарий. *A. virens* обычно живут в норах под камнями на илисто-песчаных пляжах нижней литорали и верхней сублиторали.

Для nereидид характерно непостоянство числа сегментов, из которых построено их длинное гомономно сегментированное туловище. Все сегменты за исключением перистомииума несут параподии. Последние используются червями для активного движения по субстрату и для плавания. При спокойном, относительно медленном движении nereидиды перемещаются почти исключительно за счет работы параподий. Их тело при этом почти не изгибается. Простота строения параподии в общем обуславливает и относительную простоту траектории, совершаемого ею движения, которое складывается из двух фаз — направленного назад рабочего удара, и возвратного движения, при котором параподия отводится вперед. Во время рабочего удара параподия немного опущена вниз и цепляется своими щетинками за неровности субстрата. Так как свободный конец параподии при этом оказывается более или менее прочно зафиксирован на субстрате и поэтому не может перемещаться назад относительно последнего, развиваемое мышцами параподиального комплекса усилие перемещает соответствующий сегмент вперед. Параподии правой и левой сторон тела работают строго в противофазе — если слева параподия совершает рабочий удар, то справа параподия того же сегмента находится в фазе возвратного движения. При этом параподия отрывается от субстрата и немного приподнимается, так что возвратное движение никак не влияет на положение сегмента в пространстве.

Все движения параподий последовательно расположенных сегментов строго координированы. Работа параподий одной стороны тела осуществляется таким образом, что каждая последующая параподия лишь незначительно отстает по фазе движения от предыдущей. В результате соседние параподии не мешают друг другу, а вдоль их ряда пробегает настоящая метахрональная волна.

Пищевой рацион nereидид весьма разнообразен. Представители трех упоминаемых нами видов *Nereis pelagica*, *Hediste diversicolor* и *Alitta virens* всеядны. Они поедают различных мелких беспозвоночных, широкий круг водорослей и даже детрит. Для захватывания добычи они используют выворачивающийся буккальный отдел и передний отдел глотки с массивными роговыми челюстями. Когда червь своим передним концом, несущим пальпы и антенны, касается потенциальной добычи, у него практически мгновенно выворачивается передний отдел пищеварительного тракта (рис. 1; 2, Г). Мощные роговые челюсти занимают при этом самое переднее положение и выступают наружу. Червь хватается добычу (кусочек водоросли или детрита, небольшое беспозвоночное животное) челюстями, после чего глотка быстро в т я г и в а е т с я обратно в результате работы специальных мускулов–ретракторов. При этом ее самый дистальный отдел, предшествующий челюстям, и следующая за ним стенка буккальной полости в о р а ч и в а ю т с я и занимают свое естественное положение.

Захваченная добыча, удерживаемая челюстями, тоже втягивается в передний отдел пищеварительного тракта. Вворачиваемая стенка буккальной полости плотно облекает пищевой объект, а направленные назад парагнаты дополнительно удерживают его.

Размножение и развитие nereидид характеризуется рядом специфических особенностей. Вымет половых продуктов и самцами, и самками осуществляется через разрывы стенки тела. После этого черви погибают. У некоторых видов, в частности у *Alitta virens*, достигшие половой зрелости черви целиком превращаются в эпитокные формы. Это сопровождается гипертрофированным разрастанием нотоподии (в первую очередь ее дорсальной лопасти) и увеличением длины щетинок. Изменения подобного рода не случайны, ибо черви, обитающие до этого в норках и ведущие скрытный образ жизни, коренным образом меняют свое поведение. Они покидают грунт и поднимаются к самой поверхности моря, где очень активно плавают. В таких забитых половыми продуктами особях ряд внутренних органов подвергается деградации, в частности перестает функционировать пищеварительная система.

Появление эпитокных форм и их массовый выход в толщу воды в значительной мере синхронизированы. Биологически это вполне оправдано, ибо появление большого количества истекающих половыми продуктами особей в ограниченной по площади акватории значительно повышает вероятность встречи разнополых гамет, что при наружном оплодотворении особенно важно.

В Белом море ход (иногда это явление называют роением) *A. virens* обычно происходит в конце июня, в самый разгар белых ночей. После полуночи в маленьких затишных бухтах начинают появляться крупные (до 30–40 см) ярко окрашенные черви. Сначала их относительно немного, но постепенно их количество стремительно нарастает. Если ход оказывается интенсивным, то поверхность моря буквально вскипает от движения тысяч червей. Через некоторое время начинается истечение половых продуктов — при очень тихой воде это бывает хорошо видно по мутноватым следам, которые оставляют за собой медленно плывущие черви. По прошествии нескольких часов все заканчивается. Полуживые и мертвые черви поедаются рыбами и птицами.

В годы, когда наблюдается очень интенсивный ход, он повторяется в течение нескольких ночей. В первую ночь количество всплывающих червей может быть не очень велико. Затем оно достигает максимума, а потом постепенно идет на спад. В иные же годы ход оказывается настолько слабым, что его бывает трудно уловить.

Созревание половых продуктов и появление эпитокных форм у nereидид, как и у других видов, размножающихся только один раз в жизни, целиком находится под гормональным контролем. В настоящее время установлено, что гормоны эти имеют нейросекреторную природу. Механизмы, обуславливающие синхронизацию роения, пока не до конца ясны. Хорошо известно, что массовый ход полихет обычно приурочен к опре-

деленной фазе луны, причем представители разных видов роятся при разных лунных фазах.

Развитие нереидид протекает по обычной для полихет схеме: трохофора → метатрохофора → нектохета → начало анаморфного роста, оседание на субстрат и формирование атокной формы (рис. 12). Однако морфологические преобразования в развивающемся организме совершаются практически постоянно и, главное, постепенно. Это приводит к тому, что границы между отдельными стадиями в значительной мере условны, а внутри отдельных стадий появляются дополнительные подразделения. Чаще всего, это выделение «раннего», «среднего» и «позднего» этапов развития конкретной стадии, например, «ранняя нектохета», «средняя нектохета» и «поздняя нектохета», причем «ранний» и «поздний» этапы очень сильно отличаются друг от друга (см. рис. 12, Г и Ж).

Границу между поздней трохофорой и ранней метатрохофорой определяют появление хорошо оформленного зачатка глотки, четко обособленных зачатков параподий, несущих щетинки, и позволяющих определить будущие границы ларвальных сегментов и пигидия, и, наконец, начало образования первого ресничного шнура (паратроха) на гипосфере, расположенного непосредственно перед телотрохом.

Переход от стадии метатрохофоры к стадии нектохеты маркируется приобретением параподиями активной подвижности. С этого момента личинки активно используют их при плавании. Активизация зоны роста и начало формирования первых постларвальных сегментов (ПЛС) знаменует собой переход от личинки к ювенильной особи, дальнейшее развитие, которой, в конце концов, приводит к формированию атокных полихет.

Хотя развитие нереидид изучено достаточно детально, некоторые вопросы до сих пор требуют уточнения. Прежде всего, речь идет о количестве сегментов, которые закладываются на стадии метатрохофоры и затем сохраняются у нектохеты. У нектохеты нереидид отчетливо различимы три ларвальных сегмента. Об этом традиционно говорится в учебной литературе. Однако, когда-то у предковых форм существовал еще один сегмент — так называемый «нулевой», или перистомиальный сегмент, который позднее, в процессе последующей эволюции подвергся серьезным преобразованиям. Как самостоятельный отдел тела у рассматриваемых нами форм он выражен относительно слабо. От него на ранних этапах развития червя сохраняются лишь вентральная часть, на которой располагаются клетки метатроха и небольшая сенсорно-поровая ямка. Позднее, уже на стадии нектохеты на нем образуется первая пара перистомиальных усиков. Из внутренних органов с нулевым сегментом связно формирование околотротовых (перистомиальных) желез и передних отделов пищеварительного тракта (буккального отдела и глотки).

Сформированная трохофора (рис. 12, А) имеет вид округлого или слегка овального тельца, опоясанного прототрохом. На переднем полюсе эписферы расположен теменной султан ресничек, а чуть ниже, вентро-латерально — пара личиночных глаз. На заднем конце тела личинки располагается телотрох.

Зачатки параподий в гипосфере начинают формироваться достаточно рано. Сначала они имеют вид простых клеточных скоплений, но у некоторых видов на стадии поздней трохофоры в них можно наблюдать начало формирования щетинок.

Судьба зачатков пищеварительной системы различна у трохофор разных видов. Планктотрофные личинки с самого начала формируют вполне функционирующую пищеварительную систему и переходят к активному питанию планктоном. У лецитотрофных личинок (к ним, как раз, и относятся личинки нереидид — *Platynereis dumerilii*, *Alita virens* и других модельных объектов) средняя кишка представлена простым клеточным зачатком, лишенным просвета. Эпителизация стенок кишки и формирование просвета осуществляются много позднее — к активному питанию они фактически переходят на стадии поздней нектохеты — начала анаморфного роста.

Зачаток передней кишки у средней трохофоры представлен рыхлой группой клеток, которая лишь к концу стадии поздней трохофоры, консолидируется и приобретает вид округлого тела. Средняя кишка представлена группой очень крупных клеток, которая занимает большую часть объема личинки. Сами эти клетки представляют собой макромеры зародыша.

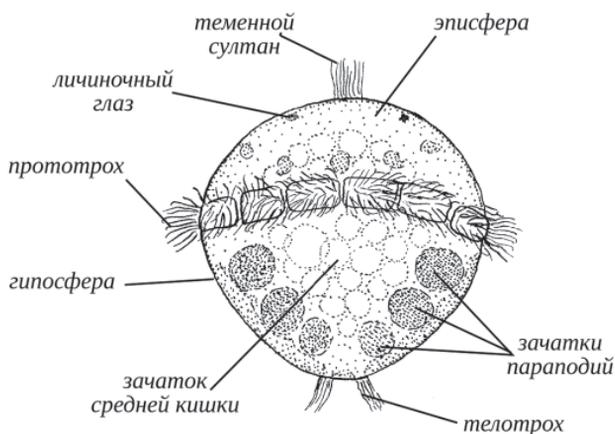
Стадия метатрохофоры характеризуется неравномерным ростом личинки. Бросается в глаза преимущественный рост гипосферы, которая при этом заметно удлиняется (рис. 12, *Б, В*). Более того, уже на стадии поздней метатрохофоры гипосфера отчетливо разделяется на ларвальные сегменты. С этим процессом связано превращение зачатков параподий в настоящие параподии, формирование которых как раз и завершается к концу стадии поздней метатрохофоры.

Ресничное вооружение личинки представлено мощным прототрохом, который, однако, меняет свое положение. Его вентральный участок смещается вперед, тогда как дорсальный, наоборот, сильно отодвигается назад. Сам прототрох располагается косо по отношению к продольной оси личинки. Сохраняется и хорошо выраженный телотрох. Кроме того, у поздней метатрохофоры на дорсальной поверхности эписферы формируется акротрох и приуроченные к нему дополнительные клетки (см. рис. 9, *В, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>*). На протяжении всей стадии метатрохофоры последовательно один за другим, начиная с самого заднего, расположенного непосредственно перед телотрохом, образуются три ресничных шнура (параторохи) ларвальных сегментов (на рис. 12 они не показаны; см. рис. 9).

Также у метатрохофоры появляются отдельные элементы фронтального органа. Входящие в его состав железы (см. рис. 12, *Б, В*) становятся крупнее — в них накапливается гомогенный секрет. Изменяется их положение: поры протоков, которые к этому времени становятся отчетливо различимыми, располагаются на вентральной поверхности эписферы по широкой дуге. Пора вентральной железы локализуется у самого прототроха, а вот поры латеральных желез достигают боковых участков эписферы и сильно смещены вперед. На стадии метатрохофоры становятся различимыми и зачатки будущих дефинитивных глаз.

У ранней метатрохофоры зачаток передней кишки отчетливо разделяется на два отдела. Прежде всего, это зачаток глотки, в котором постепенно формируется просвет. Сам зачаток вытягивается в длину и располагается практически вертикально в теле личинки (рис. 12, *Б, В*). При этом он, вместе с передним участком средней кишки частично оказывается в зоне эписферы. От зачатка глотки к вентральной поверхности личинки отходит короткий клеточный тяж — это зачаток проксимального отдела буккальной полости. Он косо направлен назад и прикрепляется к вентральной поверхности тела личинки недалеко от прототроха. В этом месте у средней метатрохофоры закладывается сенсорно-поровая ямка. Это небольшое углубление на вентральной поверхности гипосферы, на дне которого в процессе последующего развития формируются сенсиллы. (рис. 9, *Г, Г<sub>1</sub>*; 12, *В*).

У нектохеты полностью завершается формирование двулопастных параподий, последние, как уже было сказано выше, приобретают подвижность. Предшествующие стадии развития перемещались за счет работы ресничного аппарата. Нектохеты же передвигаются с помощью параподий. Бывшая гипосфера уже отчетливо разделена на три ларвальных сегмента — I ЛС, II ЛС, III ЛС. На вентральной поверхности эписферы, перед прототрохом появляются зачатки палъп. Поначалу они имеют вид двух небольших округлых бугорков, несущих многочисленные сенсиллы (см. рис. 9, *Б, В, Г, Д*; 10, 12, *Г*). Несколько позднее, обычно на стадии средней нектохеты становятся заметными и перистомиальные усики. На пигидии на стадии средней нектохеты начинают развиваться и пигидиальные усики. К стадии поздней нектохеты все эти структуры выражены совершенно отчетливо (см. рис. 7).



А

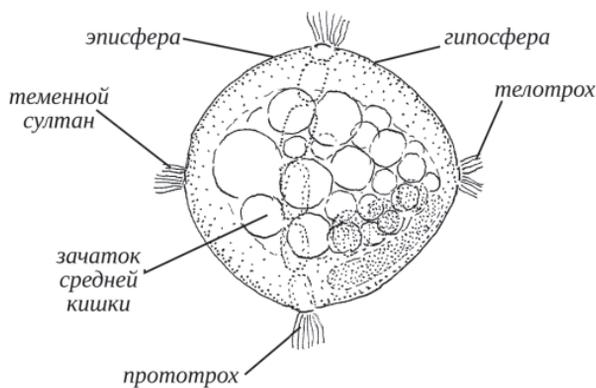
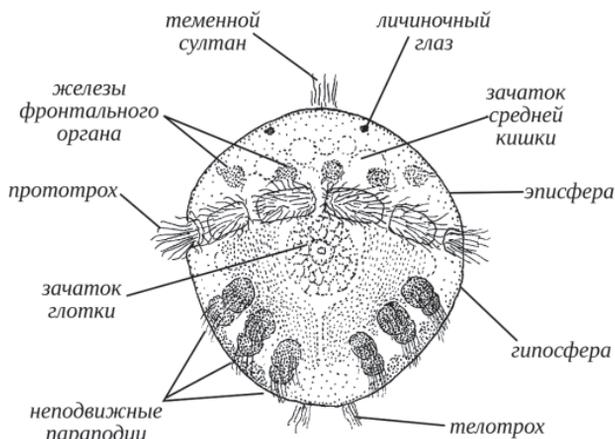


Рис. 12. Схема превращения трохофоры во взрослого червя. Верхний ряд — вид с брюшной стороны; нижний ряд — схема разреза в мидсагиттальной плоскости.

А — средняя трохофора; Б — ранняя метатрохофора; В — средняя метатрохофора; Г — ранняя нектохета; Д, Е — последовательные стадии развития средней нектохеты нектохета; Ж — поздняя нектохета; З — начало анаморфного роста; И — начало формирования перистомниума; К — взрослый червь, атокная форма.

У нектохет начинает функционировать и фронтальный орган, с помощью которого подвижные личинки время от времени прикрепляются к субстрату своим передним концом. Собственно говоря, фронтальный орган и представляет собой своего рода присоску: образующая к этому времени фронтальная ямка (рис. 12, Г) окружена протоками фронтальных желез, из которых постоянно выделяются небольшие порции слизистого секрета. Это хорошо видно как на сканограммах (рис. 9, Б, В, Д, Д<sub>2</sub>), так и при наблюдении за живыми личинками.



Б

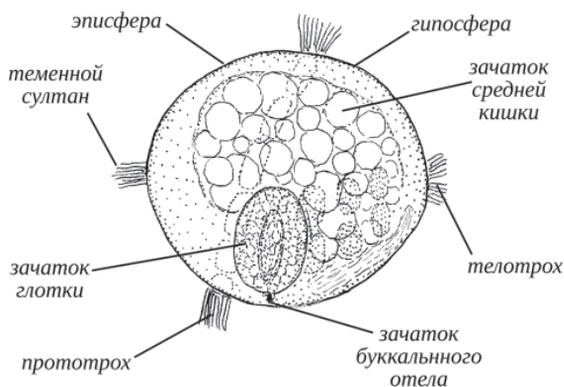
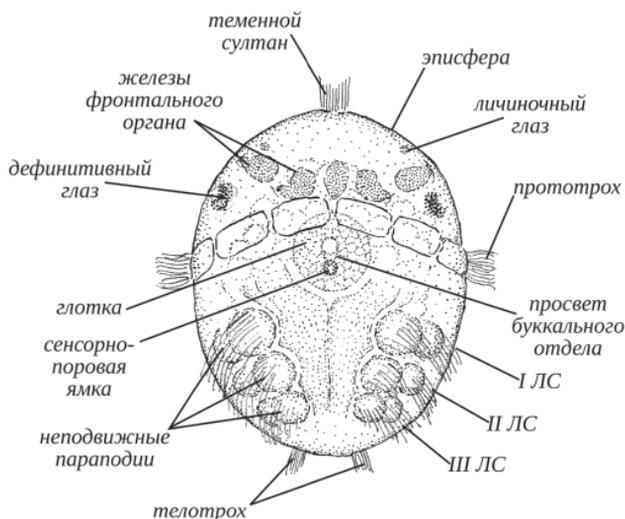


Рис. 12. Продолжение.

У нектохеты практически полностью завершается формирование ресничного аппарата. Кроме хорошо развитого прототроха на эписфере в ее «затылочной» части симметрично расположены две группы крупных клеток акротроха. У боковых концов последнего, непосредственно перед прототрохом располагаются еще две группы небольших дополнительных ресничных клеток (см. рис. 9,  $B_1$ ,  $B_2$ , 10).

На вентральной поверхности непосредственно за прототрохом формируется метатрох. Он также представлен двумя группами клеток, расположенными вентролатерально. По сути дела, он представляет собой неполный ресничный шнур 0-го сегмента. К этому времени полностью завершается и формирование ресничных шнуров на ларвальных сегментах. На поверхности тела личинки в, первую очередь, на эписфере и многочисленных усиковидных придатках, становятся хорошо заметны многочисленные ресничные сенсиллы (см. рис. 8, Б, 9).



В

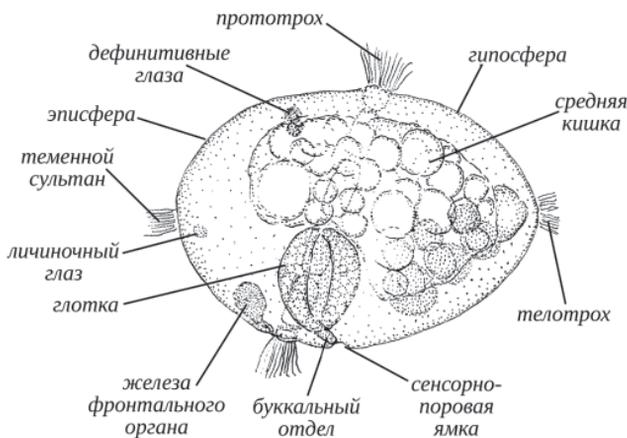
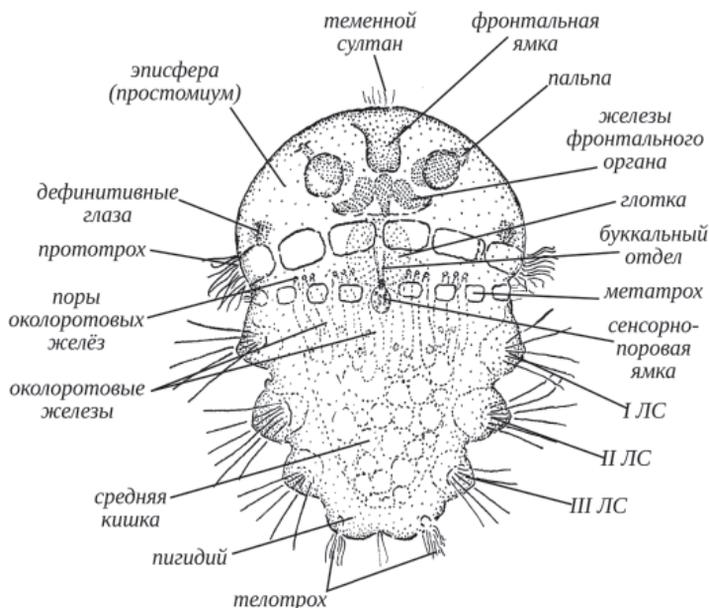


Рис. 12. Продолжение.

Дальнейшее развитие нектохеты сопровождается серьезными морфогенетическими преобразованиями (рис. 12, Г–Ж). Структуры, активно используемые личинками, т.е. представляющие собой ценогенезы, постепенно подвергаются редукции. В первую очередь, это относится к ресничному вооружению личинки. Сначала исчезают клетки прототроха (рис. 9, Д). От него остаются лишь небольшие боковые участки, которые сохраняются до стадии поздней нектохеты (рис. 7, А, Б; 9, Ж). Позднее других теряют реснички и клетки метатроха. Постепенной редукции подвергаются основные и дополнительные клетки акротроха, ресничные шнуры ларвальных сегментов (I–III ЛС) и телотрох. Исчезает и фронтальный орган. Это касается как фронтальной ямки, так и окружающих ее желез (9, Е, Ж). Изменениям подвержен и сенсорный аппарат личинки. Часть сенсилл редуцируется. К стадии поздней нектохеты практически полностью исчезают личиночные гла-



Г

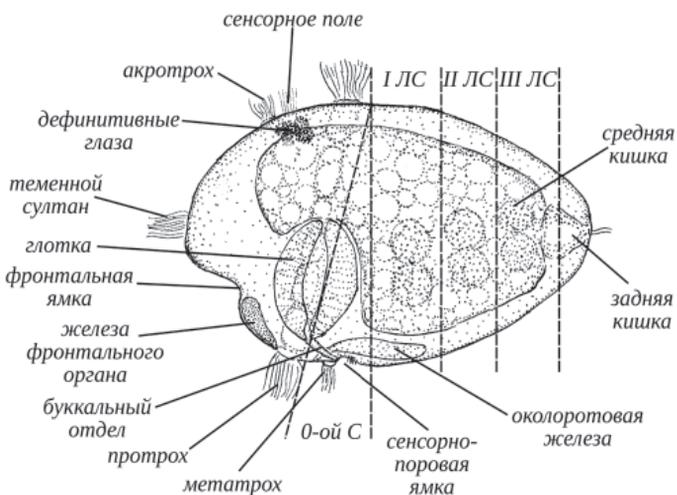


Рис. 12. Продолжение.

за — от них остаются лишь скопления пигментных гранул. Но зато дефинитивные глаза, закладывающиеся еще на стадии метатрохофоры, достигают полного развития. Сказанное в полной мере относится и к различным усиковидным придаткам: антеннам, пальпам, перистомиальным, параподиальным и пигидиальным усикам. Они значительно увеличиваются в размерах, а на их поверхности формируются многочисленные ресничные сенсиллы (рис. 8, Б).

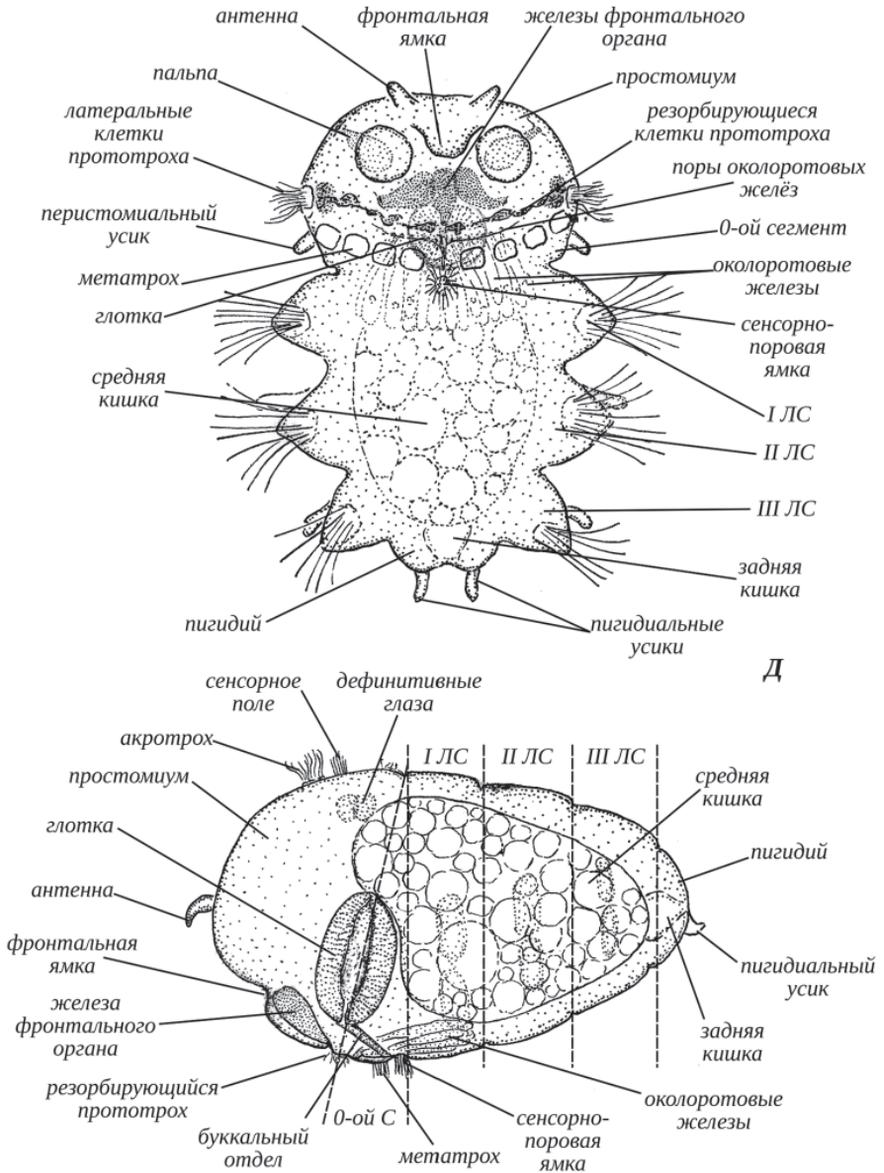


Рис. 12. Продолжение.

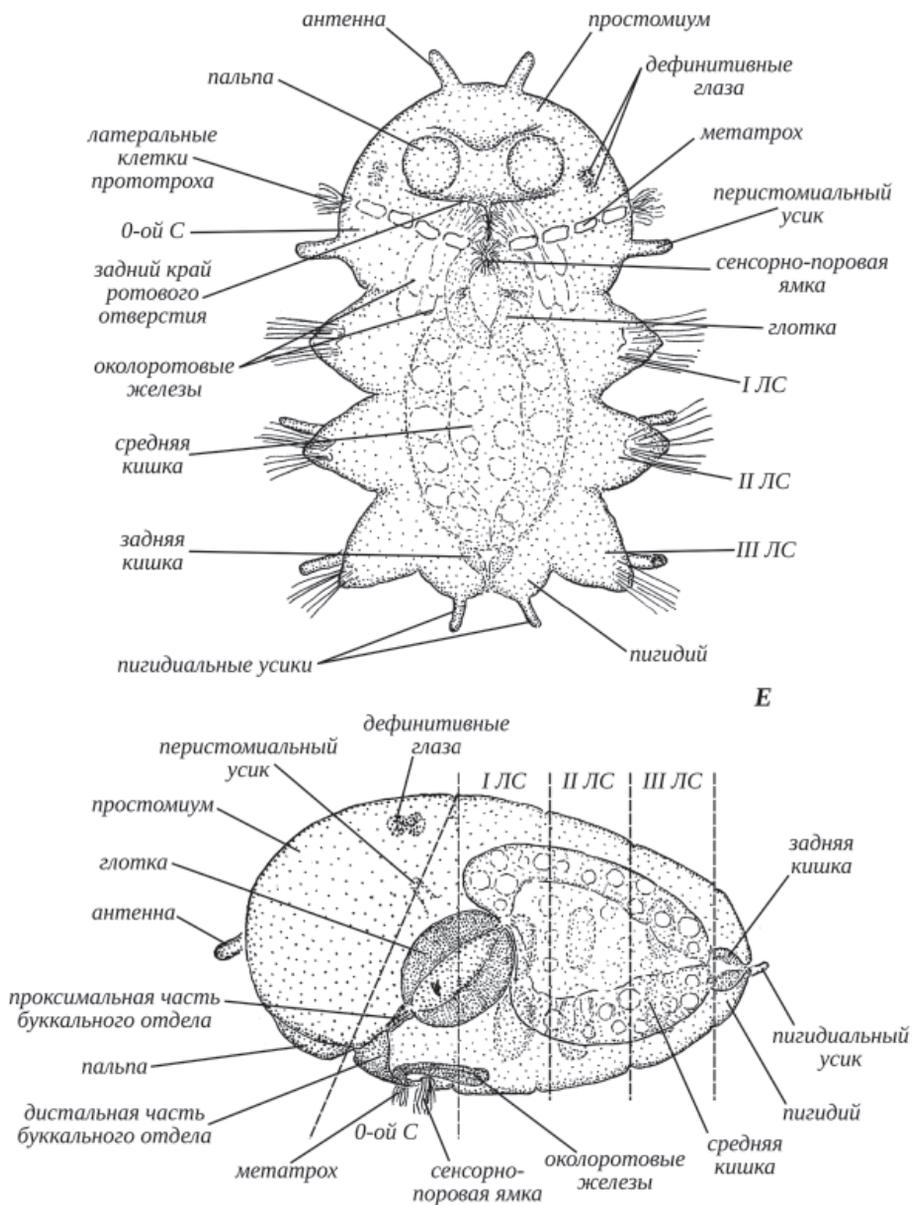
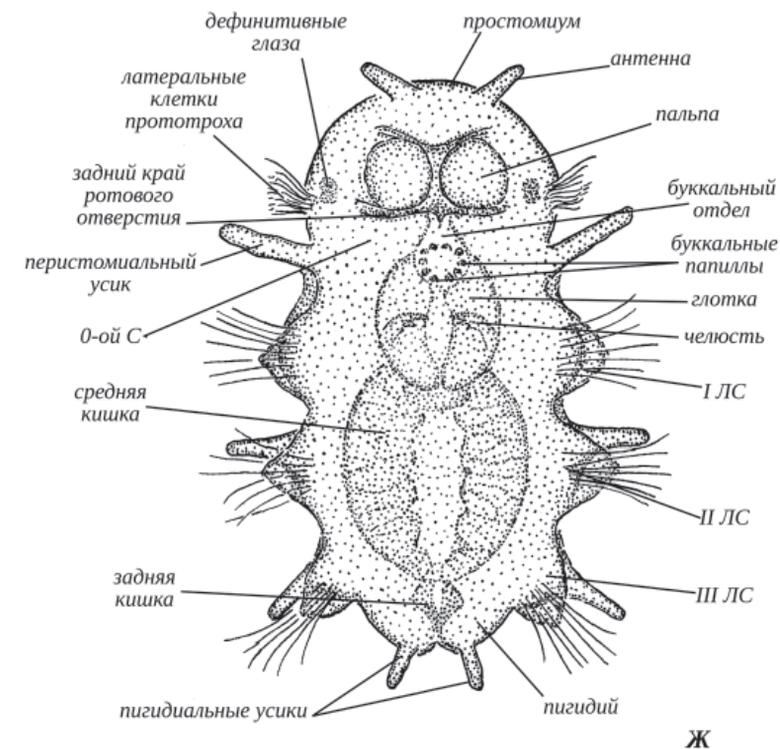


Рис. 12. Продолжение.



Ж

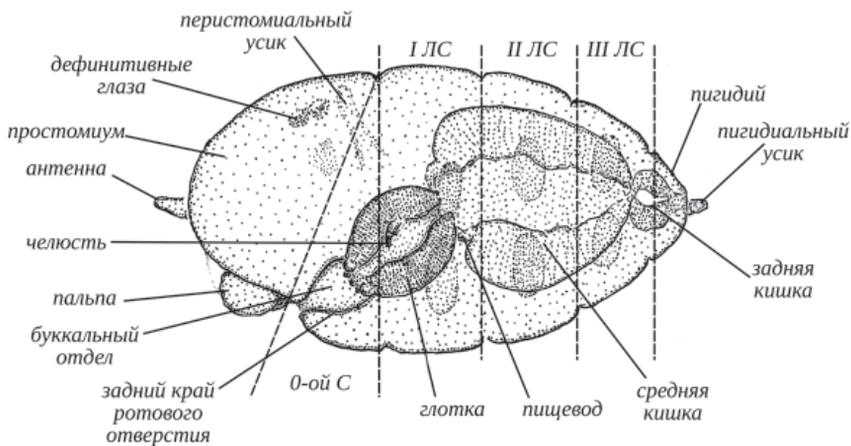


Рис. 12. Продолжение.

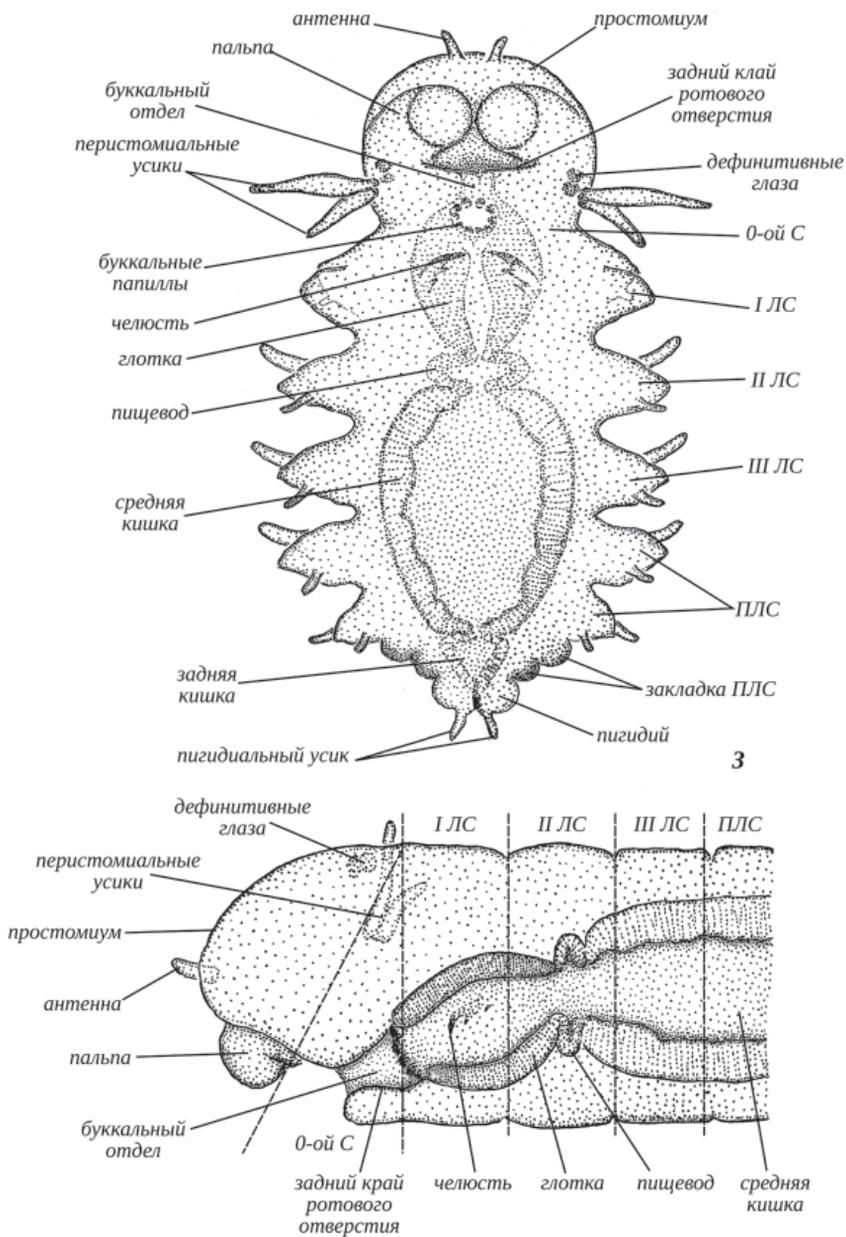


Рис. 12. Продолжение.

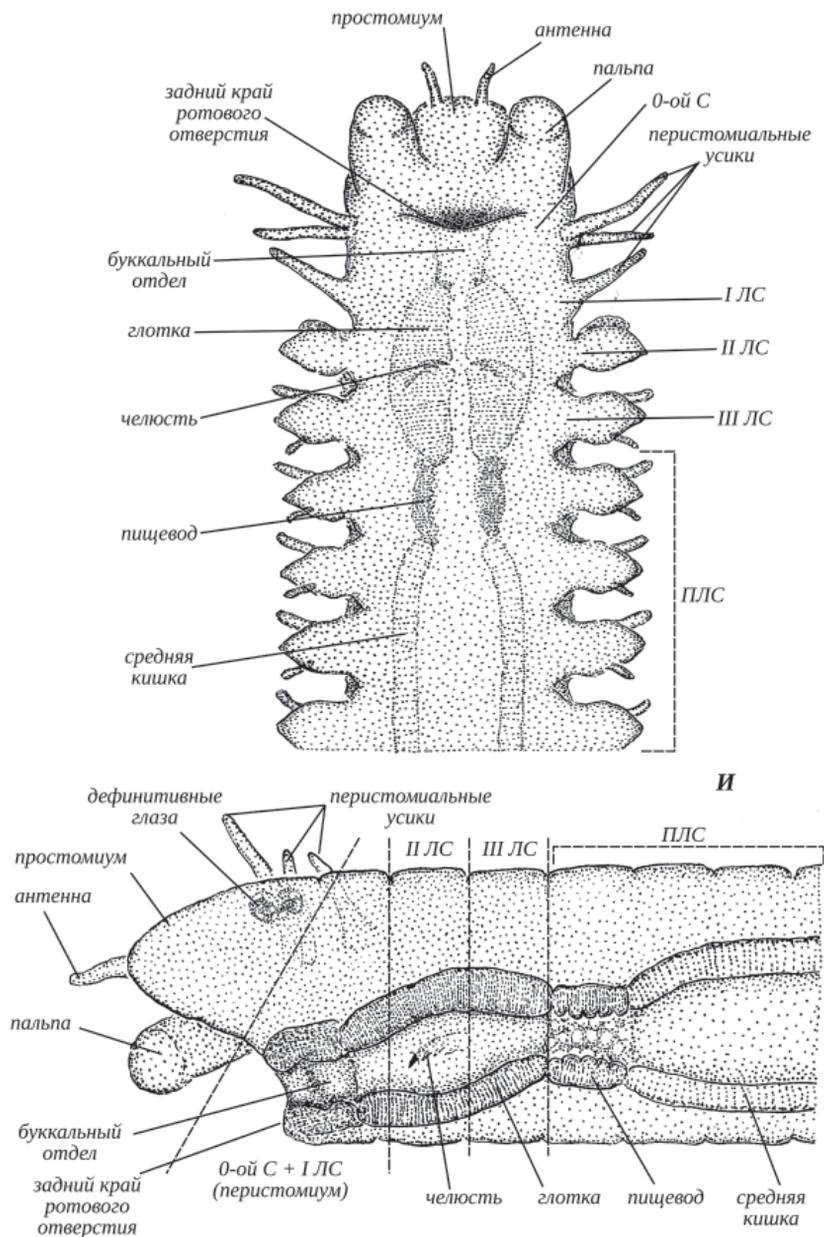


Рис. 12. Продолжение.

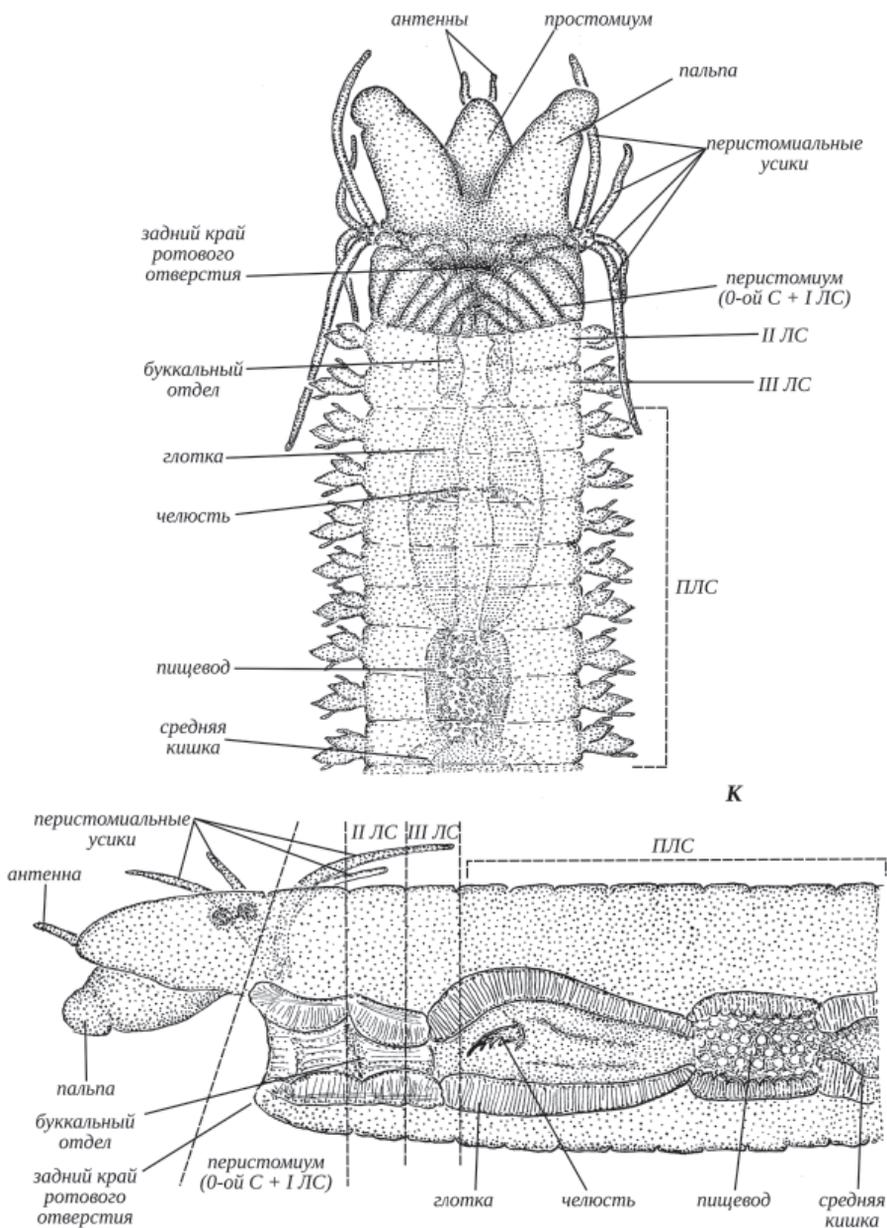


Рис. 12. Продолжение.

Наиболее глубокие изменения на стадии нектохеты затрагивают пищеварительный тракт личинки. Сказанное относится и к передней, и к средней кишке. На вентральной поверхности 0-го сегмента у ранних нектохет, в промежутке между прото- и метатрохом появляются поры протоков околоротовых, или перистомиальных желез (у нектохет *Platynereis dumerilii* их 12 — по шесть с каждой стороны). Довольно крупные тела самих железистых клеток залегают на уровне 1 ЛС (рис. 10, 12, Г, Д). Практически одновременно в порах сенсорно-поровой ямки становятся заметными пока еще очень короткие реснички сенсилл. С сенсорно-поровой ямкой тесно связано, как это было сказано ранее, место прикрепления зачатка буккальной полости. Сам зачаток изменяет свое положение. Он все больше и больше отклоняется вперед, и в нем постепенно образуется просвет. У живых личинок он становится похож на узкий равнобедренный треугольник, обращенная назад вершина которого достигает передней границы сенсорно-поровой ямки. С последней он ассоциирован достаточно прочно, ибо при изменении положения глотки он тоже меняет свое положение, но его дистальный конец, связанный сенсорно-поровой ямкой, сохраняет свое постоянное положение.

Образование дефинитивного ротового отверстия начинается с появления неглубокой складки, которая тянется вдоль поперечного ряда пор околоротовых желез, фактически параллельно метатроху. Задняя граница этой складки в своей средней части со временем образует узкое впячивание, направленное продольно, в сторону сенсорно-поровой ямки. Таким образом, формируется еще одна короткая продольная складка, в которую также открываются протоки перистомиальных желез (рис. 12, Д, Е). Заканчивается это образование сенсорно-поровой ямкой, реснички сенсилл которой к этому времени достигают максимальной длины. Они образуют мощный непарный пучок, расположенный в промежутке между двумя медиальными клетками метатроха и немного позади них (рис. 12, Д, Е).

При переходе от стадии ранней нектохеты к средней нектохете начинает изменяться положение глотки, которая все больше и больше отклоняется назад. Вместе с ней меняет свое положение и зачаток буккального отдела: если на предыдущих стадиях развития личинки он был косо направлен назад (рис. 12, Г, Д), то теперь он постепенно смещается и, в конце концов, оказывается направленным вперед (рис. 12, Е). При этом в том месте, где зачаток буккального отдела прикреплялся к стенке тела, начинает формироваться глубокое коническое впячивание. В дальнейшем оно тоже входит в состав буккального отдела, который, таким образом, состоит из двух частей — дистальной и проксимальной (рис. 12, Е). Со временем образуется общий просвет, и границы между этими частями сглаживаются. На границе буккального отдела и глотки формируются буккальные папиллы (рис. 12, Ж). В толще самой глотки появляются зачатки челюстей (рис. 12, Е, Ж). С образованием челюстей интенсифицируется процесс превращения миобластов в миоциты, и глотка становится по-настоящему мускулистой.

На стадии средней и поздней нектохеты серьезные изменения претерпевает и средняя кишка. Во-первых, между глоткой и собственно средней кишкой постепенно формируется пищевод (рис. 12, Ж–К). Во-вторых, начинается процесс эпителизации пищеварительного тракта — по всей длине средней кишки образуется просвет. Обычно в конце стадии поздней нектохеты и начала анаморфного роста личинки переходят к активному питанию планктоном (см. рис 7, А). В этот же период хищные личинки *Alitta virens* приобретают способность выворачивать задний и переднюю часть глотки (см. рис. 8, Б). Правда, выдвигать челюсти, как это делают взрослые черви, они еще не могут.

С началом активного питания молодые черви заметно увеличиваются в размерах и вступают в период анаморфного роста. При этом они постепенно переходят к чисто бентосному образу жизни. В этих ювенильных особях также продолжают серьезные морфологические преобразования. В зоне роста, расположенной между пигидием и по-

следним ларвальным сегментом (III ЛС) начинают последовательно один за другим формироваться постларвальные сегменты (рис. 8, А; 12, 3), из которых и построено тело взрослого червя.

Другая зона изменений, относится, напротив, к переднему концу тела. На 0-м сегменте начинает формироваться вторая пара перистомиальных усиков (рис. 8, А; 12, 3). Но самые главные преобразования затрагивают I ЛС. Его параподии, и без того развитые слабее параподий II и III ЛС, утрачивают щетинки и дают начало усиковидным придаткам (рис. 12, И), которые постепенно сдвигаются вперед пока не достигнут усиков 0-го сегмента. Несколько позднее образуется еще одна пара придатков на I ЛС. Сам I ЛС в конце концов полностью интегрируется с 0-м сегментом. Таким образом формируется перистомиум, на котором располагаются четыре пары перистомиальных усиков. Его дорсальная сторона практически целиком соответствует дорсальной стороне I ЛС, а вот вентральная и латеральные поверхности имеют более сложное происхождение. В их состав входят значительные фрагменты 0-го сегмента: собственно вся дистальная часть буккального отдела и задний край ротового отверстия.

Два последующих ларвальных сегмента (II и III) вместе с постларвальными образуют тело взрослого атокного червя. Правда, параподии II ларвального сегмента (он же 1-й щетинконосный сегмент туловища) уступают в своем развитии остальным сегментам.

### **ПРЕПАРАТ — трохофора *Polygordius* sp. (рис. 13)**

*Методические указания.* Этих личинок можно использовать, если в учебных коллекциях отсутствуют препараты с трохофорами и нектохетами нереид или каких-то других видов полихет. Материал, отобранный из планктонных проб, может содержать разновозрастных личинок. Собственно трохофоры, еще не начавшие метаморфоз, встречаются довольно редко. Значительно чаще попадаются стадии с самыми ранними признаками метаморфных преобразований.

Тотальные препараты, окрашенные кармином, обычно выставляют демонстрационно. При микроскопировании следует использовать большое увеличение (40<sup>x</sup>).

Поздняя трохофора, уже приступившая к метаморфозу, состоит из двух частей — уплощенного тельца и расположенного на заднем полюсе зачатка будущего туловища. В зависимости от возраста личинки у нее в той или иной степени проявляется тенденция к редукции части ресничных структур. Как правило, не удается различить теменной султан ресничек, метатрох и телотрох (см. с. 000). Дольше других сохраняется *прототрох*, который в виде широкого ресничного шнура проходит по экватору тельца личинки и разделяет последнее на два полушария: расположенную сверху *эписферу* и лежащую под ней *гипосферу*. Терминально в эписфере распложена крупная *теменная пластинка*, представляющая собой зачаток нервной системы.

Трохофора *Polygordius* планктотрофна и, соответственно, обладает хорошо развитой пищеварительной системой. *Ротовое отверстие* расположено вентрально непосредственно за прототрохом. Оно ведет в короткую и узкую *глотку*, направленную под углом вверх, в сторону эписферы. За глоткой следует сильно вздутая *средняя кишка*, которая ориентирована в сторону нижнего полюса гипосферы. Немного не достигнув заднего полюса, пищеварительный тракт резко сужается. Это сужение маркирует границу между средней

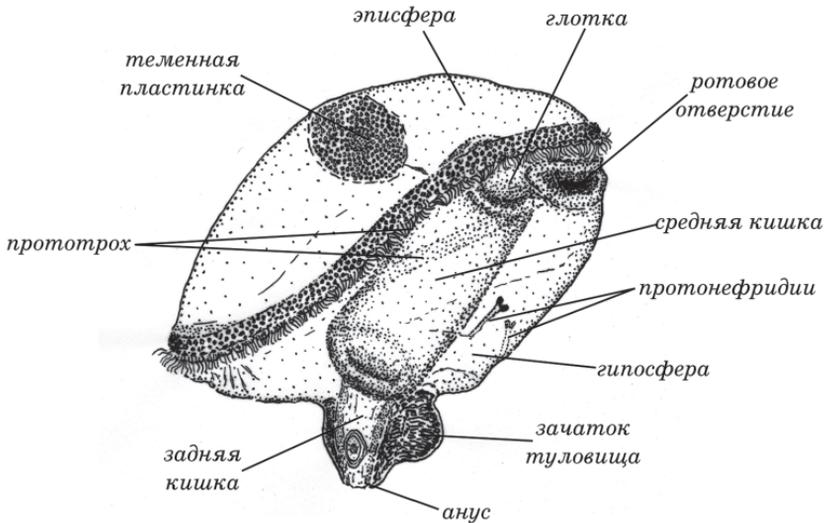


Рис. 13. Поздняя (начало метаморфоза) планктотрофная трохофора *Polygordius* sp., вид спереди и справа.

кишкой и задней кишкой. Эктодермальная *задняя кишка* заканчивается *анусом*, расположенным на нижнем полюсе гипосферы.

В этой области у личинок разного возраста обычно изображают крупную клетку, лежащую сбоку от задней кишки. Считается, что это мезотелобласт<sup>8</sup>.

Выделительная система представлена двумя расположенными в гипосфере *протонефридиями*. В состав каждого из них входит по 2 циртоцита. Их относительно короткие протоки открываются двумя самостоятельными экскреторными порами на вентральной поверхности, ближе к заднему полюсу гипосферы.

Наиболее выраженные изменения затрагивают самый задний конец тела личинки. Он обособливается от остального тела неглубокой кольцевой складкой и приобретает вид очень короткого цилиндра, стенки которого сильно утолщаются. Это начинающийся формироваться *зачаток* будущего *туловища*.

*Polygordius* sp. [Annelida (тип): Aclitellata: Polychaeta (кл.): Polygordiidae (сем.)] — весьма обычные представители морской фауны. В учебных коллекциях чаще всего можно найти препараты многочисленного в Черном море *Polygordius ponticus*. Значительно реже оказываются доступными материалы по *Polygordius neapolitanus* из Средиземного моря. Точное определение используемого материала может оказаться важным, ибо развитие разных видов *Polygordius* существенно различается.

Положение таксона Polygordiidae в системе Polychaeta до сих пор является предметом дискуссий. Долгое время полигордиид, как и целый ряд других форм, включали в состав особого таксона Archiannelida. Считалось, что эта группа, которой придавался либо ранг самостоятельного класса, либо ранг подкласса в пределах Polychaeta, объединяет наиболее архаичные, просто устроенные формы. Ныне эта точка зрения полностью

оставлена. Многие исследователи полагают, что простота организации «архианнелид» — не отражение исходной примитивности, а результат вторичного упрощения, обусловленного довольно мелкими размерами этих червей. Выяснилось, что «архианнелиды» — это типичный «сборный» таксон, не имеющий права на существование. Положение в системе Polychaeta отдельных групп «архианнелид» весьма различается. В частности, по мнению некоторых исследователей, группа Polygordiidae, может быть помещена в таксон Canalipalata.

Обитающий в Черном море *Polygordius ponticus* чаще всего населяет песчаные грунты, где ведет роющий образ жизни. Предпочитает небольшие глубины — 10–15 м, хотя встречается и на большей глубине — до 20–23 м.

Взрослые черви обладают узким телом, обычно достигающим в длину 3–4 см. Правда, иногда встречаются экземпляры длиной до 5 см. Количество сегментов непостоянно. Тело начинается небольшим округлым простомиемом, который на своем переднем конце несет два коротких щупальца, а на заднем — два нухальных органа. Ротовое отверстие располагается на перистомиеме. Последний очень нечетко отграничен от следующих за ним туловищных сегментов. Вообще, у живых червей границы между сегментами, количество которых может превышать 100, сглажены. У фиксированных червей они выражены значительно лучше. Туловищные сегменты *Polygordius* гладкие и лишены придатков (параподий). Заканчивается тело небольшим коническим пигидием, на котором почти терминально расположено анальное отверстие.

Постэмбриональное развитие *Polygordius* протекает иначе, чем у подавляющего большинства остальных кольчатых червей. В этом случае фактически отсутствует описанная выше последовательная смена стадий: трохофора → метатрохофора → нектохета → период анаморфного роста → взрослый организм. Поздняя трохофора, у которой уже появился зачаток дефинитивного туловища, по сути дела, сразу вступает в период анаморфного роста, минуя стадию типичной метатрохофоры и формирования ларвального тела (ларвальных сегментов). Соответственно, считается, что у полигордиусов тело построено только из постларвальных сегментов.

У разных видов *Polygordius* начало метаморфоза протекает немного по-разному. Иногда выделяют даже два типа метаморфизирующих личинок — э к з о л а р в ы и э н д о л а р в ы. Примером первого варианта (экзолярвы) может служить метаморфоз трохофоры *P. neapolitanus*. Неглубокая кольцевая складка, образовавшаяся вокруг зачатка дефинитивного туловища, такой и остается на протяжении последующего развития. Сам растущий зачаток все время остается открытым и хорошо виден. Эндоларва характерна для *P. ponticus* и встречающегося в северных морях *P. lacteus*. В этом случае зачаток туловища погружается в глубокое впячивание, которое формируется на заднем конце трохофоры. Снаружи он целиком прикрыт тонкой складкой покровов личинки и поэтому не виден.

### **ПРЕПАРАТ — морфология *Dinophilus sp.* (рис. 14, А–Е)**

*Методические указания.* Включение обычного в наших северных морях *Dinophilus vorticoides* в число изучаемых объектов позволяет познакомить студентов с нечасто встречающимся среди полихет явлением прогенеза. Можно использовать и другие виды динофиллюсов, весьма обычные в современных морских аквариумах. Студентам для изучения выдают тотальные препараты, окрашенные кармином. Объекты нужно изучать при большом увеличении микроскопа (объектив 40×).

При работе с препаратами следует обязательно учитывать степень сокращения тела конкретного объекта, его положение на предметном стекле (лежит ли червь фронтально или боком) и степень его «придавленности» покровным стеклом. От этого во многом зави-

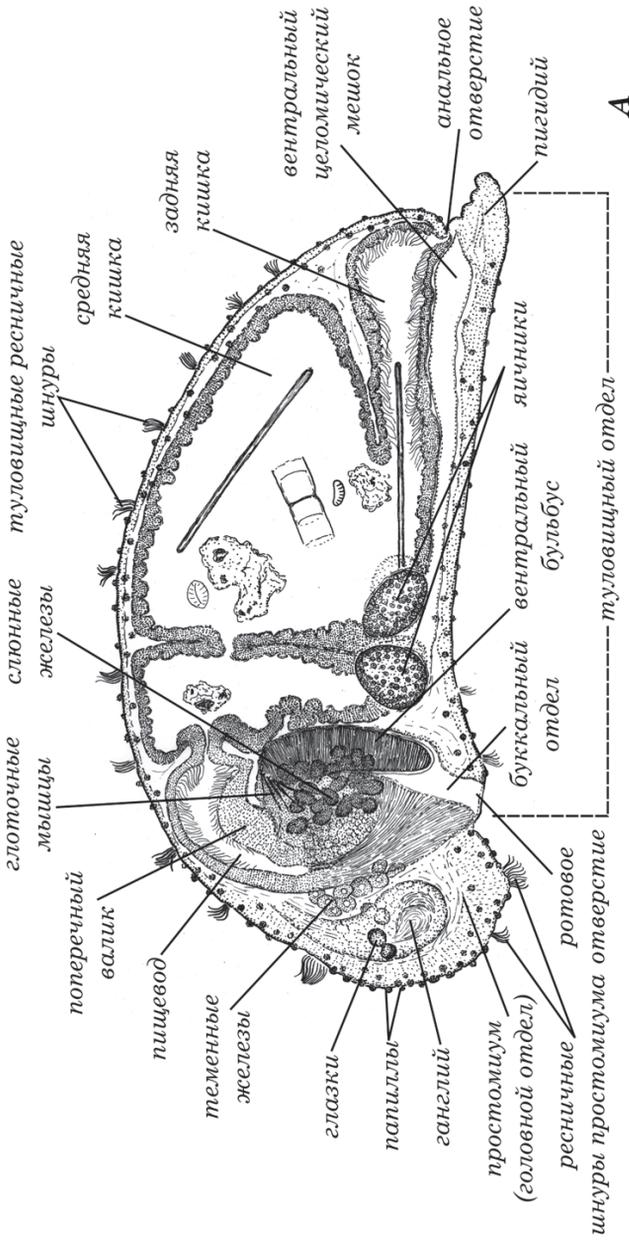


Рис. 14. Строение *Dinorhynchus* sp.

*A* — молодая самка, вид сбоку; *B* — сагиттальный разрез через передний конец тела (схема); *B* — передний конец тела самки, фронтально (при изготовлении препарата объект был сильно придавлен); *Г* — сагиттальный разрез через передний конец тела придавленного червя (схема), вертикальной стрелкой показано направление, с которого рассматривается червь, изображенный на позиции «*B*»; *Д* — половозрелая осемененная самка со спермой и яйцами в вентральном целомическом мешке, вид сбоку и с вентральной стороны; *Е* — половозрелый самец, вид со спинной стороны и сбоку.



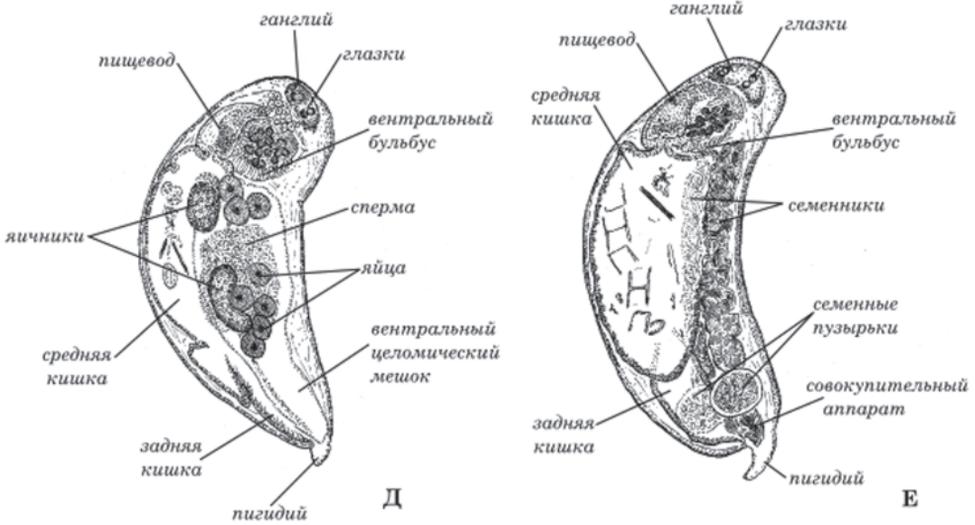


Рис. 14. Продолжение.

сит картина того, что и как видно в поле зрения микроскопа. Экземпляры, зафиксированные без предварительной анестезии, сильно сокращаются в длину. Их тельце становится коротким и толстым, и при изготовлении тотальных препаратов они, как правило, ложатся на бок (рис. 14, А, Б). Препараты, на которых черви расположены фронтально (рис. 14, В), чаще всего изготовлены из объектов, зафиксированных под покровным стеклом, т. е. исходно сильно расплюснутых (сравни рис. 14, А, Б и 14, Г).

Желательно зарисовать общий вид червя сбоку и передний конец объекта, расположенного фронтально.

*Dinophilus* sp. имеет вытянутое тельце, достигающее несколько мм в длину. Сказанное относится к хорошо расправленным червям (живым или анестезированным перед фиксацией). Разделение тела на отделы и, тем более, внешние проявления сегментации практически не выражены. Самый передний участок — *простомиум*, или головной отдел, имеющий у живых червей форму широкого и низкого конуса, при фиксации сокращается и становится закругленным (рис. 14, А–Г). На дорсальной стороне простомиума расположены две пары *глазков*. Собственно, отчетливо различимы лишь тонкостенные пигментные бокалы. С вентральной стороны, на границе простомиума и туловища расположено ротовое отверстие. Никаких придатков в виде пальп или усиков на простомиуме нет. Вместо них поверхность простомиума несет два поперечно ориентированных *ресничных шнура*. Один — неполный (на дорсальной поверхности имеется разрыв) сильно смещен вперед. Другой расположен позади глаз, более широкий и образует полное кольцо. Считается, что этот шнур гомологичен прототроху личинок других полихет (см. с. 000, 000). Рассмотреть шнуры на всем их протяжении на тотальных препаратах не удастся, однако при использовании большого увеличения (объектив 40 $\times$ ) реснички бывают хорошо видны на конту-

рах объекта. Так как небольшая глубина резкости прибора позволяет рассмотреть лишь небольшой фрагмент шнура, то он выглядит как плотный пучок ресничек.

Туловищный отдел также не несет никаких придатков. Если у живых, сокращающихся червей с трудом, но все-таки можно рассмотреть границы между сегментами, то у фиксированных объектов на препаратах этого сделать уже не удастся. О внешних проявлениях метамерии можно судить лишь по положению поперечных *туловищных ресничных шнуров (мерцательных поясков)* (рис. 14, А). По телу они распределены достаточно равномерно, но их количество вдвое превышает количество настоящих сегментов (12 поясков — 6 сегментов). Рассмотреть пояски удастся только на контурах объекта. Если динофилюс при изготовлении препарата лег на бок, то упоминавшиеся выше пучки ресничек, соответствующие мерцательным пояскам, различимы лишь на спинной и брюшной поверхностях. При фронтальном расположении объекта пояски можно увидеть лишь на боковых поверхностях тела. На дорсальной поверхности пояски видны лучше, чем на вентральной, но обнаружить все ресничные шнуры удастся редко. Поверхность головного и туловищного отделов несет многочисленные *папиллы* (рис. 14, А), образованные секреторными (хронофильными) клетками.

Заканчивается тело небольшим треугольным *пигидием* (рис. 14, А, Д, Е) (хвостовым отделом). На границе пигидия и туловища дорсально лежит *анальное отверстие* (рис. 14, А).

Из внутренних органов более или менее хорошо различимы пищеварительная система, мозг и некоторые органы половой системы.

Детали строения стенки тела и полости тела полноценно можно изучить лишь на сериях гистологических срезов. На тотальных же препаратах бывает видно, что кожно-мускульный мешок тонок и представлен однослойным эпителием и рыхло разбросанными тонкими пучками продольно и поперечно ориентированных мышечных волокон. Последние не образуют сплошного мышечного слоя, что и позволяет рассмотреть многие детали внутреннего строения этих небольших червей.

Как и подавляющее большинство других полихет динофилюс обладает достаточно обширной вторичной полостью тела — целомом. Последний, однако, не разбит на отдельные посегментно расположенные мешки, как это имело место у рассмотренных ранее форм. Он представлен тремя сплошными каналами, тянущимися на значительном протяжении вдоль тела червя — одним более коротким вентральным и двумя более длинными боковыми. *Вентральный целомический мешок* (рис. 14, А, Д) залегает непосредственно под средней кишкой и хорошо виден, особенно у половозрелых самок, так как заполняется половыми продуктами (см. ниже). Более узкие и длинные латеральные мешки залегают в дорсальной части тела по бокам от кишки. На тотальных препаратах рассмотреть их практически невозможно. Все три мешка соединяются между собой короткими и более узкими протоками.

Пищеварительная система динофилюсов сложно дифференцирована. В первую очередь, это относится к передней кишке. *Ротовое отверстие*

(рис. 14, *A–Г*), как уже говорилось выше, расположено вентрально на границе простомиума и туловища. Его контуры зависят от степени сокращения; в спокойном состоянии оно чаще всего имеет вид обращенного вершиной назад треугольника (рис. 14, *B*). Рот ведет в относительно короткий, но отчетливо разделенный на два участка отдел, который в более старых работах, в том числе и в учебной литературе обозначался как *пищевод*. В действительности же речь идет о двух хорошо обособленных самостоятельных отделах, которые морфологически и функционально сильно отличаются друг от друга. Дистальное положение занимает обширный *буккальный отдел* (рис. 14, *A–Г*), а уже за ним следует расширяющийся в проксимальном направлении и имеющий вид изогнутого конуса собственно *пищевод* (рис. 14, *A–E*). Их положение в теле червя и форма могут сильно различаться у живых и фиксированных диофилюсов<sup>9</sup>.

Многое зависит и от того, в какой степени исследуемый экземпляр был придавлен при изготовлении тотального препарата (сравни рис. 14, *B* и *Г*). У сильно сократившихся и толстых червей буккальный отдел от ротового отверстия поднимается почти вертикально вверх, в сторону дорсальной поверхности (рис. 14, *A, B*). У придавленных червей он сильно отклоняется назад, что позволяет рассматривать его не сбоку (см. рис. 14, *A, B*), а сверху (рис. 14, *Г*; на этом рисунке стрелкой указано направление, с которого наблюдатель видит объект, расположенный фронтально и изображенный на рис. 14, *B*). При этом его передняя стенка располагается почти горизонтально и фактически занимает «дорсальное» положение.

На задней стенке, т. е. «вентрально» расположен уплощенный *вентральный бульбус*, или мускулистая «вентральная глотка». В плане он имеет овальную форму (рис. 14, *B*), а сбоку выглядит как плоский язык (рис. 14, *A, B*). Правда, при рассматривании сверху бульбус виден плохо, ибо в значительной своей части он прикрыт расположенными над ним стенками буккального отдела (см. ниже) и слюнными железами. Обычно бывает различим лишь его задний конец, над которым располагается относительно прозрачный пищевод. Рассмотреть вентральный бульбус целиком можно, лишь меняя глубину резкости изображения.

Передний конец бульбуса и его передняя («дорсальная») поверхность покрыты гладкой прозрачной кутикулой. От заднего конца бульбуса в толщу боковых стенок буккального отдела отходит несколько косо направленных *глотовых мышц*. Они обеспечивают подвижность бульбуса, который может выдвигаться наружу через ротовое отверстие и втягиваться обратно. Эти движения используются червями для сбора пищи с поверхности субстрата, по которому червь скользит с помощью своих ресничек.

Толстые боковые стенки буккального отдела тоже имеют мышечную природу. В задней («вентральной») части буккального отдела они довольно широко расставлены (фактически на ширину вентрального бульбуса), в передней же («дорсальной») части они сильно сближаются, так что между ними остается лишь очень узкий, по сути своей *щелевидный просвет* (рис. 14, *B*). Последний выстлан желтоватой кутикулой, имеющей сложную структуру. На опти-

ческом срезе при использовании большого увеличения (объектив 40<sup>×</sup>) кутикула выглядит поперечно исчерченной. Спереди (рис. 14, А, Б), а при рассматривании сверху на придавленных препаратах «дорсально» (рис. 14, В, Г) буккальный отдел переходит в *пищевод*. Граница между этими двумя отделами маркируется изменением характера выстилки — на смену кутикуле приходит ресничный эпителий (рис. 14, А, В). Сам пищевод имеет неправильно-коническую форму и изогнут почти под прямым углом в мидсагиттальной плоскости (рис. 14, Б, Г). Он начинается узкой частью на передней («дорсальной») поверхности буккального отдела и сначала, постепенно расширяясь, поднимается вверх, к спинной поверхности, а затем круто поворачивает назад. У придавленных червей он, соответственно, сначала направляется назад почти параллельно спинной поверхности тела, а затем поворачивает вниз, в сторону вентральной поверхности. На его задней («вентральной») поверхности располагается утолщение в виде *поперечного валика* (рис. 14, А–Г), довольно глубоко вдающегося в просвет этого отдела пищеварительного тракта. Внутренняя поверхность пищевода, как уже упоминалось выше, выстлана ресничным эпителием.

Задний конец пищевода узкой перетяжкой соединяется с передним концом средней кишки. По бокам от передней кишки (буккального отдела и пищевода) располагаются две группы крупных железистых клеток. Считается, что это *слюнные железы* (рис. 14, А, В). Между ганглием и пищеводом залегает еще одна группа желез — *теменные железы* (рис. 14, А, В).

*Средняя кишка* (рис. 14, А–Е) представляет собой объемистый мешок, передняя часть которого может быть отделена узкой перетяжкой. В полости средней кишки почти всегда можно видеть многочисленные пищевые частицы.

Имеющая форму широкой трубки *задняя кишка* (рис. 14, А, Д, Е) начинается на вентральной поверхности средней кишки примерно на уровне середины туловища. Сама средняя кишка при этом продолжается назад в виде объемистого слепо замкнутого на заднем конце конического мешка. Внутренняя поверхность задней кишки выстлана ресничным эпителием. *Анальное отверстие* (рис. 14, А) расположено дорсально на границе туловища и пигидия (хвостового отдела).

Центральный отдел нервной системы представлен хорошо заметным, крупным *ганглием* (рис. 14, А–Е), который залегает на уровне передней пары глаз, непосредственно под ними. В самом ганглии отчетливо различимы центрально расположенный волокнистый нейропилль и сконцентрированные по периферии многочисленные крупные нейроны. На хорошо зафиксированных и просветленных тотальных препаратах можно рассмотреть начальные участкиходящих от ганглия продольных нервных стволов.

Динофилусы раздельнополы. У самок (рис. 14, А, Д) обычно хорошо видны две пары компактных овальных или округлых *яичников*, расположенных на уровне переднего конца средней кишки. Непосредственно к ним примыкает *вентральный целомический мешок* (в более старых работах его называли центральной половой полостью). У молодых, еще не копули-

ровавших особей он узкий (рис. 14, А) и не всегда хорошо различим. У зрелых, осемененных самок вентральный целом заметно расширяется. В нем сохраняется поступившая после копуляции сперма, и в него же поступают из яичников крупные округлые яйца (рис. 14, Д).

Мужская половая система самцов (рис. 14, Е) включает два семенника. Они имеют колбасовидную форму и вытянуты почти вдоль всего тела. Залегают семенники вентро-латерально, по бокам от средней кишки и фактически над вентральным целомическим мешком. Мужские половые продукты сначала поступают в округлые семенные пузырьки, расположенные латерально на уровне задней кишки. Здесь же, но только медиально залегают и совокупительный аппарат самцов.

Виды рода *Dinophilus* [Annelida (тип): Aclitellata: Polychaeta (кл.): Dinophilidae (сем.)] — весьма обычные представители морской фауны. Вид *D. vorticoides* часто встречается на небольших глубинах в прибрежной зоне Баренцева и Белого морей среди мелких водорослей и в грунте. Здесь они собирают диатомовые водоросли и мелкие частицы детрита. Живые черви ярко окрашены.

Считается, что олигомерное туловище *Dinophilus* образовано только ларвальными сегментами, которые к тому же еще и не очень четко обособлены друг от друга. Долгое время это обстоятельство рассматривалось как свидетельство большой древности динофилид, ибо их олигомерности придавали значение плезиоморфного, очень древнего, исходного состояния признака. По этой причине динофилиды наряду с некоторыми другими группами включались в состав самостоятельного таксона высокого ранга Archannelida. Ныне этот таксон уже никем не принимается.

*Dinophilus* рассматривается как педогенетическая форма, вторично адаптировавшаяся к полной реализации жизненного цикла в условиях интерстициали. Некоторые исследователи включают динофилюсов и близкие к ним формы в состав таксона Dorvilleidae, в которое входят и виды, сохранившие обычный способ развития.

Ряду видов динофилюсов присущ отчетливо выраженный половой диморфизм. К числу таких форм относится и встречающийся в Японском море *D. gyrociliatus*. Самки этого вида имеют обычное для представителей рода строение, а вот мужские особи остаются недоразвитыми — по сути дела, это типичные карликовые самцы. Последние осеменяют ювенильных самок, еще находящихся в коконе. Самец прокалывает покровы самки и вводит сперму подкожно непосредственно в полость тела. Внутреннее оплодотворение, в целом не очень часто встречающееся у полихет, в данном случае следует рассматривать как весьма важную адаптацию к жизни в интерстициали, где вероятность успешного наружного оплодотворения практически сведена к нулю.

У динофилюсов, в частности у *D. vorticoides*, описан достаточно сложный и продолжительный цикл развития. На побережье Баренцева моря черви этого вида размножаются ранней весной. Фаза плавающей трохофоры отсутствует — кладки покидают крошечные ювенильные особи, которые к концу первой половины лета не достигают в длину и миллиметра (средний размер таких ювенилий — 0,6–0,8 мм). На этом этапе развитие приостанавливается и молодые черви инцистируются. При этом наблюдатели отмечают некоторые регрессивные изменения, которые происходят с молодым организмом, в частности имеет место утрата ресничного покрова. В таком состоянии черви находятся несколько месяцев. В условиях Баренцева моря только в конце зимы молодые динофилюсы полностью восстанавливают свою организацию и эксцистируются. Они начинают активно питаться и быстро растут (дефинитивные размеры составляют около 1,5 мм). Выросшие черви дости-

гают половозрелости и приступают к размножению весной. После откладки яиц взрослые особи погибают.

Судя по литературным данным, в других морях Мирового океана динофилосы развиваются сходным образом, но только в другие сроки.

### **ПРЕПАРАТ — внешняя морфология седентарной полихеты** (рис. 15, 16, А–В)

*Методические указания.* Главная задача изучения этих объектов — познакомить студентов с феноменом гетерономности сегментации, характерной для седентарных полихет. Следует обратить внимание на начальные проявления тагмозиса — объединения морфологически и функционально сходных сегментов в отделы тела, или тагмы. Эта задача, наряду с доступностью, и определяет выбор объектов. В качестве основного и легко доступного объекта мы рекомендуем повсеместно встречающегося в Белом море *Terebellides strömi*. Это одна из относительно крупных форм, что облегчает ее использование на занятиях. При наличии достаточного количества хорошей учебной оптики студентам можно предлагать и других, более мелких представителей таксонов Terebellida и Sabellida.

Несколько особняком в этом ряду находится широко распространенный обитатель морской литорали *Arenicola marina*, или пескожил. На примере этих очень крупных и относительно легко доступных червей можно хорошо продемонстрировать гетерономность сегментации и первые проявления тагмозиса. Однако, будучи представителями таксона Scolecida, они лишены пальп.

Ниже приведены описания двух упомянутых выше видов полихет, представляющих разные таксоны. Студентам достаточно будет рассмотреть и зарисовать лишь одного из них.

*Terebellides strömi* (рис. 15) обладает телом, имеющим форму очень узкого конуса. Передний конец тела заметно расширен, тогда как к заднему концу оно очень постепенно сужается. Средние размеры беломорских червей обычно колеблются в пределах 3–5 см, однако иногда попадаются экземпляры, достигающие в длину 7 см. В состав *головного отдела* входят *простомиум*, имеющий вид массивного выроста (иногда его называют лобным), и хорошо развитый *перистомиум*. Простомиум несет многочисленные очень тонкие *щупальца*, которые представляют собой сильно модифицированные пальпы. Они используются для сбора пищи с поверхности грунта. Перистомиум на вентральной поверхности в области ротового отверстия образует так называемую «нижнюю губу»<sup>10</sup>. Далее следует туловище, которое подразделяется на *торакс*, или грудной отдел, и *абдомен*, или брюшной отдел<sup>11</sup>. На переднем конце торакса (III и IV сегменты), на спинной стороне расположена *жабра*. Она состоит из четырех складчатых долек, сидящих на одном общем основании, и представляет собой результат объединения четырех исходно обособленных жаберных придатков. Торакс включает 18 щетинконосных сегментов. Параподии сильно редуцированы, и при этом их строение на разных сегментах заметно варьирует. Так, первые 5 торакальных сегментов имеют только нотоподии и лишены неуроподияльных щетинок, которые впервые появляются лишь на 6-м сегменте грудного отдела. Кроме того, пучки нотоподиальных простых щетинок имеются на всех то-

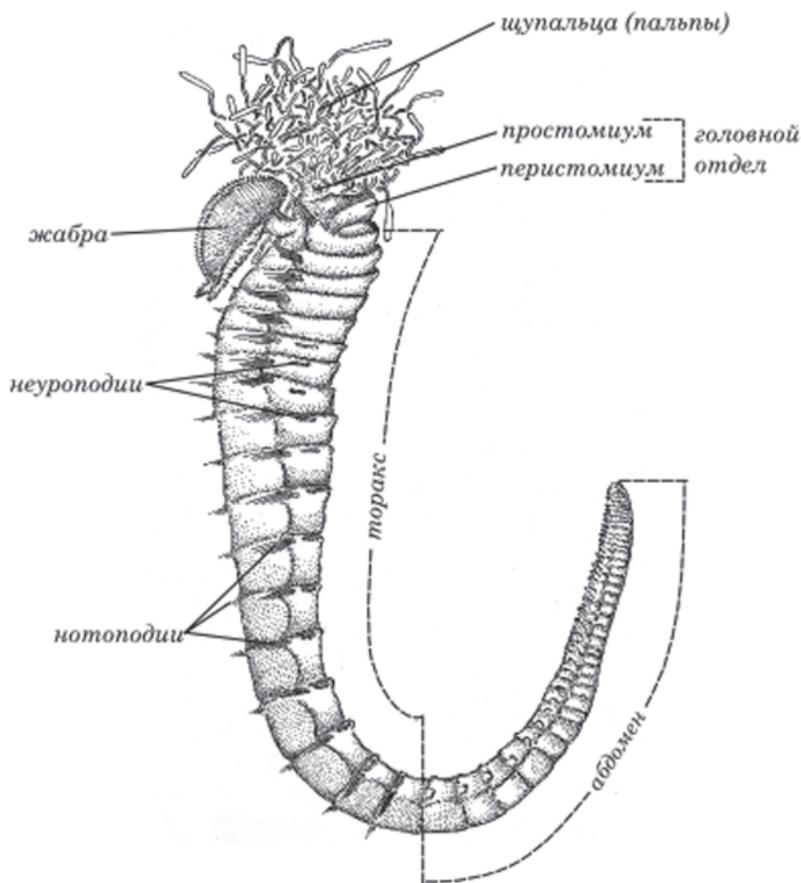


Рис. 15. Седентарная полихета *Terebellides strömi*.

ракальных сегментах, тогда как абдоминальные сегменты их полностью лишены. Заметным разнообразием характеризуется строение самих щетинок неуроподий торакса и абдомена.

*Terebellides strömi* [Annelida (тип): Aclitellata: Polychaeta (кл.): Terebellida (отр.): Trichobranchiidae (сем.)] — один из самых распространенных видов беломорских полихет. Предпочитает мягкие, илистые грунты и встречается практически на всех глубинах, начиная с сублиторали. Питаются, собирая мелкие пищевые частицы с поверхности грунта с помощью многочисленных тонких щупалец. Как и у всех представителей группы Canalipalata (см. с. 000), в состав которой включается отр. Terebellida, вдоль каждого щупальца по его фронтальной поверхности тянется ресничный желобок. Щупальца могут расплываться по субстрату, при этом края желобка сближаются, а сам желобок заметно углубляется. Попавшие в желобок частицы детрита транспортируются по нему ресничками в центростремительном направлении к ротовому отверстию.

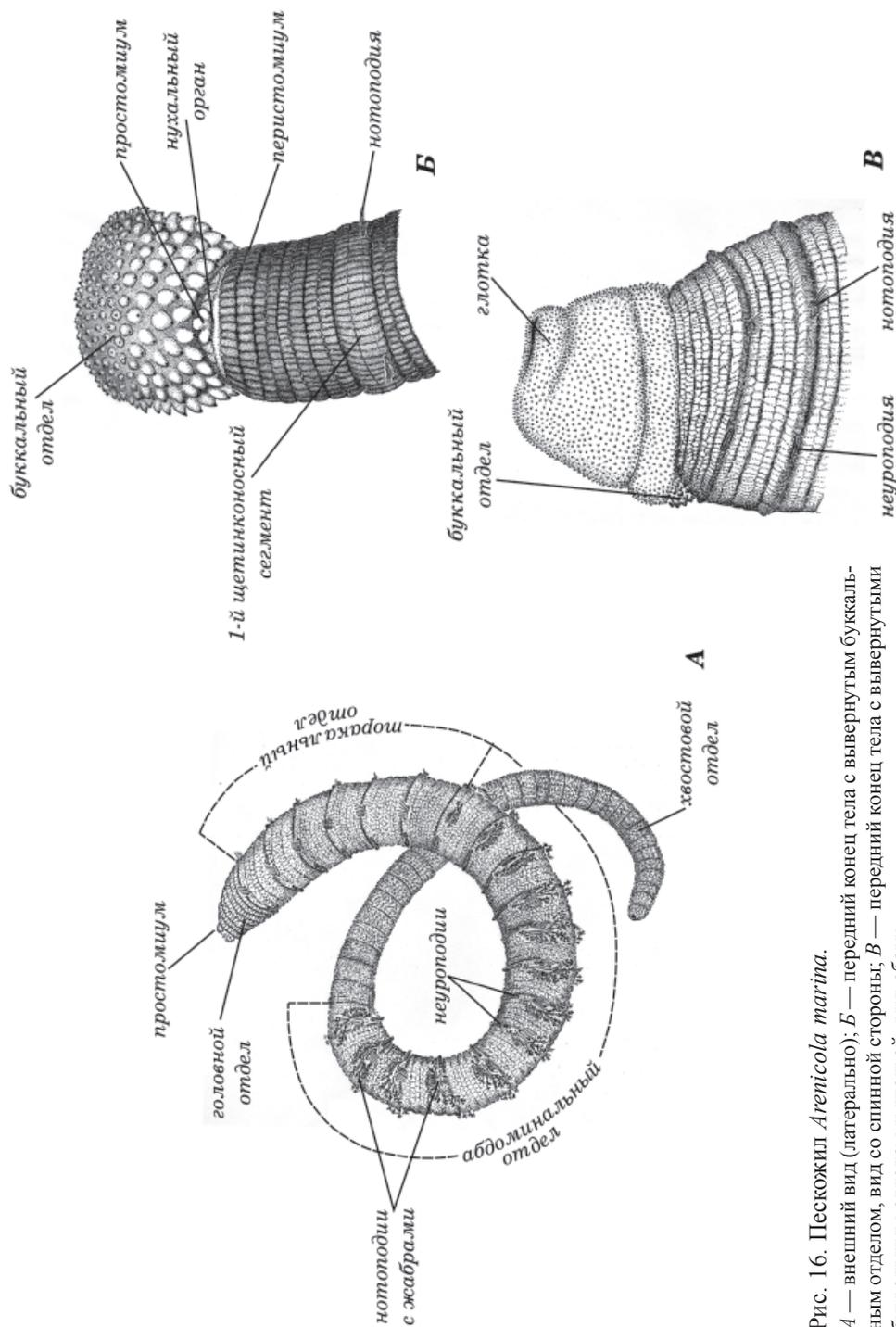


Рис. 16. Пескожил *Arenicola marina*.

*А* — внешний вид (латерально); *Б* — передний конец тела с вывернутым буккальным отделом, вид со спинной стороны; *Б'* — передний конец тела с вывернутыми буккальным отделом и плоткой, вид сбоку.

*Arenicola marina*, или *пескожил* — обычный обитатель литорали и верхней сублиторали Белого моря. Эти крупные черви достигают в длину 25 см, а иногда и более (рис 16, А–В).

Тело пескожила отчетливо разделено на несколько отделов. Головной отдел представлен очень маленьким *простомиумом*. Последний имеет трехлопастную форму и хорошо виден лишь при рассматривании червя со спинной стороны. В длину простомиум не превышает 1 мм. Простомиум лишен чувствительных придатков и, в частности, пальп. У основания простомиума расположен *нухальный орган*, имеющий вид полукруглой бороздки. У живых червей и простомиум, и нухальный орган способны впячиваться.

Для пескожилов характерна *вторичная кольчатость*. Это означает, что каждому истинному сегменту соответствует несколько различных только снаружи более узких колец, присутствие которых никак не отражается на внутреннем строении червя. Сказанное относится и к перистомиуму, который представлен, как минимум, двумя узкими кольцами. Никаких придатков *перистомиум* не несет. На его вентральной стороне лежит щелевидное ротовое отверстие, через которое могут выворачиваться наружу *буккальный отдел* и аксиальная *глотка*.

За кольцами перистомиума располагается еще несколько колец, лишенных каких-либо придатков. Считается, что они принадлежат сегментам, вторично утратившим параподии. Далее следуют 19 сегментов, несущих сильно редуцированные параподии. При этом они легко разделяются на две группы. Первую составляют 6 сегментов, имеющих только параподии, но лишенные жабр. Следующая за ними группа из 13 сегментов несет и параподии, и жабры. Замыкает тело длинная серия относительно узких и гладких колец, на которых нет ни параподий, ни жабр. На последнем кольце терминально расположено анальное отверстие.

Щетинконосные сегменты различаются по числу образующих их колец. *Первому щетинконосному сегменту* соответствуют всего два кольца, второму и третьему — по три кольца. Остальные шестнадцать щетинконосных сегментов состоят из пяти колец каждый. При этом параподии всегда располагаются на предпоследнем (четвёртом) кольце.

Параподии двуветвистые. Ветви достаточно далеко отнесены друг от друга. *Нотоподия*, сильно смещенная на спинную сторону, представляет собой хорошо выраженный подиальный бугорок, несущий короткий ряд длинных щетинок. *Неуроподия*, напротив, сдвинута в вентральном направлении. Она имеет вид вытянутого по ходу кольца валика, вдоль которого тянется ряд коротких крючковидных щетинок.

*Жабры* расположены у основания нотоподий. Каждая жабра образована 8–14 радиально расходящимися жаберными стволками, которые многократно ветвятся.

Единая традиция в выделении тагм у пескожила отсутствует. Обычно различают *туловищный* отдел, включающий первые лишенные параподий

сегменты и все щетинконосные сегменты, и узкий *хвостовой* отдел, не несущий никаких придатков. Однако в некоторых работах в туловищном отделе выделяют *торакальный* и *абдоминальный* отделы. Разделяющая их граница проходит между последним сегментом, несущим только параподии и первым сегментом несущим и параподии, и жабры.

*Arenicola marina* [Annelida (тип): Aclitellata: Polychaeta (кл.): Capitellida (отр.): Arenicolidae (сем.)] — широко распространенный в Северной Атлантике и Арктике вид, обильно населяющий песчаную литораль и верхнюю сублитораль. Поселяются пескожилы в норках, имеющих форму перевернутой буквы Г. Червь почти целиком располагается в горизонтальной части норки и только его хвостовой отдел выступает в вертикальный ствол норки. Выворачивая буккальный отдел с глоткой, пескожил активно заглатывает грунт, который оказывается непосредственно перед его головным концом. В этом месте грунт с поверхности начинает проседать. Соответственно точно над «головой» червя постоянно образуется небольшое коническое углубление, на дне которого неизбежно скапливается органический детрит. Со временем вся эта масса органики вместе с песком поступает в пищеварительный тракт пескожила. Подобная конструкция немного напоминает ловушку личинки хищного насекомого муравьиного льва (Hexapoda: Neuroptera).

Периодически червь прекращает питаться и перемещается задним концом тела вперед к входу в норку. Здесь он из анального отверстия выделяет песчанистую трубку. Так как эта операция регулярно повторяется, вокруг входа в норку образуется небольшой песчаный холмик, на вершине которого вокруг отверстия норки некоторое время сохраняются сильно извитые фекальные трубки. У крупных червей расстояние между «пищевой» ямкой и фекальным холмиком может достигать 10 см и более.

Обитатели узких норок, щелей, трубок и т. п. дышать с помощью расположенных на теле жабр могут только при условии активной вентиляции их места обитания. Пескожилы постоянно вентилируют воду в норке за счет активной перистальтики туловища. Вода засасывается в норку через входное отверстие. Так как противоположный конец норки замкнут, в ней создается избыточное давление, которое обеспечивает фильтрацию «отработанной» воды через зону рыхлого, опускающегося вниз грунта в области «пищевой» ямки.

Приобретение пескожилами третьей тагмы — хвостового отдела можно рассматривать как любопытную биологическую адаптацию. Сегменты этого отдела устроены очень просто и фактически не содержат никаких жизненно важных органов. Появление на вершине холмика свежей песчаной трубки означает, что задний конец тела червя находится у самого отверстия норки. Это служит сигналом для некоторых рыб-бентофагов, которые мгновенно пытаются захватить песчаный холмик вместе с находящимся в нем задним концом тела червя. Если хищнику это удается сделать, то хвостовой отдел тела пескожила просто обрывается. На активности и жизнеспособности червя это практически не сказывается. Со временем утраченный участок полностью восстанавливается.

## Clitellata, или поясковые кольцецы (подтип)

Обширный таксон, представители которого Oligochaeta, или малощетинковые черви, и Hirudinea, или пиявки, обладают рядом признаков, отсутствующих у полихет.

Прежде всего, для них характерно заметное упрощение внешнего строения: простомуиум и перистомуиум полностью лишены пальп и перистомиальных уси-

ков. Только у некоторых олигохет на простомииуме могут вторично развиваться щупальцевидные придатки. Практически целиком исчезают сегментарные пароподии, от которых в лучшем случае остаются щетинки. У наиболее специализированных форм исчезают и они.

Вторая группа заметных различий касается структур, связанных с реализацией генеративной функции. В своем подавляющем большинстве поясковые кольчатые черви синхронные гермафродиты, т. е. мужские и женские половые продукты в их гонадах созревают практически одновременно. Гонады развиваются в целоме, а половые продукты выводятся по целомодуктам (гонодуктам). У многих форм выявляется группа специализированных половых сегментов (иногда очень небольшая), к которым и приурочены органы половой системы. В отличие от большинства полихет, выделяющих половые продукты во внешнюю среду, поясковые черви спариваются. В одних случаях они при этом формируют кокон, в который поступают яйцеклетки и семенная жидкость. В ограниченном объеме кокона осуществляется оплодотворение и протекает последующее развитие зародышей. В других же случаях может иметь место настоящее внутреннее оплодотворение. Оплодотворенные яйца откладываются либо внутрь кокона, либо в виде компактной кладки. Некоторые поясковые (пиявки) демонстрируют отчетливо выраженную заботу о потомстве.

Во всех этих процессах важную роль играет п о я с о к — несколько крайне специализированных сегментов, покровы которых содержат большое количество секреторных клеток. Благодаря этому поясок часто имеет вид утолщенного кольца, опоясывающего тело червя в его передней трети. В период полового размножения секреторный эпителий активизируется и заметно утолщается. Благодаря этому поясок становится заметен даже у таких форм, у которых обычно при внешнем осмотре его различить не удастся. Секрет, продуцируемый пояском, помогает червям удерживаться друг с другом во время спаривания и используется для постройки кокона.

В состав Clitellata, как уже было сказано выше, обычно включают два таксона (класса): Oligochaeta, или малощетинковые кольчецы, и Hirudinea, или пиявки. Однако за последние годы эта система претерпела несколько изменений, которые касаются как ранга отдельных таксонов, так и их состава.

Так, в некоторых сводках и учебниках классу Polychaeta противопоставляется класс Clitellata, включающий олигохет и пиявок в качестве двух подклассов — подкл. Oligochaeta и подкл. Hirudinea. Правда, наряду с этим существуют и такие варианты системы, в которых за олигохетами и пиявками сохраняется ранг классов.

Более серьезные расхождения вызывает проблема состава рассматриваемых групп. Собственно говоря, речь идет о двух небольших таксонах — Aeolosomatidae и Branchiobdellidae. Оба они традиционно относились к олигохетам, правда, входили в состав разных отрядов. Сейчас Aeolosomatidae, не имеющих пояска и частично сохранивших ресничный эпителий и ресничный способ локомоции, либо выделяют в самостоятельный таксон Aeolosomatida (наряду с многощетинковыми и поясковыми), либо напрямую сближают с полихетами, а то и включают в них. Что же касается Branchiobdellidae, то и по их поводу высказываются разные точки зрения. Одни исследователи в полном соответствии со сло-

жившимися традициями считают их специализированными олигохетами, другие рассматривают как самостоятельный таксон Branchiobdellida наряду с таксонами Oligochaeta и Hirudinea в составе надтаксона Clitellata, третьи же безоговорочно включают их в состав пиявкообразных червей (Hirudinomorpha) в качестве сестринского таксона Hirudinea (см. ниже, с. 000, Примечание <sup>17</sup>).

## **Oligochaeta, или малощетинковые кольчецы (класс)**

*Материал.* Знакомство с организацией малощетинковых кольчецов лучше всего проводить на примере широко распространенного наземного вида *Lumbricus terrestris*. Эти повсеместно распространенные дождевые черви легко доступны и хорошо сохраняются длительное время в лабораторных условиях. Собранных осенью в природе червей помещают в неглубокие, закрывающиеся ящики, заполненные влажной землей и листовым опадом. Ящики помещают в прохладное, затененное место и следят, чтобы грунт в них не высыхал и не промерзал. В таких условиях червей можно продержать до середины второго семестра, когда в соответствии с рабочим планом чаще всего и проходят аннелид.

В окультуренных почвах часто в изобилии встречаются крупные *Allolobophora chlorotica*, которых также можно предлагать в качестве учебного объекта.

При отсутствии условий, необходимых для проведения вскрытия, или живого материала на занятиях можно использовать разнообразный заменяющий материал. Прежде всего, это «фабричные» учебные препараты, сохранившиеся в учебных коллекциях многих вуз'ов. К сожалению, их качество не всегда бывает удовлетворительным. Кроме того, они чаще всего заключены в круглые музейные банки, что очень затрудняет использование оптики (бинокляров) при изучении объекта.

Более эффективно, на наш взгляд, создание специально подготовленного раздаточного материала. Часть собранных в природе крупных червей анестезируют и фиксируют. На занятиях по этим объектам студенты знакомятся с их внешней морфологией. Часть же анестезированных червей вскрывают, во вскрытом состоянии фиксируют прямо в препаративной ванночке 70°-ным спиртом. После уплотнения тканей их переносят в чистый глицерин. В таком виде черви сохраняются очень долго. Студентам червей раздают в чашках Петри с небольшим количеством глицерина. Работать с такими объектами можно, используя соответствующую оптику, а главное, студент имеет доступ к объекту — он может препаративной иглой пошевелить тот или иной орган и отвести его в сторону, чтобы лучше рассмотреть структуры, лежащие под ним.

После вскрытия следует изучить тотальный препарат, изготовленный из брюшной нервной цепочки. Для изготовления препаратов у свежих червей препарируют передний конец брюшной нервной цепочки, включающий надглоточный ганглий и нервные узлы нескольких первых сегментов. При этом следует стараться сохранить отходящие от цепочки боковые нервы. Выделенную цепочку фиксируют под покровным стеклом любым гистологическим фиксатором, окрашивают кармином и заключают в балзам.

В программу занятия следует включить детальное знакомство с поперечным срезом через тело дождевого червя. Для изготовления срезов лучше всего использовать молодых особей, диаметр тела которых не превышает 2–3 мм. Перед фиксацией червей нужно выдержать в течение нескольких дней на влажной фильтровальной бумаге. Это приведет к значительному, но не окончательному очищению пищеварительного тракта от грунта. Для того чтобы кишечник полностью освободился от минеральных частиц, червей следует накормить влажным крахмалом или обычной мукой. Затем снова в течение 1,5–2 дней выдержать их в чашке Петри на мокрой фильтровальной бумаге, в этом случае кишечник

практически полностью освободится от какого-либо содержимого. Подготовленные таким образом объекты фиксируют жидкостью Буэна (можно использовать и другие гистологические фиксаторы), заливают в парафин (или какой-нибудь заменитель) и изготавливают срезы толщиной 5 мкм. Срезы окрашивают каким-либо полихромным красителем (например, по Маллори) или одним из гематоксилинов с последующей подкраской эозином.

*Oligochaeta*, или малощетинковые кольцецы — обширная группа, насчитывающая около 3500 видов. В целом эволюция этой группы характеризуется освоением новых для кольчатых червей сред обитания — пресных водоемов и почвы. Относительно небольшое число видов обитает в море, где преимущественно поселяются на литорали в зоне выбросов, в богатых органикой мягких илистых грунтах и т. п. Мелкие формы становятся обитателями интерстициали.

Морфологически олигохеты характеризуются отсутствием на простомииуме, перистомииуме, туловищных сегментах и пигидии придатков, гомологичных пальпам, параподиям и пигидиальным усикам. От параподий сохранились только щетинки, которые залегают непосредственно в толще стенки тела. Они образуют четыре пучка, два из которых располагаются дорсо-латерально, а два — вентро-латерально. В отличие от полихет, олигохеты имеют только простые, лишенные сочленения щетинки. Количество щетинок в пучке у разных видов заметно варьирует. Виды, поселяющиеся в воде, как правило, обладают более длинными щетинками, нежели обитатели почвы.

Изредка олигохеты вторично приобретают щупальцевидные придатки (например, непарное длинное щупальце на простомииуме пресноводной *Stylaria*) и жабры (см. ниже).

Снаружи тело олигохет одето тонкой и прозрачной кутикулой. Только у представителей крайне своеобразного сем. *Aeolosomatidae* (систематическое положение которых в настоящее время активно дискутируется — см. с. 000) на простомииуме сохраняются значительные участки ресничного эпителия, используемые для движения и подгонки пищевых частиц к ротовому отверстию.

Мускулатура олигохет организована проще, чем у полихет. Самое наружное положение занимает относительно тонкий слой кольцевых мышц. Под ними залегают продольные мышцы, сгруппированные в четыре продольные ленты. Однако, в отличие от многощетинковых кольцецов (см. с. 000, 000), эти ленты расположены иначе. Одна лента залегают дорсально. От двух латеральных лент ее отделяют дорсо-латеральные пучки щетинок. Вентро-латеральные щетинки располагаются на границах вентральной и латеральных мышечных лент. Подвижность щетинок обеспечивают специальные мышцы — протракторы и ретракторы.

Сегментарные целомы хорошо выражены. Диссепименты, разделяющие целомические мешки соседних сегментов, как правило, развиты хорошо, особенно у дождевых червей. Правда, в них имеются специальные поры, иногда снабженные мышечными сфинктерами. Наличие подобных структур позволяет дождевым червям «перекачивать» полостную жидкость из одного конца тела в другой, что необходимо для реализации перистальтического способа дви-

жения. Перемещению полостной жидкости способствует и отсутствие спинного мезентерия, а в некоторых случаях — и брюшного.

У очень многих дождевых червей целома почти всех сегментов имеют особые дорсальные поры, которые открываются во внешнюю среду на спинной стороне тела. Жидкость через них может изливаться наружу. Благодаря этому наземные формы получают возможность при дефиците влаги смачивать поверхность тела, через которую осуществляется газообмен, и в случае необходимости регулировать давление полостной жидкости.

Целомический (перитонеальный) эпителий, образующий стенки целома, в той части, которая прилежит к стенке кишки, развит очень сильно и называется хлорагогенной тканью. Последняя играет важную роль в реализации ряда функций. В ней синтезируются и накапливаются гликоген и липиды. Она служит своего рода почкой накопления, в клетках которой концентрируются некоторые метаболиты и токсины.

Пищеварительный тракт, имеющий вид простой трубки, обычно характеризуется сложной дифференцировкой передней кишки. Ротовое отверстие ведет в маленькую буккальную полость, которая, в свою очередь, открывается в глотку. В последней на внутренней поверхности дорсально расположен мускулистый вырост, иногда называемый глоточной луковицей<sup>12</sup>. Используется глоточная луковица для сбора и заглатывания пищи — во время питания черви выдвигают этот вырост наружу через ротовое отверстие. Дифференцировка последующих отделов пищеварительного тракта заметно различается у представителей разных таксонов. Так жевательный желудок у одних видов формируется за счет заднего конца пищевода (передней кишки), тогда как у других в него преобразуется самое начало средней кишки.

В кровеносной системе малощетинковых кольчатых червей появляются дополнительные пропульсаторные органы — кольцевые сердца. Последние представляют собой специализированные кольцевые сосуды, количество которых варьирует у разных видов. Они создают дополнительное давление при проталкивании крови из спинного сосуда в брюшной. Спинной сосуд при этом сохраняет функцию основного пропульсаторного органа.

Специализированные органы дыхания у подавляющего большинства олигохет отсутствуют — газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Лишь некоторые водные формы обладают настоящими жабрами. Последние чаще всего имеют вид небольших пальцевидных выростов и расположены компактной группой или двумя продольными рядами на заднем конце тела.

Органы выделения представлены типичными метанефридиями, которые попарно располагаются почти во всех сегментах тела, за исключением самых передних и самых задних. Некоторые крупные наземные формы приобрели еще дополнительные нефридии, протоки которых могут открываться в пищеварительный тракт (энтонефридии).

Центральная нервная система представлена классической брюшной нервной цепочкой. У олигохет (впрочем, сказанное в полной мере относится и к пияв-

кам) головной (надглоточный) ганглий сильно смещается назад и лежит уже не в простомииуме, как это было у полихет, а в одном из первых туловищных сегментов. Исключение составляют упоминавшиеся выше *Aeolosomatidae* (см. с. 000), у которых ганглий сохраняет простомииальное положение, а продольные туловищные стволы широко расставлены и образуют настоящую брюшную нервную лестницу.

Органы чувств олигохет претерпели явное вторичное упрощение. Большинство представителей рассматриваемого таксона утратили глаза. Только некоторые водные виды сохраняют простые глазки. Это вовсе не означает, что остальные малощетинковые кольцецы совсем лишены фоточувствительности. Одиночные фоторецепторы у них разбросаны в покровах по всей поверхности тела, и черви активно реагируют на изменения освещенности. Также диффузно по поверхности тела червя распределены просто устроенные механорецепторы. Хеморецепторы, которых бывает очень много, иногда объединяются в малоклеточные органоподобные структуры — туберкулы. Последние особенно многочисленны на простомииуме, но есть они и на каждом сегменте тела.

Присущие всем полихетам нухальные органы у олигохет отсутствуют. Однако и в этом случае исключение составляют *Aeolosomatidae*, у которых они есть.

Олигохетам свойственно как половое, так и бесполое размножение. Олигохеты — гермафродиты. Характерной особенностью организации их половой системы является то, что половые органы (гонады, половые протоки, гонопоры, семяприемники, а в некоторых случаях и простатические железы, точнее простатическая ткань) приурочены к очень ограниченному числу сегментов, располагающихся в передней половине тела<sup>13</sup>. Семенники, как правило, в количестве 1 или 2 пар, располагаются перед яичниками. Количество последних тоже невелико. Целомы, в которых залегают гонады, часто модифицируются — ограничивающие их диссепименты разрастаются и образуют мешки, которые соответственно называются яйцевыми и семенными мешками. Для выведения половых продуктов служат целомодукты (гоноодукты — яйцеводы и семяпроводы). Положение наружных половых отверстий, и в первую очередь мужских, заметно варьирует. Если мужские гонопоры расположены в том же сегменте, в котором располагаются семенники и семенные мешки, то такая мужская половая система называется прозопорной. Это свойственно представителям таксона *Lumbriculida*. У *Tubificida* и некоторых других олигохет мужские гонопоры, в том числе снабженные иногда и выдвигаемыми пенисами, смещены на следующий сегмент. Такой вариант называется плезиопорным. И, наконец, у *Lumbricida*, к числу которых относятся и дождевые черви, мужские гоноодукты пересекают несколько сегментов, так что гонопоры оказываются расположенными заметно позади собственно мужских половых сегментов (см. рис. 26, Б). Это опистопорная мужская половая система. Считается, что положение наружных отверстий мужских гонодуктов — важный таксономический признак. Положение женских гонопоров также может варьировать.

Семяприемники, функционально относящиеся к женской половой системе, морфологически обособлены от последней и никак не связаны с яйцеводами. Также чисто функционально к половой системе олигохет следует отнести и по-я с о к. Секрет, производимый входящими в его состав разнообразными железистыми клетками, обеспечивают тесную связь червей во время спаривания, формирование яйцевого кокона и, у ряда форм, продукцию пищевого материала для развивающегося зародыша.

В процессе спаривания двух половозрелых особей происходит лишь обмен спермой — семенная жидкость одного червя поступает в семяприемники другого, где и сохраняется какое-то время. Настоящее оплодотворение яиц осуществляется значительно позднее — только после того, как черви разойдутся. Каждая особь создает плотный кожистый кокон, куда и выделяются яйцеклетки, а чуть позднее и сперма партнера. И хотя оплодотворение происходит в очень ограниченном объеме яйцевого кокона и под защитой плотных кожистых стенок последнего, его все-таки следует рассматривать как крайне специализированный вариант наружного оплодотворения, унаследованного от каких-то древних полихетообразных предков.

Развитие прямое — кокон покидают крошечные, неполовозрелые особи (ювенили). Однако в литературе онтогенез ряда наиболее эволюционно продвинутых олигохет часто называют с к р ы т ы м м е т а м о р ф о з о м. Их яйца бедны желтком, но формирующийся кокон заполняется альбумином. Развивающиеся зародыши удовлетворяют свои энергетические потребности, заглатывая этот белковый материал. Для этого у них очень рано формируются рот и функционирующая кишка. По сути дела, эту стадию онтогенеза можно рассматривать как с к р ы т у ю л и ч и н к у.

Иногда малощетинковые кольцецы могут размножаться только путем партеногенеза. Обычно это свойственно популяциям, расположенным на самых окраинах ареала того или иного вида.

Помимо партеногенеза многие олигохеты размножаются бесполым путем, в том числе и посредством паратомии.

### **ПРЕПАРАТ — внешний вид и внутреннее строение дождевого червя *Lumbricus terrestris* (или *Allolobophora chlorotica*)** (рис. 17, А, Б)

*Методические указания.* Непосредственно перед занятием живых червей, отмытых от частиц грунта, фиксируют слабым раствором этанола (15–20°) в течение 30–60 мин. Обездвиженных и хорошо отмытых от слизи и частиц грунта червей раздают студентам в препаратных ванночках. Сначала студенты изучают внешнюю морфологию и зарисовывают внешний вид червя. При этом следует использовать бинокляр или мощную лупу. В этом случае обычно удастся рассмотреть все основные выводные отверстия и выступающие наружу кончики щетинок. Необходимо также правильно ориентировать червя — определить передний и задний концы тела, дорсальную и вентральную поверхности. Зарисовывают червя с вентральной стороны или сбоку. Если используемая оптика позволяет рассмотреть половые отверстия, то следует более крупно нарисовать передний конец тела, включающий 40–45 сегментов с вентральной стороны.

После завершения первого этапа работы приступают к вскрытию червя. Для этого студентам необходимы хорошо заточенные глазные ножницы, препаровальные иглы, обычные булавки. Можно использовать и глазные скальпели. Булавками прикалывают червя ко дну ванночки. Объект следует располагать ближе к одной из длинных сторон последней с таким расчетом, чтобы потом можно было использовать бинокуляр. Червя располагают вентральной поверхностью вниз (вскрытие производится со спинной стороны). Одну булавку сбоку под небольшим углом втыкают в перистомиум и закрепляют на дне ванночки. Второй булавкой прокалывают червя на некотором расстоянии за пояском. После этого, не втыкая булавку в дно ванночки, слегка натягивают червя, стараясь при этом его не порвать. Одновременно следует постоянно проверять степень натяжения — для этого ванночку слегка покачивают из стороны в сторону. Как только тело червя перестанет свободно прогибаться под действием движущейся воды, натягивание следует прекратить, и зафиксировать булавку на дне ванночки.

Собственно вскрытие производится следующим образом. Сначала вертикально расположенными ножницами сразу же за пояском делают короткий поперечный надрез. Затем положение ножниц меняют — одну из ветвей вводят в сделанный надрез и ею слегка оттягивают стенку тела червя наверх. После этого начинают продольный разрез в сторону переднего конца тела. Ни в коем случае нельзя глубоко погружать нижнюю ветвь ножниц в тело червя — при этом почти наверняка будут повреждены важные внутренние органы. Весь разрез, который доводится до простомиума, делают только самыми кончиками ветвей ножниц. Когда длина разреза достигнет примерно 1–1,5 см, необходимо начать раскалывать стенки тела червя. Препаровальной иглой их отгибают в стороны (вправо и влево). При этом второй препаровальной иглой или глазным скальпелем подрезают диссепименты, которые препятствуют «разворачиванию» червя. Отогнутые участки за самый край прикалывают булавками ко дну ванночки. Булавки располагают наклонно, чтобы они не перекрывали доступ к внутренним органам. После того, как собственно вскрытие будет завершено, можно приступать к изучению внутреннего строения червя.

Сначала достаточно крупно и соблюдая пропорции следует зарисовать общую картину расположения внутренних органов. Затем ванночку помещают под бинокуляр (или бинокулярную лупу). Изучение некоторых деталей строения в ряде случаев требует дополнительных препаратов. В частности, для того, чтобы хорошо рассмотреть надпочечный ганглий, бывает необходимо удалить слой рыхлой соединительной ткани, который прикрывает ганглий сверху. Окологлоточные коннективы удается рассмотреть, если слегка повернуть передний отдел пищеварительного тракта набок. Брюшная нервная цепочка, брюшной кровеносный и субневральный сосуды становятся хорошо видны, если аккуратно удалить участок средней кишки на некотором расстоянии от желудка. Семяприемники по-настоящему заметны только тогда, когда они наполнены спермой и сильно вздуты. Если же они пусты, то рассмотреть их часто удается, только сдвинув в сторону семенные мешки.

Описанная выше методика вскрытия позволяет разобраться с общей топографией внутренних органов, но не дает возможности изучить тонкие детали строения половой системы. В условиях обычных лабораторных занятий это сделать практически невозможно. Поэтому подробное описание строения половой системы и её функционирования будет приведено ниже, в заключительной характеристике объекта (с. 000).

Тело дождевого червя сильно вытянуто в длину. Крупные экземпляры могут достигать 30 см и более. Предпоясковый отдел тела на переднем конце заострен, но к своей середине постепенно расширяется. Далее в сторону пояска он снова немного сужается (рис. 17, А). Даже при небольшом сокращении этот отдел ста-

новится почти круглым в поперечном сечении — лишь вдоль вентральной поверхности тянется неглубокий *желобок*.

Поясок охватывает тело червя с боков и со спинной стороны. На вентральной поверхности он почти не выражен. Постпоясковый отдел намного длиннее предпояскового. Он состоит из большого числа гомономных сегментов, выпуклых со спинной и немного уплощенных с брюшной стороны. Дождевые черви *Lumbricus terrestris* обладают очень характерным уплощенным задним концом тела. У других дождевых червей, в частности у *Allolobophora* этот признак отсутствует.

*Простомиум*, которым начинается тело червя, очень небольшой, округлой формы и лишен каких-либо придатков, глазков и нухальных органов. Маленький *перистомиум* также лишен усиковидных придатков. Вентрально, на границе простомиума и перистомиума лежит *ротовое отверстие* (см. рис. 18, А). Все последующие сегменты, вплоть до самого заднего конца тела, несут по четыре пары щетинок. У *L. terrestris* две пары располагаются почти строго латерально, хотя в литературе их традиционно называют дорсо-латеральными. Еще две пары сильно смещены на брюшную сторону и, соответственно, называются *вентральными щетинками*. Щетинки легко определяются на ощупь, а их едва выступающие из покровов кончики удастся увидеть только с помощью бинокля.

При наличии бинокля можно рассмотреть и весь комплекс половых отверстий, расположенных на предпоясковом отделе (рис. 17, А). Для этого необходимо тщательно сосчитать сегменты до начала пояска<sup>14</sup>.

*Отверстия* двух пар *семяприемников*, расположенных в 9 и 10-м сегментах, удастся хорошо рассмотреть, если немного растянуть покровы червя. Отверстия этих органов смещены назад и фактически лежат между 9–10-м и 10–11-м сегментами. Если червь при фиксации немного сократился, то без растягивания сегментов увидеть эти узкие отверстия бывает трудно.

Чуть далее, на 14 и 15-м сегментах располагаются парные гонопоры (половые отверстия). *Женские гонопоры*, приуроченные к 14-му сегменту, действительно имеют вид довольно узких пор. Расположенные на следующем, 15-м сегменте *мужские гонопоры* намного крупнее и всегда хорошо заметны.

На 25 и 26-м сегментах на небольшом утолщении располагаются *половые щетинки*. По своему происхождению это модифицированные вентральные щетинки. Далее, на некотором расстоянии располагается *поясок*. Он занимает область 33–36-го сегментов. Иногда немного утолщаются еще два сегмента — один предшествует пояску (32-й), а второй располагается непосредственно за пояском (37-й). От мужских гонопоров до самого пояска тянутся две *семенные бороздки*. У маленьких червей бороздки могут быть едва заметными, однако у крупных, генеративно активных особей они выражены очень хорошо. На самом пояске латерально расположены два *боковых валика*. И семенные бороздки, и половые щетинки, и боковые валики — все эти образования участвуют в сложном процессе спаривания дождевых червей и так или иначе обеспечивают перекрестное осеменение (подробнее см. с. 000).

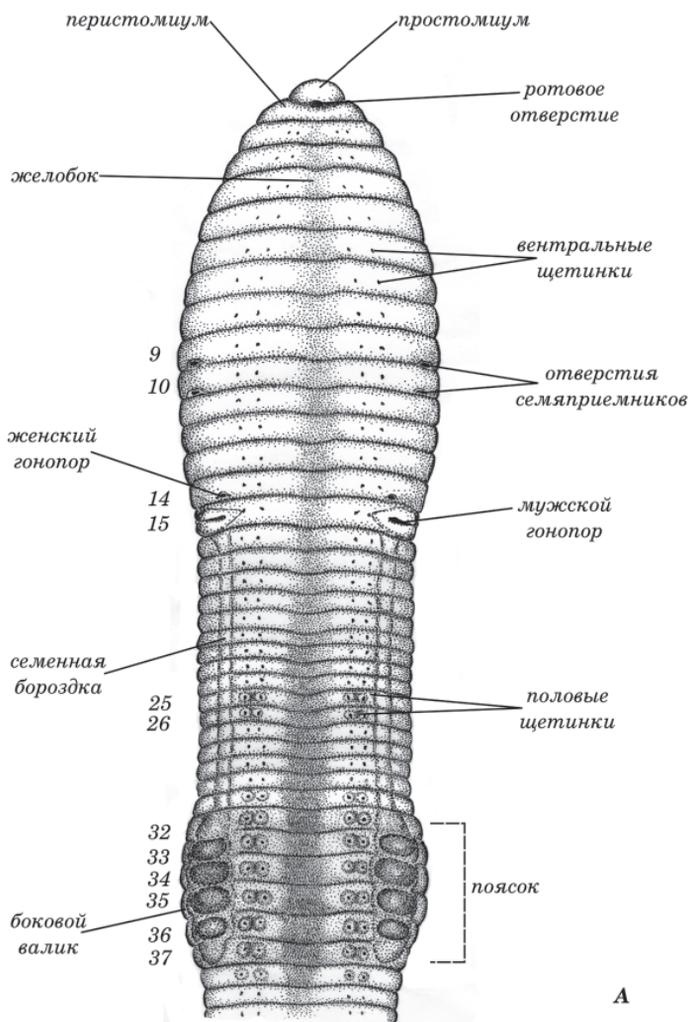


Рис. 17. Малощетинковый червь *Allolobophora chlorotica*.

*А* — передний конец тела, вентральная поверхность; *Б* — вскрытый червь (вид со спинной стороны). Арабскими цифрами пронумерованы сегменты переднего конца тела.

На вскрытом и расправленном черве при использовании бинокля удастся рассмотреть все основные особенности организации олигохет (рис. 17, *Б*). Хорошо различима довольно толстая и мускулистая стенка тела, детали строения которой надо будет изучить на одном из следующих препаратов (с. 000). *Диссепименты*, разделяющие полости сегментарных целомов, хотя и были частично разрушены при вскрытии, тем не менее, хорошо видны. Они имеют вид тонких, прозрачных пленок, расположенных поперек тела червя справа и слева от кишечника. У червя с развернутой стенкой тела они сильно натянуты. Между сег-

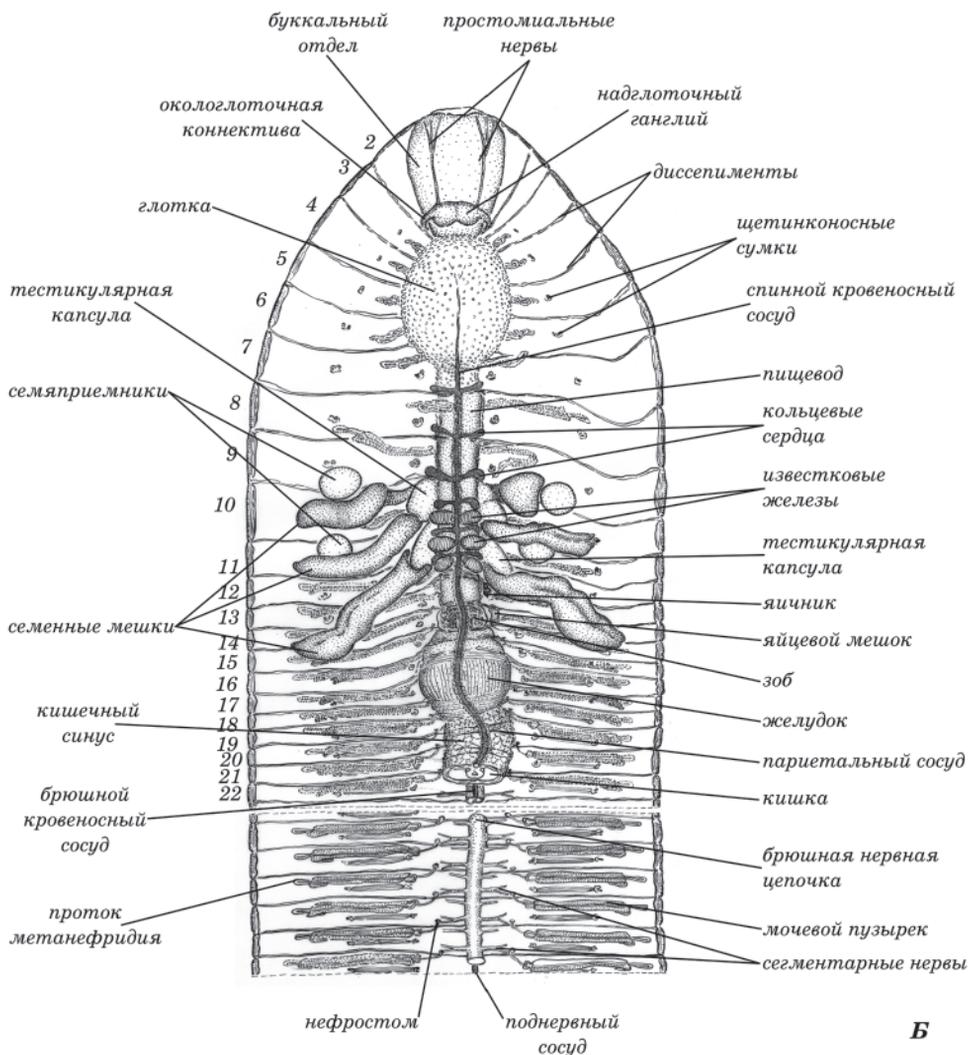


Рис. 17. Продолжение.

ментами на внутренней поверхности стенки тела при использовании бинокуляра удастся рассмотреть небольшие бугорки — *щетинконосные сумки* (см. также с. 000 и рис. 21).

Вдоль средней линии тела тянется пищеварительный тракт. Он начинается *буккальным отделом* (ротовой полостью), в который открывается массивная немного вытянутая *глотка*. От поверхности глотки к стенке тела в радиальном направлении расходятся многочисленные мышечные тяжи (на рис. 17, Б они не изображены).

Непосредственно от глотки берет начало узкий *пищевод*, тянущийся до 13-го сегмента. Ближе к его заднему концу в него открываются три пары *известковых желез*. Они имеют вид попарно расположенных небольших белых или желтоватых бугорков и обычно прикрыты семенными мешками (см. ниже). Для того чтобы хорошо рассмотреть известковые железы, семенные мешки необходимо аккуратно отвести в сторону препаровальной иглой.

На заднем конце пищевод расширяется. Этот расширенный участок называется *зобом*. Сзади к зобу непосредственно примыкает мускулистый *желудок*. Если глотка, пищевод и зоб являются производными передней кишки, то желудок по происхождению относится к средней кишке.

От желудка берет начало собственно *кишка*, которая имеет вид прямой трубки, тянущейся к заднему концу тела. Для того чтобы проследить ее по всей длине и увидеть переход в замыкающий пищеварительный тракт ректум (заднюю кишку), червя нужно вскрывать до пигидия, но в этом нет большого смысла. Кишка окрашена в охристо-оранжевый цвет, так как покрыта толстым слоем хлорогагенной ткани — производной перитонеального эпителия (подробнее см. с. 000). На ее фоне отчетливо выделяются многочисленные кровеносные сосуды.

Кровеносная система представлена продольными и кольцевыми (поперечно ориентированными) сосудами. Сосуды хорошо видны благодаря тому, что заполнены ярко-красной гемолимфой. Роль главного пропульсаторного органа принадлежит *спинному кровеносному сосуду*, тянущемуся вдоль всего пищеварительного тракта. На переднем конце он достигает глотки, на поверхности которой и разделяется на несколько более тонких веточек, теряющихся между мышцами и в соединительной ткани.

Из других крупных продольных сосудов следует отметить *брюшной кровеносный сосуд*. Он также тянется вдоль всего тела между кишечником и брюшной нервной цепочкой.

Для того чтобы его увидеть, необходимо, аккуратно подрезав остатки диссепиментов, либо просто сдвинуть кишку в сторону, либо удалить ее кусок длиной 2–3 см. Во втором случае необходимо тщательно убрать остатки тканей и содержимого кишки. Для этого можно использовать стеклянную трубку с резиновой грушей — с ее помощью сначала отсасывают ненужные фрагменты кишки, а затем тщательно промывают отпрепарированный участок.

Главные продольные сосуды соединены сложной системой кольцевых сосудов, из которых на вскрытии удастся рассмотреть далеко не все, и при том только самые крупные. К их числу, в первую очередь, относятся так называемые *кольцевые сердца*, берущие начало от спинного и впадающие непосредственно в брюшной кровеносный сосуд. Они действительно в виде толстых колец охватывают пищевод. У *Lumbricus terrestris* их 5 и залегают они в 7–11-м сегментах. А у *Allolobophora*, изображенной на рис. 17, Б, их 6. Лежат они, соответственно, в 7–12-м сегментах. Последние 1 или 2 «сердца» обычно удастся рассмотреть, лишь раздвинув крупные семенные мешки. Название «сердца» в данном случае

вполне оправдано, так как наряду со спинным кровеносным сосудом они выполняют пропульсаторную функцию.

За «кольцевыми сердцами» располагаются *париетальные сосуды* — по два в каждом сегменте. Они соединяют спинной кровеносный сосуд с *поднервным* (субневральным) сосудом (см. с. 000); начальные участки этих сосудов хорошо видны на фоне кишки. С последней связана и сложная система более тонких сосудов (капилляров), оплетающих всю кишку в виде неправильной сети. Эта густая сеть называется *кишечным синусом*. Тоненькие сосудики, дающие начало кишечному синусу, отходят от спинного кровеносного сосуда, но рассмотреть их без бинокля бывает трудно.

Выделительная система представлена типичными метанефридиями. Некоторые детали строения экскреторных органов можно рассмотреть на участке с удаленным кишечником (см. выше), только используя бинокляр. По бокам от брюшной нервной цепочки, на передней поверхности диссепиментов располагаются имеющие вид крошечных булавочных головок воронки метанефридиев — *нефростомы*. Отходящий от каждой воронки *проток* пронизывает диссепимент и уже в следующем сегменте образует несколько плотно упакованных петель — железистый отдел метанефридия. В сегменте они расположены попарно — справа и слева от брюшной нервной цепочки — и сильно вытянуты в поперечном направлении. К железистому отделу практически по всей его длине тесно прилегает *мочевой пузырек* (см. также «Поперечный срез...», с. 000).

Центральная нервная система начинается *надглоточным ганглием* (мозгом), расположенным над передним концом глотки (в III сегменте тела) (см. схему — рис. 18, А). Без дополнительной препаровки он выглядит как беловатое пятно.

Для того чтобы лучше увидеть детали строения мозга, в том числе и окологлоточные коннективы, следует очистить мозг от окружающей соединительной ткани, осторожно действуя двумя острыми препаровальными иглами.

По завершении этой операции становится хорошо видно, что мозг состоит из двух долей — тесно сближенных ганглиев, соединенных широкой перемычкой. От них вперед направляются тонкие *простомиальные нервы*, а их задне-боковые участки переходят в две *окологлоточные коннективы*. Последние направляются вниз и назад и, сближаясь под глоткой, образуют подглоточный ганглий, от которого начинается *брюшная нервная цепочка*. От нее в каждом сегменте отходят сегментарные нервы (см. препарат — Брюшная нервная цепочка..., с. 000).

Гермафродитная половая система дождевых червей устроена довольно сложно. Для того, чтобы рассмотреть все детали ее организации, необходимы дополнительные препаровки, в том числе и вскрытие с вентральной стороны, что в рамках обычного лабораторного занятия организовать невозможно. Поэтому в настоящем разделе мы ограничимся описанием только тех структур, которые удастся рассмотреть на общем вскрытии. Полная характеристика строения половой системы и механизма ее функционирования будет приведена ниже (с. 000).

Из элементов мужской половой системы хорошо удастся рассмотреть лишь *семенные мешки*. Их три пары. Одна пара направлена вперед, мешки второй пары заметно уступают первым по размерам и направлены вбок. Самые крупные мешки, образующие третью пару, обращены назад. Размеры мешков и их окраска зависят от состояния половой системы конкретного червя. В период генеративной активности, когда интенсивно работают семенники, мешки заполнены созревающей спермой. В это время они сильно вздуты и кажутся белыми. В другое время мешки могут быть небольшими и сдавленными. Иногда мешки выглядят пятнистыми благодаря тому, что через их тонкие стенки просвечивают коричневые или бурые меланизированные тела. В большинстве случаев это последствия заражения дождевых червей грегаринами из сем. Monocystidae. По своему происхождению семенные мешки представляют собой выпячивания диссепиментов, ограничивающих 10-й и 11-й сегменты (см. рис. 26, Б).

Семенники расположены в этих же сегментах в специальных *тестиккулярных капсулах*, которые можно рассмотреть только у крупных особей *Lumbricus terrestris* с активно функционирующей половой системой у самого основания семенных мешков, разведя последние в стороны. У *Allolobophora chlorotica* они выражены лучше (рис. 17, Б). Тонкие семяпроводы (целомодукты) на общем вскрытии рассмотреть невозможно.

Только у самых крупных генеративно активных червей по бокам от заднего конца пищевода в передней части 13-го сегмента можно рассмотреть небольшие парные *яичники*. Они имеют вид маленьких, немного вытянутых плотных тел и прикреплены к задней поверхности диссепимента, разделяющего 12 и 13-й сегменты.

На задней поверхности диссепимента, расположенного между 13 и 14-м сегментами, по бокам от зоба можно увидеть два столь же небольших *яйцевых мешка*. В отличие от яичников, они кажутся более рыхлыми и часто имеют неправильную форму. Чаще же всего из всех деталей женской половой системы хорошо различимы лишь *семяприемники*, расположенные попарно в 9 и 10-м сегментах. Очень часто они сверху прикрыты семенными мешками, которые можно легко отогнуть препаровальной иглой.

Функционально к половой системе относится и упоминавшийся ранее поясok — вздутый участок покровов в области 33–36-го сегментов.

### **ПРЕПАРАТ — надглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка дождевого червя *Lumbricus terrestris* (рис. 18, А, Б)**

*Методические указания.* При наличии достаточного количества препаратов их раздают на руки студентам. Сначала зарисовывают общий вид объекта, используя для этого малое увеличение микроскопа или бинокляр, а затем, при большом увеличении микроскопа, в исходную схему вносят детали — уточняют места отхождения сегментарных нервов и характер распределения скоплений нейронов (ганглиев) по ходу цепочки.

При работе с объектом необходимо учитывать, что на препарате мы видим сильно искаженную картину взаимного расположения отдельных структурных элементов самого

переднего отдела центральной нервной системы червя. В теле дождевого червя они располагаются практически вертикально, один *под* другим, а не так, как на расправленном препарате — вдоль, один *за* другим. В действительности, весь этот передний отдел, включая и сегментарный ганглий 4-го сегмента, укладывается всего в 2 сегмента — 3-й и 4-й (рис. 18, А). Поэтому, когда все эти структуры оказываются расположенными в одной плоскости, а именно в плоскости препарата, может возникнуть впечатление, что 3-й сегмент заметно длиннее остальных (см. рис. 18, Б).

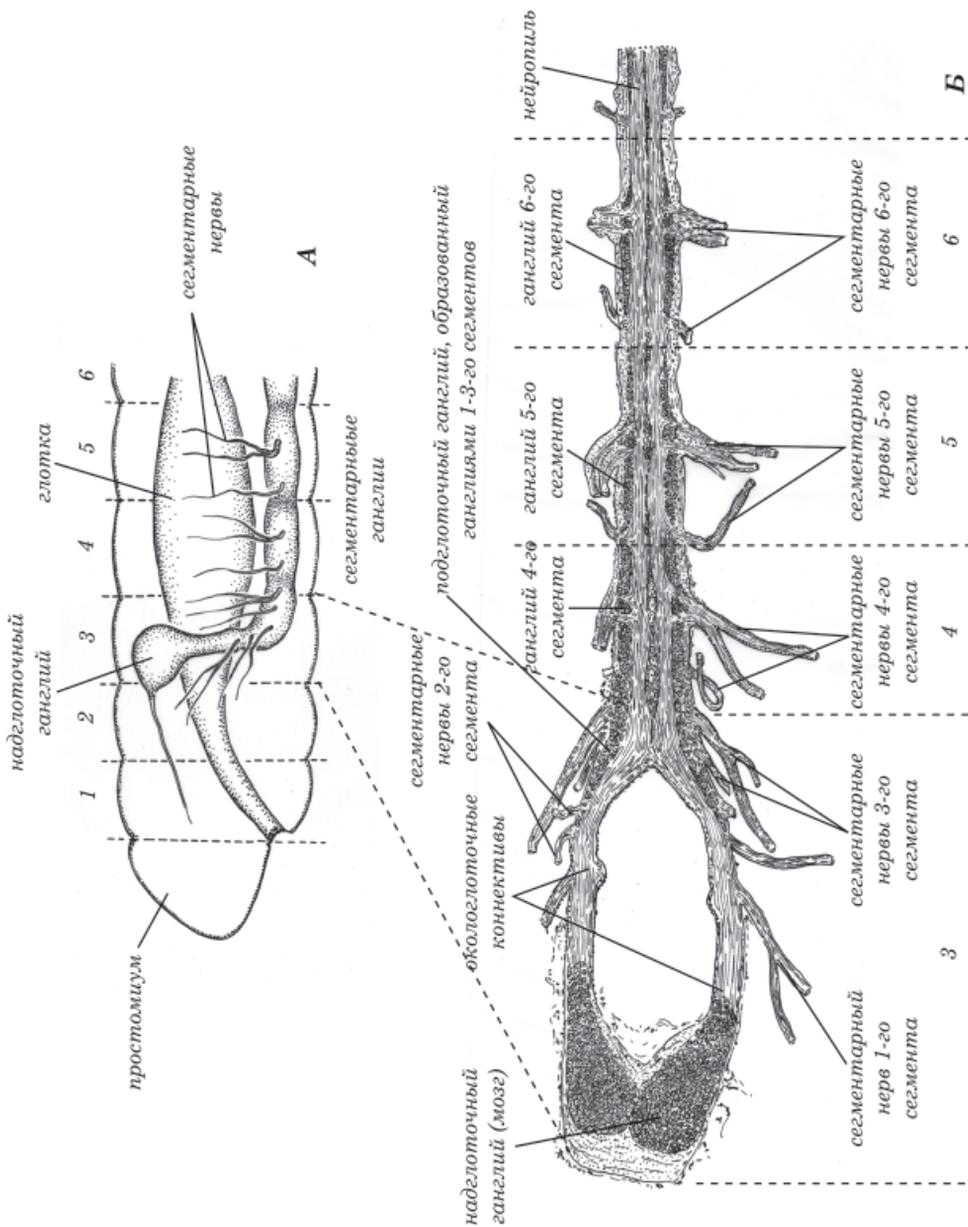
Приступая к анализу строения переднего участка центральной нервной системы дождевого червя, необходимо учитывать, что начальные отделы ЦНС у олигохет по сравнению с многощетинковыми кольчечецами заметно смещены назад и их локализация не совпадает с положением соответствующих им отделов тела (простомииума и последующих сегментов).

Начинается брюшная нервная цепочка *надглоточным*, или головным *ганглием*. По своему происхождению он связан с простомииумом, однако в теле червя он располагается лишь в 3-м сегменте. От его переднего края вперед отходят простомииальные нервы, которые в процессе препаровки нервной системы далеко не всегда удается сохранить. Надглоточный ганглий парный, и его правая и левая доли хорошо выделяются на окрашенном препарате. Это обусловлено тем, что на их поверхности концентрируются многочисленные нейроны.

От задне-боковых концов долей берут начало мощные *окологлоточные коннективы*. Они в виде двух толстых тяжей направляются почти вертикально вниз, огибая при этом с двух сторон передний расширяющийся конец глотки. В задней части 3-го сегмента коннективы сближаются и участвуют в формировании *подглоточного ганглия*. Он возникает в результате неполной интеграции ганглиев трех первых сегментов (1, 2 и 3-го). Хотя границы между ними уже практически не выражены, но порядок их расположения сохраняется вдоль нижних (дистальных) участков коннективов и в месте их слияния уже под пищеварительным трактом на границе 3-го и 4-го сегментов. Присутствие этих самых первых ганглиев маркируют соответствующие им *сегментарные нервы*.

От ганглия 1-го сегмента фактически остается только пара нервов, отходящих еще непосредственно от окологлоточных коннективов. Ганглий 2-го сегмента представлен двумя парами нервов, берущими начало от коннективов непосредственно перед местом их объединения. Объединяются нервные стволы под пищеварительным трактом в области ганглия 3-го сегмента, который обладает уже полным набором сегментарных нервов (1 + 2). Основная масса нейронов перечисленных выше ганглиев (1–3-й) как раз и концентрируется в этой зоне. Передний конец этого скопления захватывает задние участки окологлоточных коннективов. Сзади к собственно подглоточному ганглию, фактически сливаясь с ним, примыкает и *ганглий 4-го сегмента*. Начиная с 5-го сегмента положение ганглиев и связанных с ними сегментарных нервов окончательно упорядочивается.

Сама брюшная нервная цепочка представлена двумя тесно сближенными стволами, образованными отростками многочисленных нервных клеток. На



окрашенных препаратах *нейропили* этих стволов выглядят как светлые тонковолокнистые тяжи, которые местами тесно сближены, а местами немного расходятся. Вокруг и вдоль нейропилей, по их периферии располагаются многочисленные нервные клетки. По длине цепочки они распределены неравномерно — основная масса клеток концентрируется в средней части соответствующего сегмента, а ближе к его границам слой нейронов истончается и практически сходит на нет. На препаратах эти скопления нейронов особенно хорошо видны по бокам от нейропиля (см. рис. 18, Б, 5-й и 6-й сегменты). По сути дела, это и есть *сегментарные ганглии*. Снаружи вся центральная нервная система одета хорошо заметной относительной толстой оболочкой.

В каждом туловищном сегменте от цепочки вправо и влево отходят *парные сегментарные нервы*. Корешки первой пары расположены непосредственно за соответствующим диссепиментом, у самого переднего края сегмента. Корешки 2-й и 3-й пар тесно сближены между собой и заключены в общие оболочки. При использовании небольших увеличений бионкуляра или микроскопа может создаться впечатление, что это вообще один очень мощный нерв.

### **ПРЕПАРАТ — поперечный срез через средний участок тела дождевого червя *Lumbricus terrestris* (рис. 19–25)**

*Методические указания.* Препараты с серией поперечных срезов туловищного сегмента дождевого червя раздают студентам на руки. На одном стекле присутствуют срезы через разные участки сегмента, соответственно наблюдаемая картина существенно различается в зависимости от того, где прошел конкретный срез: в передней, средней или задней его части. Эти различия отражены в приводимых ниже рисунках и описании. Их необходимо учитывать при работе со срезами.

Для изучения срезов используют микроскопы. Сначала под малым увеличением зарисовывают общий вид среза, а потом под большим увеличением (объектив 40 $\times$ ) прорабатывают детали строения стенки тела и внутренних органов.

Поперечный срез через среднюю часть тела дождевого червя имеет почти правильную округлую форму. Лишь вентральная поверхность может быть слегка уплощена и даже немного вогнута. Правильно ориентировать срез (дорсальной поверхностью кверху) можно и по другим признакам — щетинки как правило тяготеют к нижней (вентральной) части среза. Однако лучше всего вентральную сторону маркирует положение брюшной нервной цепочки, которая всегда располагается **под** кишечником (рис. 19, 22). Правильно сориентировав срез, следует,

---

Рис. 18. Центральная нервная система дождевого червя *Lumbricus terrestris* (передний участок).

*А* — положение структурных элементов переднего участка центральной нервной системы в теле червя, вид сбоку (схематизировано); *Б* — надглоточный ганглий и передний участок брюшной нервной цепочки (рисунок с тотального препарата). Пунктирными линиями отмечены границы сегментов; арабские цифры — номера сегментов.

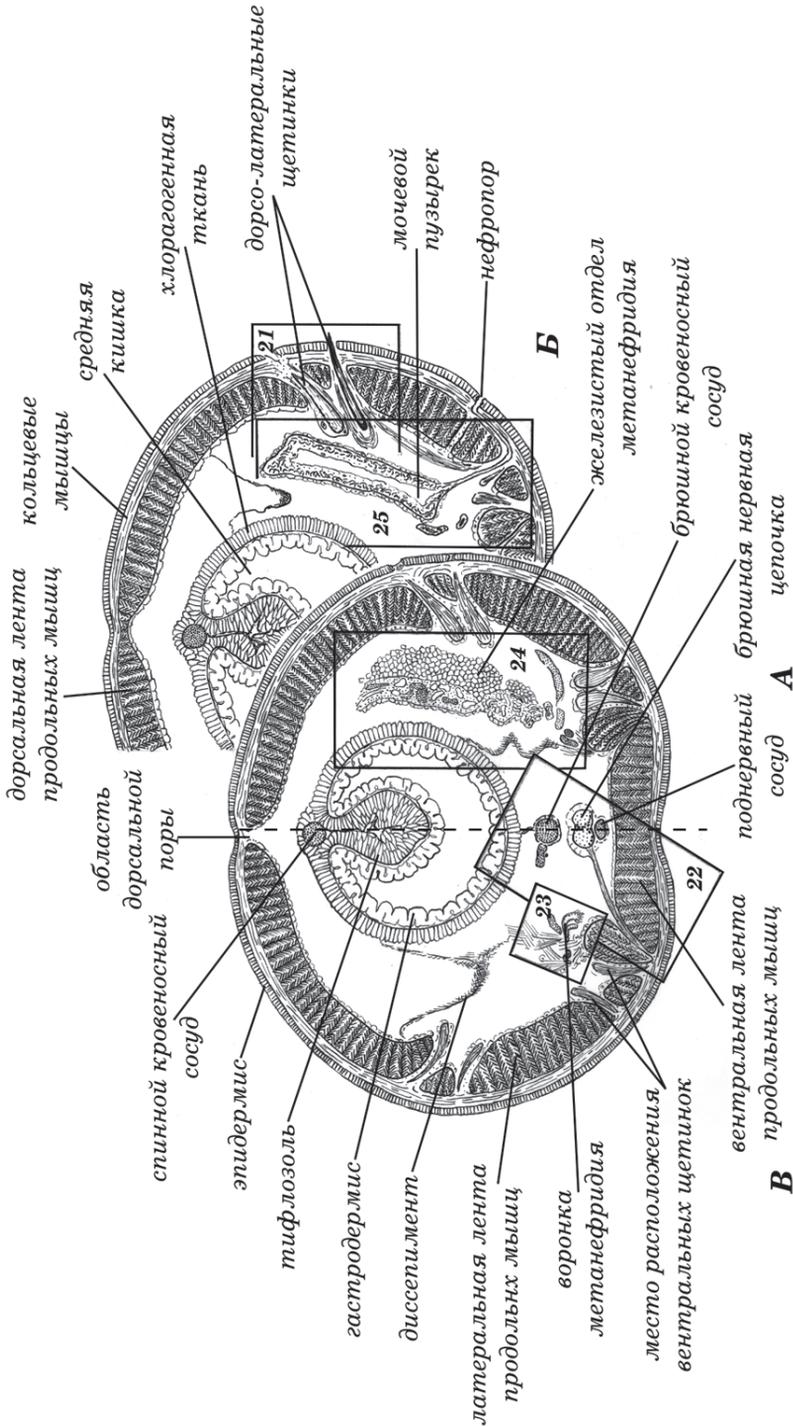


Рис. 19. Поперечный срез через средний участок тела дождевого червя *Lumbricus terrestris* (обобщенная схема). *A* — срез через переднюю треть сегмента, в области расположения железистого отдела метанефридия; *B* — срез через среднюю часть сегмента, в области расположения мочевого пузыря и экскреторной поры; *B* — срез через задний конец сегмента, в области расположения воронки (нефростома) метанефридия. Прямоугольниками с арабскими цифрами 21—25 помечены участки, изображенные на подробных рисунках с соответствующими номерами.

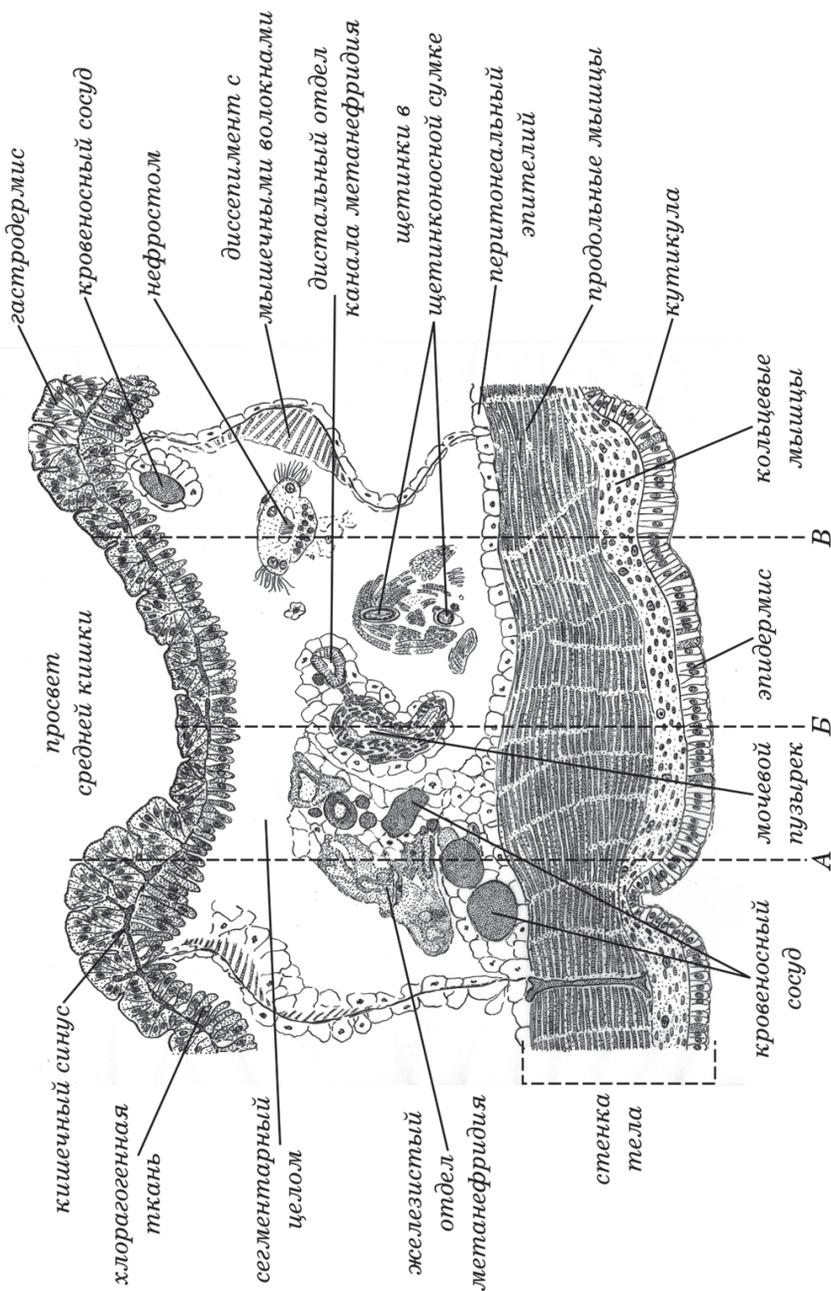


Рис. 20. Фрагмент фронтального среза (левая половина) через туловищный сегмент в средней части тела дождевого червя *Lumbricus terrestris*. Срез прошел примерно на уровне экваториальной плоскости. Мидсагиттальная плоскость находится сверху; передний конец червя — слева. Пунктирными линиями с индексами А, В и В помечены уровни, на которых были сделаны срезы, схематично изображенные на рис. 15.

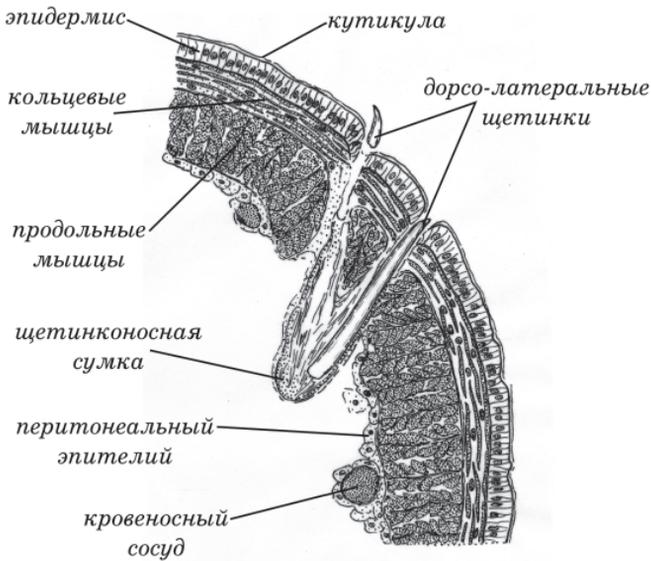


Рис. 21. Фрагмент поперечного среза через кожно-мышечный мешок дождевого червя *Lumbricus terrestris* в области расположения дорсо-латеральных щетинок.

используя малое увеличение, изучить расположение основных структур, попавших на конкретный срез.

Снаружи тело червя одето однослойным *эпидермисом*, который, в свою очередь, покрыт тонкой *кутикулой* (рис. 20, 21, 24, 25). Правда, последняя при гистологической обработке сохраняется далеко не всегда. Сам эпителий представлен высокими цилиндрическими клетками, между которыми располагаются многочисленные одноклеточные железы. Эпителий подстилает тонкая базальная пластинка, под которой залегают два слоя мышц — кольцевых и продольных. Слой *кольцевых мышечных волокон* относительно тонкий. Сократимые отростки мышечных клеток (мышечные волокна) располагаются в плоскости среза, поэтому прослеживаются на значительном протяжении. Они разделены тонкими прослойками соединительной ткани и внеклеточного матрикса.

*Продольные мышцы* организованы иначе. Прежде всего, они образуют четыре продольные ленты. Самая широкая — *дорсальная*. Она тянется от одного ряда *дорсо-латеральных щетинок* до другого. Если срез прошел в области *дорсальной поры* (см. с. 000), то может создаться впечатление, что вдоль спинной стороны тянутся две ленты. В зоне, прилегающей непосредственно к поре, слой продольных мышц заметно истончается.

Более узкие *латеральные ленты* расположены соответственно между рядами дорсо-латеральных и *вентральных щетинок*. Все пространство между рядами вентральных щетинок занимает довольно широкая *вентральная лента*. В каждой ленте продольные мышечные волокна со-

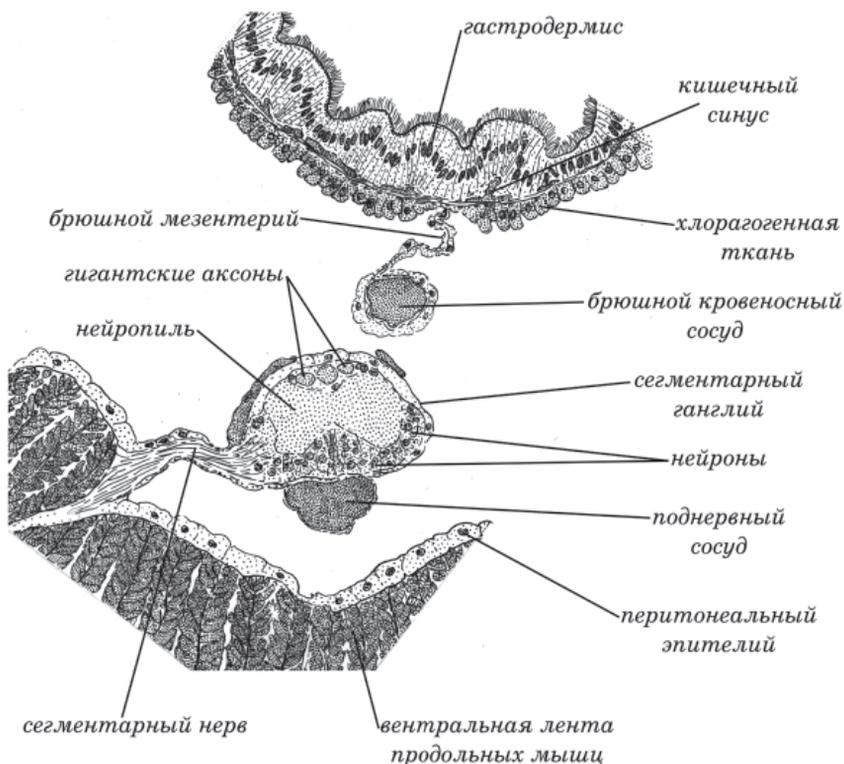


Рис. 22. Фрагмент вентральной части поперечного среза через туловищный сегмент дождевого червя *Lumbricus terrestris* в области сегментарного ганглия.

браны в характерные группы. Внеклеточный матрикс и соединительноткань образуют своеобразные продольные септы, которые на поперечном срезе видны как радиально ориентированные линии. Продольные мышечные волокна довольно плотно прилегают к этим септам с обеих сторон, причем по отношению к септе они лежат под острым углом. В результате образуется фигура, напоминающая «ёлочку». Соседние «ёлочки» отделены друг от друга прослойками светлой соединительной ткани.

Границы между лентами отчетливо маркируются щетинконосными сумками со щетинками (рис. 21). У дождевых червей и близких форм, как уже говорилось выше, каждый сегмент несет по 8 щетинок — по две щетинки в каждом пучке. Картина, которую можно увидеть под микроскопом, зависит от того, как прошел срез. Иногда на срез попадают почти целиком обе щетинки, относящиеся к одному пучку, и формирующие их щетинконосные сумки. Чаще удастся рассмотреть лишь короткие фрагменты косо перерезанных щетинок. Нередко на срезе оказываются только пустые каналы, тогда как залегающие в них щетинки располагаются либо на предыдущем, либо на последующем срезах. В тех

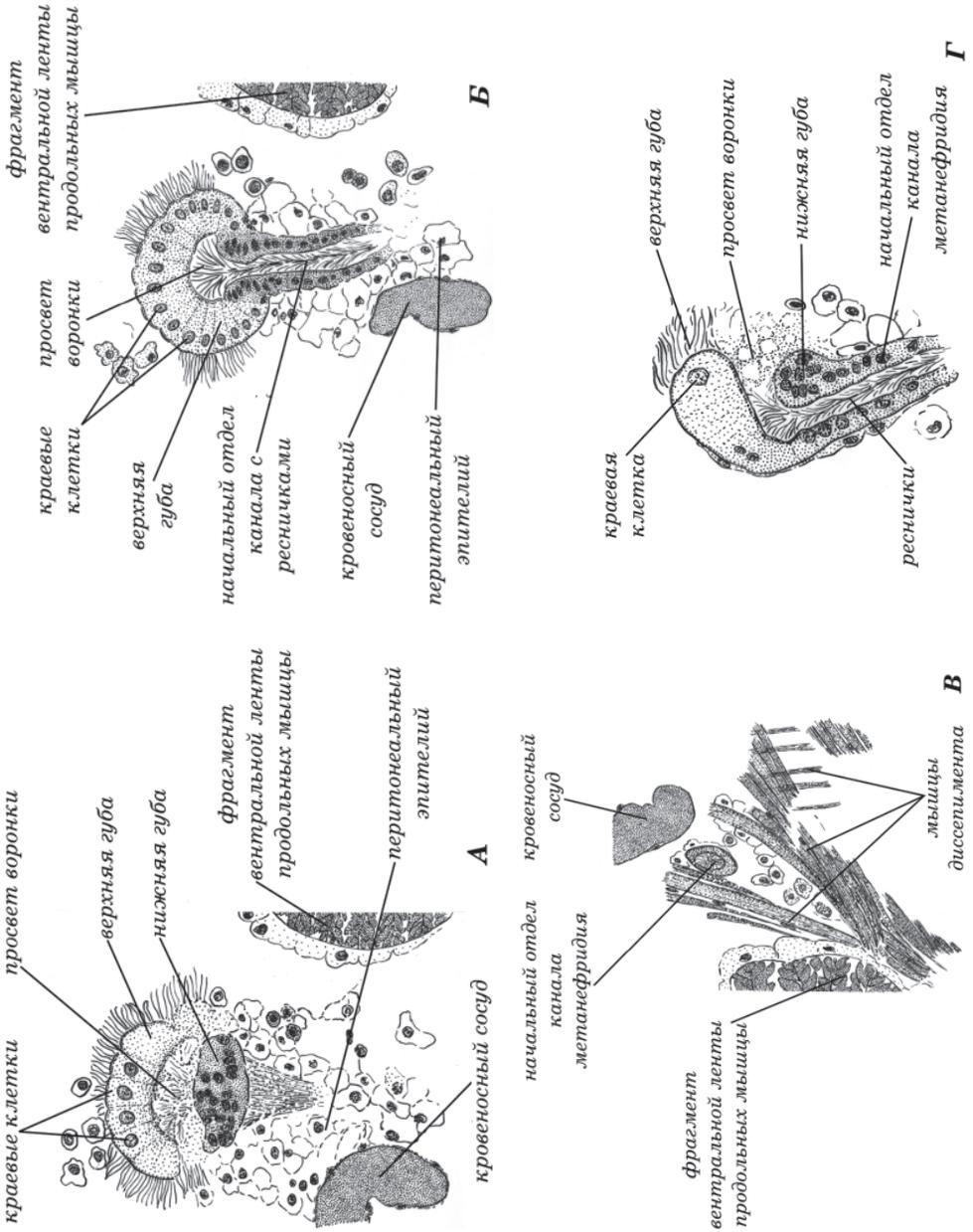


Рис. 23. Воронка метанефридия дождевого червя *Lumbricus terrestris*.  
 А–В — серия последовательных поперечных срезов через нефростом (А — срез через дистальный отдел воронки, в области губ; В — срез через проксимальный отдел воронки в месте соединения ее с начальным отделом канала метанефридия; В — срез через начальный отдел канала метанефридия в месте пересечения им диссепимента); Г — продольный срез через воронку метанефридия.

случаях, когда срез прошел между щетинками двух соседних сегментов, положение рядов щетинок все равно хорошо заметно. Его маркируют тонкие соединительно-тканые прослойки, разделяющие ленты продольных мышц. Следует обратить внимание на то, что между щетинками каждой пары залегает очень узкий тяж продольных мышц.

Вся внутренняя поверхность стенки тела выстлана *перитонеальным эпителием* (рис. 21), образованным в той или иной мере уплощенными клетками. При использовании малого увеличения микроскопа он обычно выглядит как сплошная тонкая пластинка, при большом увеличении отчетливо различимы отдельные эпителиальные клетки.

Центральное положение в полости тела занимает пищеварительный тракт. В средней части тела, из которой обычно и изготавливают поперечные срезы, он представлен *средней кишкой*. Ее стенка образована однослойным кишечным эпителием, состоящим из узких и высоких клеток. Эпителий подстилают тонкая базальная пластинка и такой же тонкий слой внеклеточного матрикса, в котором можно рассмотреть мышечные волокна, образующие *мышцы стенки кишечника* (рис. 24). Здесь же при большом увеличении микроскопа можно рассмотреть многочисленные профили перерезанных в разных направлениях капилляров кровеносной системы — *кишечный синус* (рис. 20, 22, 24).

Дорсально стенка кишки образует глубокую продольную складку, которая на поперечном срезе имеет вид свешивающегося в просвет кишечника довольно крупного «мешка». Эта складка называется *тифлозолом* (рис. 19). Снаружи кишечник покрыт толстым слоем рыхлой *хлорагогенной ткани*. По происхождению это те участки стенок целомов, которые с двух сторон прилегают к кишечнику. В этой зоне целотелий сильно специализируется и выполняет несколько разных функций (см. с. 000). «Полость» тифлозоля тоже почти целиком заполнена «хлорагогенной тканью». Хорошо развиты капилляры кишечного синуса и в тифлозоле.

Особенностью организации вторичной полости тела дождевых червей (сем. Lumbricidae) является отсутствие спинного мезентерия, так что правый и левый целомы в каждом сегменте дорсально оказываются объединёнными. *Брюшной мезентерий* берет начало от кишечника, облегает брюшной кровеносный сосуд и брюшную нервную цепочку с поднервным (субневральным) сосудом (рис. 22).

Кровеносная система на поперечном срезе через туловищный отдел представлена уже упоминавшимися *спинным и брюшным кровеносными сосудами, поднервным сосудом, кишечным синусом* и некоторыми другими элементами<sup>15</sup>.

Спинной кровеносный сосуд располагается дорсально от кишечника в толще хлорагогенной ткани непосредственно над тифлозолом. На некоторых срезах удастся видеть, как от него отходят кольцевые париетальные сосуды. Обычно удастся проследить только отдельные участки этих сосудов. Со спинным сосудом

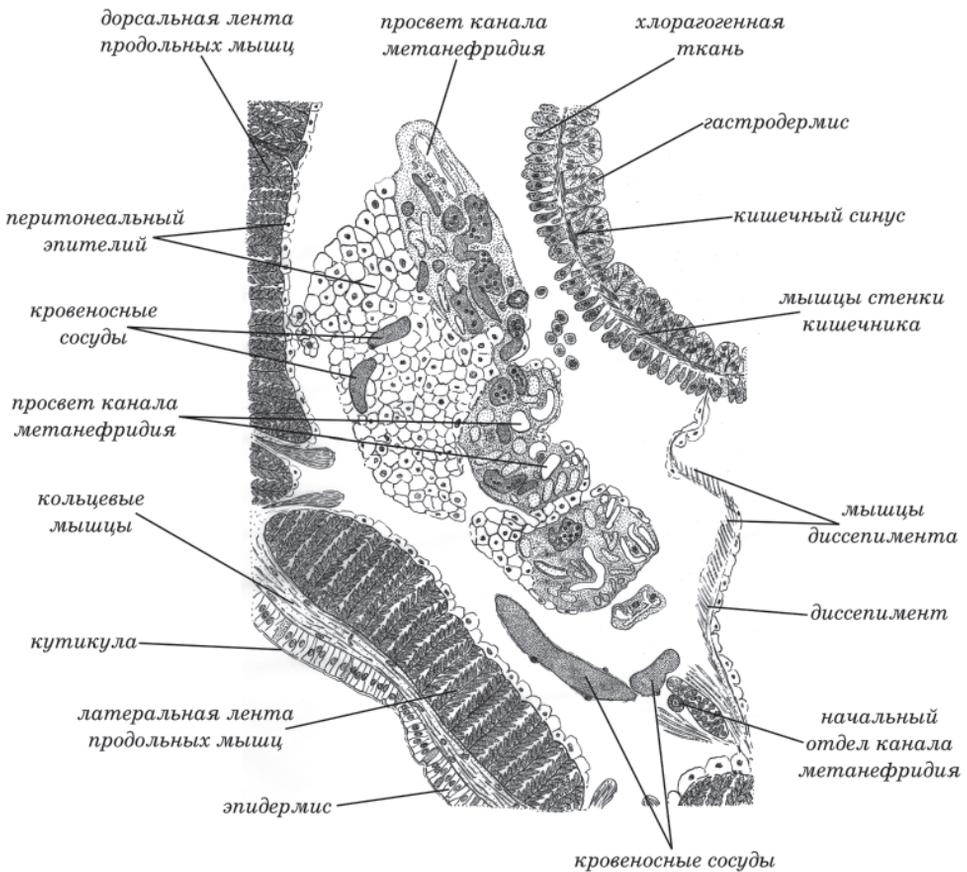


Рис. 24. Фрагмент поперечного среза через туловищный сегмент дождевого червя *Lumbricus terrestris* в области расположения железистого отдела метанефридия.

связан и кишечный синус, многочисленные профили перерезанных капилляров которого хорошо видны в базальной части слоя хлорогеновой ткани, в том числе и в складке тифлозоля. В самом тифлозоле проходит еще один продольный сосуд, который называется сосудом тифлозоля.

Брюшной кровеносный сосуд располагается в брюшном мезентерии между кишкой и брюшной нервной цепочкой, под которой, в свою очередь, тянется поднервный сосуд. Именно в него впадают париетальные сосуды, берущие начало от спинного сосуда.

Детали строения органов выделения можно рассмотреть лишь на нескольких срезах, прошедших через разные участки туловищного сегмента (рис. 19, 20, 23–25). В задней части членика, непосредственно перед очередным диссепиментом располагается *нефростом*, или *воронка метанефридия* (рис. 20, 23). Собственно воронка образована двумя губами. *Верхняя губа* имеет

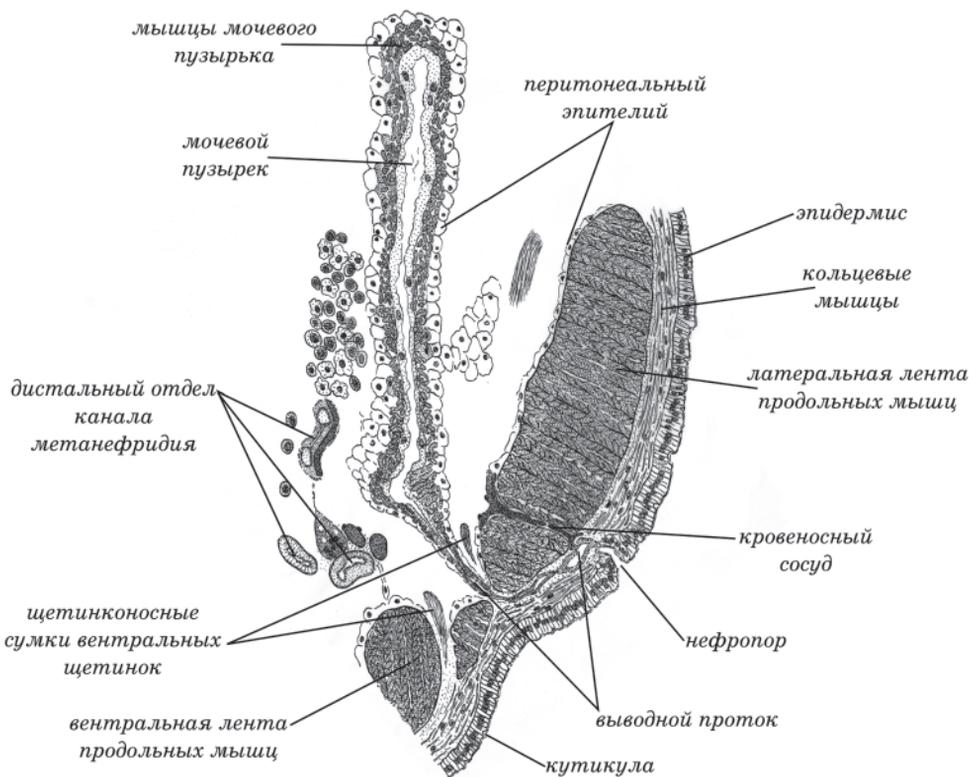


Рис. 25. Фрагмент поперечного среза через туловищный сегмент дождевого червя *Lumbricus terrestris* в области расположения мочевого пузыря и экскреторной поры (нефропора).

вид массивной лопасти и построена из крупных цилиндрических краевых клеток со светлой цитоплазмой и относительно крупными светлыми ядрами. Она сверху, как козырек, прикрывает вход в *начальный отдел канала метанефридия*. На своей наружной поверхности краевые клетки несут длинные реснички. *Нижняя губа* представляет собой небольшое утолщение стенки самого концевой участка начального отдела канала метанефридия. Ресничные клетки, из которых построена нижняя губа и стенки самого канала, небольших размеров с плотной цитоплазмой и плотными, ярко окрашивающимися ядрами. На некотором расстоянии от нефростома канал пронизывает диссепимент (рис. 23, В).

В передней части целома следующего сегмента канал метанефридия образует многочисленные петли. Последние погружены в соединительнотканый матрикс, так что образуется узкое вытянутое тельце, поднимающееся в верхнюю часть сегмента и достигающее уровня дорсальной продольной мышечной ленты (рис. 19, А, 20, 24). По ходу канала отчетливо выделяются несколько участ-

ков, различающихся диаметром просвета и структурой стенок. Всю совокупность этих плотно упакованных петель, перемежающихся с многочисленными кровеносными сосудами, часто называют *железистым отделом метанефридия*.

Перитонеальный эпителий, разрастаясь, охватывает железистый отдел и подобно брыжейке удерживает его на боковом участке стенки тела в подвешенном состоянии (рис. 20, 24).

В средней части сегмента, непосредственно за железистым отделом располагаются дистальные участки выводного протока метанефридия (рис. 20). От вентрального конца железистого отдела отходит *дистальный отдел канала метанефридия* — толстостенный проток (рис. 20, 25), который практически сразу же круто поворачивает вверх в дорсальную часть целома. Располагается эта восходящая ветвь выводного канала на некотором расстоянии от железистого отдела (рис. 20). В дорсальной части целома канал снова резко поворачивает вниз, в сторону вентральной поверхности. Однако его просвет при этом сильно увеличивается, а снаружи появляется мощная мышечная обкладка, образованная, как минимум, двумя слоями косо ориентированных мышечных волокон. Канал превращается в массивный *мочевой пузырек*, который тянется в вентральную часть сегмента параллельно железистому отделу и удерживается той же брыжейкой (рис. 20, 25).

От нижнего вентрального конца мочевого пузырька берет начало относительно короткий и узкий проток, который образует самую дистальную часть канала метанефридия. Это *выводной проток*, который внедряется в стенку тела на границе между латеральной и вентральной лентами продольных мышц. Уже в толще стенки тела проток сначала немного отклоняется вверх в дорсальном направлении между слоями кольцевых и продольных мышц, затем снова круто поворачивает и пронизывает слой кольцевых мышц и эпидермис. На поверхности тела он оканчивается *нефропором* (рис. 25).

Из элементов центральной нервной системы на поперечных срезах можно рассмотреть *брюшную нервную цепочку* (рис. 19, 22). В зависимости от того, как прошел срез, это будут либо перерезанные поперек нервные коннективы, либо сегментарные ганглии. В области коннективов хорошо видно, что вентральный нервный ствол имеет парное происхождение. На срезе отчетливо различимы два нейропиля, образованные отростками нервных клеток.

Если срез прошел в области *сегментарного ганглия*, то гистологическая картина оказывается более сложной (рис. 22). Вокруг парного *нейропиля* располагаются многочисленные *нейроны*. Сверху медиально залегают *гигантские аксоны*, которые выглядят как светлые и почти прозрачные округлые профили (рис. 22). От боковых сторон ганглия отходят латеральные *сегментарные нервы*. Они, также как и вся остальная брюшная нервная цепочка вместе с поднервным сосудом, окружены перитонеальным эпителием.

Нервы направляются к боковым краям вентральной ленты продольных мышц, глубоко внедряются в нее и достигают слоя кольцевых мышечных волокон.

*Lumbricus terrestris* [Annelida (тип): Clitellata: Oligochaeta (кл.): Lumbricidae (сем.)]<sup>16</sup> — широко распространенная форма, хорошо знакомая большинству населения. Однако не менее обычны и многие другие представители люмбрицид. *L. terrestris* относится к числу характерных представителей почвенной фауны и играет важную роль в процессах почвообразования и поддержания стабильности почвенных экосистем. Первым, кто обратил внимание на роль дождевых червей в жизни почвы, был Ч. Дарвин, который в 1881 году публиковал книгу «Образование растительного слоя земли дождевыми червями и наблюдения над их образом жизни». Собственно, именно это исследование было и остается основой наших знаний об «образе жизни» дождевых червей.

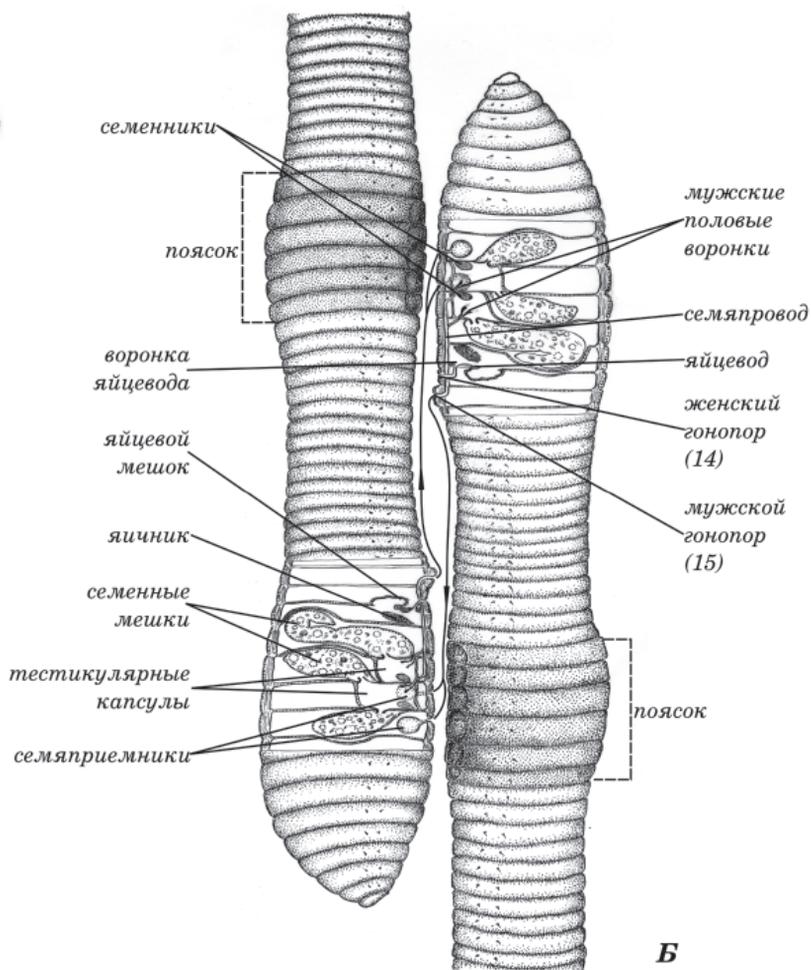
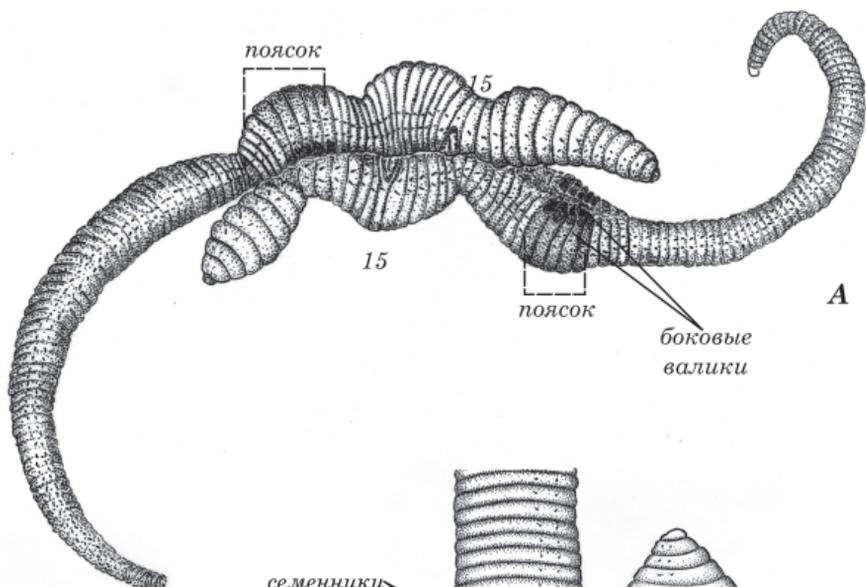
Плотность поселения червей в почве зависит от многих факторов, из которых главным представляется наличие органики как в самой почве, так и на ее поверхности. Важную роль играют кислотность и влажность грунта. Черви явно предпочитают увлажненные (но не переувлажненные) кислые почвы.

В почве черви роют ходы, длина которых может быть очень значительной. Крупные *L. terrestris* иногда погружаются на глубину в несколько метров. Прорывая ход, червь заглатывает грунт, пропускает его через кишечник и этой массой, смешиваемой со слизью, которая выделяется покровами, укрепляет стенки своих ходов. Мелкие черви держатся преимущественно в верхних слоях почвы, а их фекальные выбросы часто в большом количестве можно видеть на поверхности грунта.

Активность червей способствует постоянному разрыхлению почвы и улучшает ее аэрацию. Более того, фекальные выбросы и выделяемая покровами слизь способствуют сохранению оптимальной структуры почвы. Важно и то, что деятельность червей обеспечивает постоянное перемешивание грунта, что необходимо для интенсивного транспорта органических веществ с поверхности почвы на глубину.

Основная пища червей — перегнивающие растительные остатки, как правило, характеризующиеся довольно низкими значениями pH, т. е. высокой кислотностью. В этой связи следует коснуться дискуссии по поводу функций упоминавшихся выше известковых желез (см. с. 000). Последние открываются непосредственно в пищевод и выделяют в него углекислый кальций в виде кристаллов кальцита. Для чего это нужно, до сих пор остается загадкой. В разное время по этому поводу высказывались разные предположения. Согласно более старой версии, поступающая в просвет пищеварительного тракта известь необходима для нейтрализации «кислой» пищи, поглощаемой червем. Но кристаллы кальцита проходят через кишечник и выводятся во внешнюю среду. Они не растворяются и  $\text{Ca}^{++}$  не реабсорбируется организмом. Согласно второй, значительно более поздней гипотезе, дождевые черви таким образом удаляют избыточный  $\text{CO}_2$ , образующийся в результате дыхания. Во влажной почве, при ухудшении аэрации содержание углекислого газа может достигать таких значений, что его диффузия из организма через покровы сильно затрудняется или вообще становится невозможной. В таких случаях в крови начинает накапливаться угольная кислота ( $\text{HCO}_3^-$ ). Известковые железы берут на себя функцию своеобразных органов выделения — экскретируемый углекислый газ оказывается в составе карбоната кальция и выводится наружу. Фактически, сходную функцию приписывают известковым железам и те исследователи, которые считают, что с их помощью выводится избыток кальция, поступающего во время питания с пищей. Не исключено, что известковые железы участвуют в реализации и каких-то иных физиологических функций.

Движение дождевых червей осуществляется за счет перистальтических сокращений тела. Червь вытягивает вперед передний конец тела, который при этом заметно сужается. В плотном грунте он использует для этого уже имеющиеся трещины и лакуны, в рыхлом же он просто раздвигает частицы почвы. Достигнув максимальной длины, передний конец начинает вздуваться и закоривается в грунте. Одновременно вытянувшийся и став-



ший узким следующий за ним участок тела начинает сокращаться, подтягивается вперед и расширяется. Вдоль тела червя обычно перемещается несколько таких волн. Направление движения волны легко меняется на противоположное, что позволяет червю при малейшей опасности уползать задним концом вперед.

Перистальтический способ движения у животных, обладающих гидроскелетом, возможен только при условии, что жидкость, заполняющая полость тела может свободно перетекать из одного участка тела в другой. Наличие же полностью изолированных целомов практически исключает подобную возможность. У дождевых червей, как уже было отмечено ранее, в диссеппиментах имеются специальные поры. У некоторых видов они снабжены мышечными сфинктерами, которые позволяют животному осуществлять контролируемое перемещение жидкости вдоль тела. Кроме того, в регуляции давления полостной жидкости в целоме могут участвовать и открывающиеся на спинной поверхности дорсальные поры (см. с. 000).

Очень своеобразно протекает половое размножение дождевых червей. Ранее было сказано, что дождевые черви, как и все остальные олигохеты, обладают гермафродитной половой системой, приуроченной к небольшому числу сегментов (рис. 26). Мужская половая система *L. terrestris* представлена двумя парами семенников, располагающихся в 10-м и 11-м сегментах. Гонады залегают в нижней (вентральной) части сегмента. Эти участки целомов отделены от остального объема последних тонкими горизонтальными перегородками и получили название *тестикулярных капсул*. Специальные отверстия соединяют каждую капсулу с упоминавшимися ранее *семенными мешками* (рис. 26, Б), в которых протекают все основные этапы сперматогенеза и окончательное формирование спермиев.

В тестикулярные капсулы открываются и *мужские половые воронки*, ведущие в целомодукты — *семяпроводы*. В 12-м сегменте целомодукты на каждой стороне тела сливаются друг с другом, в результате чего образуются всего два протока, которые пронизывают два следующих сегмента (13-й и 14-й) и открываются парными мужскими *гонопорами* на вентральной поверхности 15-го сегмента (см. с. 000 и рис. 17, А).

Органы женской половой системы занимают, соответственно, 13-й и 14-й сегменты. В первом из них располагаются парные *яичники*, а задние диссеппименты образуют два небольших *яйцевых мешка*, обращенных в 14-й сегмент. *Воронки яйцеводов* открываются в целоме 13-го сегмента, а их короткие протоки заканчиваются *женскими гонопорами* на вентральной поверхности следующего, 14-го сегмента (см. с. 000 и рис. 17, А). Кроме того, как уже говорилось выше, функционально к женской половой системе относятся и две пары семяприемников, расположенных в 9-м и 10-м сегментах. Важная роль в процессе размножения принадлежит и пояску (см. с. 000 и рис. 17, А).

Такое строение половой системы предопределяет довольно сложное половое поведение дождевых червей. Выход в пресные воды и, тем более, освоение почвы как среды обитания исключают возможность сохранения в чистом виде наружного оплодотворения, как

Рис. 26. Половая система дождевого червя *Lumbricus terrestris*.

А — спаривающиеся дождевые черви; цифровой 15 помечен сегмент, несущий мужские гонопоры (рисунок с музейного препарата); Б — спаривание дождевых червей (схема — сплошными линиями со стрелками показано направление движения спермы по семенным бороздкам от мужского гонопора одной особи до семяприемников партнера). Цифрами 14 и 15 помечены сегменты, на которых располагаются женский и мужской гонопоры соответственно.

это имело место у полихетообразных предков. Понадобились специальные приспособления, которые позволяют изолировать в небольшом объеме выведенные из организма половые продукты. Достигается это следующим образом. Собственно оплодотворению яиц предшествует спаривание. Два червя располагаются строго определенным образом — на встречу друг другу и плотно соприкасаются вентральными поверхностями. При этом отверстия семяприемников одной особи оказываются в области пояска другой и наоборот. В этот период активизируется секреторная связность эпителия поясков. Выделяемая ими слизь образует слизистые муфты, которые связывают спаривающихся партнеров. Кроме того, они удерживаются вместе с помощью упоминавшихся ранее половых щетинок (см. с. 000 и рис. 17, А).

После того как объединение червей совершилось, они выделяют семенную жидкость из мужских гонопоров (15-й сегмент), которая по упоминавшимся ранее с е м е н н ы м б о р о з д к а м транспортируется назад к пояску (рис. 26, Б). Здесь она поступает в семяприемники партнера, которые совершают активные «глотательные» движения. Обменявшись спермой, черви расходятся и приступают к откладке яиц. Начинается этот процесс с того, что весь передний конец тела одевается слизистым чехлом. В области же пояска выделяется хитиноподобный материал, который и становится в дальнейшем стенкой кокона. Чуть позднее в полость этого кокона уже другие секреторные клетки пояска выделяют белковый материал — а л ь б у м и н. Когда формирование кокона завершено, червь, активно сокращаясь, медленно сдвигает его в сторону переднего конца тела. В момент прохождения кокона над женскими гонопорами (14-й сегмент) в его полость выводятся еще неоплодотворенные яйца. Сдвигаясь дальше, кокон оказывается над отверстиями семяприемников, заполненных спермой полового партнера. Семяприемники сокращаются, и семенная жидкость изливается в полость кокона, где уже находятся яйца. Вероятность оплодотворения последних в ограниченном объеме кокона очень высока. Когда кокон сбрасывается с переднего конца тела, слизистый чехол быстро разрушается, свободные концы кокона смыкаются и плотно закупориваются. При этом внутренняя среда кокона хорошо изолирована от внешней среды. Последующее развитие зародышей полностью протекает внутри кокона и энергетически обеспечивается тем питательным материалом, который был секретирован пояском. У эмбриона очень рано появляются провизорные рот и глотка, с помощью которых он заглатывает альбумин, заполняющий кокон. Завершается развитие формированием в полости кокона нескольких ювенильных особей. Покинув кокон, они сразу же начинают вести активный образ жизни.

Таким образом, формально у дождевых червей имеет место наружное оплодотворение — и сперма, и яйца выводятся из родительского организма. Да и процесс оплодотворения тоже совершается вне женской половой системы.

## **Hirudinea, или пиявки (класс)**

*Материал.* На занятиях можно использовать разные виды пиявок, но желательно, чтобы были представлены два основных морфологических типа — хоботные пиявки и челюстные или глоточные пиявки. Первые предоставляются студентам в виде тотальных препаратов, для изготовления которых лучше использовать сытых особей. Когда пищеварительная система заполнена пищевой массой, как правило, лучше видны детали ее строения. Не очень крупных пиявок *Glossiphonia complanata* фиксируют под покровным стеклом 70°-ным спиртом или жидкостью Буэна и окрашивают кармином. При изготовлении препаратов пиявок на предметное стекло следует укладывать вентральной стороной вверх. Это позволяет рассмотреть некоторые детали строения половой и нервной систем.

Для знакомства с челюстными или глоточными пиявками можно использовать разный материал. Оптимальным является знакомство с медицинской пиявкой (*Hirudo medicinalis*). Во многих районах это достаточно массовый вид — их легко добывать в природе и не очень сложно длительное время содержать в лабораторных условиях. В крупных городах их можно закупать через аптечную сеть. Если медицинская пиявка не доступна, то ее можно заменить любой крупной хищной пиявкой, например большой ложноконской (*Haemopsis sanguisuga*). Вскрытие пиявок (см. с. 000) требует времени, поэтому на занятиях его можно проводить, если это позволяет учебный график. Значительно проще заранее приготовить несколько демонстрационных препаратов. На части из них целиком сохраняют пищеварительную систему, которая, однако, практически полностью маскирует все остальные системы органов. На остальных объектах тщательно удаляют все остатки пищеварительной системы, что открывает доступ к главным лакунам (кроме спинной), брюшной нервной цепочке и органам половой и выделительной систем.

Из голодных и не очень крупных особей следует изготовить серии поперечных срезов, окрашенных по Маллори или любыми другими гистологическими красителями.

Пиявки объединяют в своем составе наиболее специализированных кольчатых червей, преимущественно приспособившихся к существованию в пресной воде и к наземным местообитаниям. В море обитает лишь небольшое количество видов.

В литературе встречаются разные трактовки состава этого таксона<sup>17</sup>. Традиционно в него включают три основные группы высокого ранга (отряды) — Acanthobdellida, или щетинконосные пиявки, Rhynchobdellida, или хоботные пиявки, и Pharyngobdellida, или глоточные пиявки. Иногда из состава последней группы выделяют челюстных пиявок — Gnathobdellida.

Для пиявок в целом характерно удивительное единообразие строения, которое в известной мере нарушается лишь у акантобделлид. Прежде всего, это постоянный сегментарный состав тела, которое всегда состоит из строго определенного и постоянного числа «сегментов». Для обозначения последних часто используют термин «сомит». Большинство исследователей насчитывает в теле настоящих пиявок 34 сомита, а вот трактуют их природу разные авторы по-разному. Многие из них считают, что первый сомит представляет собой простомииум, а оставшиеся 33 — это настоящие сегменты, т. е. истинные сериальные гомологи. Именно эту трактовку мы и будем использовать далее при описании морфологии пиявок. У щетинконосных пиявок обычно насчитывают 30 сомитов<sup>18</sup>.

У всех пиявок, кроме акантобделлид, передний конец тела, преобразуются в ротовую прироску, которая включает простомииум и несколько первых сегментов<sup>19</sup>.

Собственно со спинной стороны сегменты в этой части тела мало изменяются — присоска образуется за счет их вентральных участков. Задний конец тела у всех пиявок преобразуется в заднюю прироску, которая иногда очень четко обособлена от остального тела. Она образована 7-ю сегментами.

Внешняя сегментация у пиявок выражена плохо. Узкие кольца на поверхности тела, разделенные неглубокими бороздками, настоящим сегментам не соответствуют. Обычно на один настоящий сегмент приходится от 2 до 14 таких вторичных колец. Эти отношения варьируют как в разных участках тела

одной пиявки, так и у разных видов. Однако у особой одного вида этот признак характеризуется высокой степенью постоянства. Только у видов с хорошо выраженным рисунком ритмические повторения последнего в значительной мере отражают границы истинных сегментов. Какие-либо придатки на поверхности тела у пиявок отсутствуют. Лишь у *Acanthobdella* на переднем конце тела сегменты (со II по VI) несут по 8 щетинок, которые рассматриваются как своеобразные рудименты параподий, некогда существовавших у предковых форм. У других пиявок (некоторые рыбы пиявки, относящиеся к *Rhynchobdellida*) на поверхности туловищных сегментов могут вторично развиваться настоящие жаберы, которые к параподиям никакого отношения не имеют.

Поясок у пиявок бывает выражен только в период размножения и занимает три сегмента в области локализации половых отверстий (см. с. 000 и примечание<sup>22</sup>).

Для пиявок характерно наличие очень мощного кожно-мышечного мешка. Снаружи тело одевает, как и у других кольцецов, тонкая кутикула. Эпидермис изобилует секреторными клетками. Под эпидермисом залегает хорошо выраженный и относительно толстый периферический слой соединительной ткани, часто обозначаемый как дерма. Последняя отделяет от эпидермиса основную массу мышечных волокон, образующих несколько слоев. Непосредственно под дермой залегают кольцевые мышцы, далее под прямым углом друг к другу залегают диагональные мышцы<sup>20</sup>, а самое внутреннее положение занимают мощные пучки продольно ориентированных мышечных волокон. Туловищная мускулатура включает и многочисленные дорсо-вентральные мышцы.

Целом у пиявок выражен в разной степени. Щетинконосные пиявки (*Acanthobdellida*) еще сохраняют хорошо выраженную вторичную полость, представленную серией последовательно расположенных целомических мешков, правда, диссепименты, разделяющие отдельные целомы, никогда не бывают полными. У хоботных пиявок (*Rhynchobdellida*) в результате гипертрофированного развития целотелия сплошной целом исчезает и заменяется продольными и поперечными каналами — лакунами<sup>21</sup>. Последние пронизывают сплошную клеточную массу мезодермального происхождения, которая заполняет все пространство между продольными мышцами и стенкой пищеварительного тракта.

Главные сосуды кровеносной системы и брюшная нервная цепочка оказываются заключенными в лакуны целомического происхождения — спинной кровеносный сосуд залегает соответственно в спинной лакуне, а брюшной сосуд и брюшная нервная цепочка — в брюшной.

У глоточных (*Pharyngobdellida*) и челюстных (*Gnathobdellida*) пиявок происходит полное замещение исходной кровеносной системы, унаследованной от полихетообразных предков, сетью лакун, которая фактически превращается в целомическую распределительную систему. В связи с полным исчезновением настоящих кровеносных сосудов движение жидкости, выполняющей функции крови, осуществляется только по лакунам, имеющим целомическое происхождение. Функции пропульсаторных органов берут на себя

боковые лакуны, в стенках которых появляются специализированные мышечные волокна.

Пищеварительная система пиявок включает в себя 3 отдела. Передняя кишка начинается ротовым отверстием, расположенным на дне ротовой присоски. Оно ведет в ротовую полость (буккальный отдел). Последняя у хоботных пиявок (*Rhynchobdellida*) преобразуется в длинное хоботковое влагалище, в котором располагается модифицированная, способная выдвигаться наружу глотка, или хоботок. У *Pharyngobdellida* ротовая полость остается небольшой, а у челюстных пиявок она еще несет три «челюсти» — продольно ориентированные мускульные валики, несущие по своему свободному краю мелкие зубчики. Глотка у этих пиявок относительно короткая, имеет вид овального мускулистого тела и снабжена радиально ориентированными мощными глоточными мышцами. Выдвигаться наружу, как это происходит у хоботных пиявок, она не может. Следующий за глоткой очень короткий отдел пищеварительного тракта часто обозначается как пищевод.

За пищеводом располагается средняя кишка. Ее передний довольно длинный участок обычно называют желудком. Строение последнего заметно варьирует у разных пиявок. У форм, питающихся кровью или высасывающих свою добычу, он несет направленные назад парные слепые выпячивания, или желудочные карманы. Самые задние карманы длинные и почти доходят до конца тела. Количество карманов у представителей разных таксонов варьирует и может достигать 11 пар. У хищников же, целиком проглатывающих свою добычу, желудок, как правило, представляет собой относительно толстую прямую трубку, в лучшем случае снабженную одной парой карманов, как это имеет место, например, у большой ложноконской пиявки (*Haemopsis sanguisuga*).

Задний участок средней кишки (собственно кишка, или кишечник) у глоточных пиявок (*Pharyngobdellida*) имеет вид узкой прямой трубки, тогда как у хоботных пиявок он также несет 4 пары коротких слепых выпячиваний.

Последний отдел пищеварительного тракта — задняя кишка, или ректум представляет собой короткую узкую трубку, передний конец которой иногда бывает вздут и принимает вид ректального пузыря. Анальное отверстие расположено дорсально над задней присоской.

Выделительная система пиявок представлена модифицированными метанефридиями, расположенными попарно в туловищных сегментах. Своеобразие этих экскреторных органов пиявок заключается в том, что ресничная воронка (нефростом) непосредственно не связана с каналом метанефридия. Воронка преобразована в так называемый ресничной орган, который, по большей части, располагается внутри одной из целомических лагун. Нефростом ведет в слепо замкнутую на конце капсулу. В этом месте к стенке лагуны плотно прилегает, но не соединяется с нефростомом слепо замкнутый на конце выводной канал метанефридия. Он, как правило, образует несколько петель, по ходу которых заметно изменяется его строение. Начальные участки в виде очень тонких трубочек пронизывают отдельные клетки. Так как последние

чаще всего располагаются не в один, а в несколько рядов, то из этих «внутриклеточных» протоков формируется густая трехмерная сеть. Обычно этот наиболее массивный участок метанефридия называется железистым отделом. Тонкие каналцы, сливаясь друг с другом, дают начало общему протоку, диаметр которого постепенно увеличивается. Его дистальный конец впадает в расширенный мочевой пузырек, от которого отходит короткий выводной проток заканчивающийся нефропором. На сомитах, имеющих метанефридии, нефропоры располагаются вентро-латерально.

Нервная система пиявок, сохраняя все особенности, присущие нервной системе кольчатых червей вообще, демонстрирует тенденцию к продольной концентрации нервных узлов (сегментарных ганглиев). Собственно надглоточный ганглий, или мозг, возник в результате объединения ганглиев простомиума и I сегмента. Ганглии последующих четырех сегментов (II–V), также входящих в состав ротовой присоски (см. с. 000 и примечание <sup>19</sup>), сливаются в подглоточный ганглий. Сходным образом на заднем конце тела формируется каудальный ганглий — результат объединения ганглиев сегментов задней присоски. В связи с далеко заходящей редукцией целомов брюшная нервная цепочка оказывается целиком заключенной в брюшную лакуну.

Сложные органы чувств у пиявок отсутствуют. Многочисленные чувствительные папиллы образуют правильные поперечные ряды, приуроченные к вторичным кольцам покровов. Каждая папилла представляет собой скопление одноклеточных сенсилл и специальных поддерживающих клеток. Повидимому, эти сенсиллы преимущественно играют роль механо- и хеморецепторов. С покровами пиявок связаны и фасомы — одиночные фоторецепторные клетки. Однако у многих пиявок имеются и оcelli — простые глазки, устроенные по типу пигментных бокалов. Количество последних у разных видов варьирует от 2 до 10.

Все пиявки гермафродиты. Особенностью организации их половой системы является то, что гонады (яичники и семенники) залегают в особых «мешках», представляющих собой дериваты сегментарных целомов. Непосредственно в гонадах протекает лишь пролиферация первичных гониев, тогда как созревание половых клеток целиком осуществляется в полости «мешков», то есть в целоммах (см. рис. 26, Д).

Мужская половая система исходно представлена двумя семенниками, заключенными в два сильно вытянутых в продольном направлении семенных мешка, перекрывающих несколько туловищных сегментов. Такое строение характерно для самых древних щетинконосных пиявок (*Acanthobdellida*), однако у подавляющего большинства остальных представителей рассматриваемого таксона и семенники, и заключающие их семенные мешки в той или иной степени разделяются на отдельные фрагменты. У наиболее специализированных представителей они приобретают вид практически полностью обособленных семенных мешков, которые располагаются попарно в части туловищных сегментов. От семенных мешков берут начало тонкие и короткие протоки, часто обозначаемые

как семявыносящие каналцы. Последние впадают в два продольно ориентированных семяпровода, направляющихся к переднему концу тела. На своем дистальном конце каждый семяпровод немного утолщается и образует довольно плотный клубок. Эти образования получили название придатков семенников. Проток, выходящий из «придатка», обозначается уже как семяизвергательный канал. Правый и левый каналы сливаются друг с другом. Место их соединения окружает плотное сферическое скопление мелких железок — простата. Из нее выходит непарный проток, пронизывающий совокупительный орган — пенис. Правда, у многих пиявок (*Rhynchobdellida*) пенис отсутствует. Осеменение партнера в процессе спаривания в таких случаях происходит путем импрегнации сперматофора в его покровы.

Женская половая система представлена двумя яичниками, расположенными внутри яйцевых мешков. От них берут начало короткие яйцеводы (целомодукты), которые на некотором расстоянии сливаются друг с другом. В этот непарный проток открываются многочисленные секреторные клетки, которые в совокупности образуют так называемую «яйцеводную» железу. На своем дистальном конце этот непарный проток переходит в расширенное влагалище, которое открывается наружу женским гонопором на вентральной поверхности тела пиявки. Однако далеко не всегда дистальная часть женского гонодукта выполняет функции влагалища. У хоботных пиявок, не имеющих пениса, этот проток служит только для выведения яиц (подробнее см. с. 000).

Функционально к половой системе пиявок относится и поясok. Правда, он бывает хорошо заметен лишь в период размножения пиявок. Он короткий и занимает, по мнению большинства исследователей, лишь три сегмента. Два из них несут гонопоры, которые расположены на 10-м и 11-м сегментах (в принимаемой в настоящем издании системе отсчета сегментов см. с. 000)<sup>22</sup>.

Пиявки откладывают яйца в коконах, в которых и осуществляется развитие молоди. У наиболее специализированных представителей таксона оно протекает по типу скрытого метаморфоза (см. с. 000 и 000).

### **ПРЕПАРАТ — *Glossiphonia complanata* — внешнее и внутреннее строение (рис. 27, А, Б)**

*Методические указания.* Студентам раздают окрашенные кармином тотальные препараты. Для их изучения необходимы и бинокляры, и микроскопы. Сначала, используя разные увеличения бинокляра, зарисовывают контуры тела пиявки и ее пищеварительную систему. После этого, уже под малым увеличением микроскопа необходимо рассмотреть основные органы половой системы и брюшную нервную цепочку.

Тело *Glossiphonia complanata*, или *улитковой пиявки* листовидно уплощено. Передний конец, несущий маленькую ротовую присоску и глаза (ocelli), плавно сужается. Задняя половина тела более широкая и тупо закруглена на конце. Здесь располагается небольшая, но четко обособленная *задняя присоска*. По краям тела хорошо заметна вторичная кольчатость, однако истинные

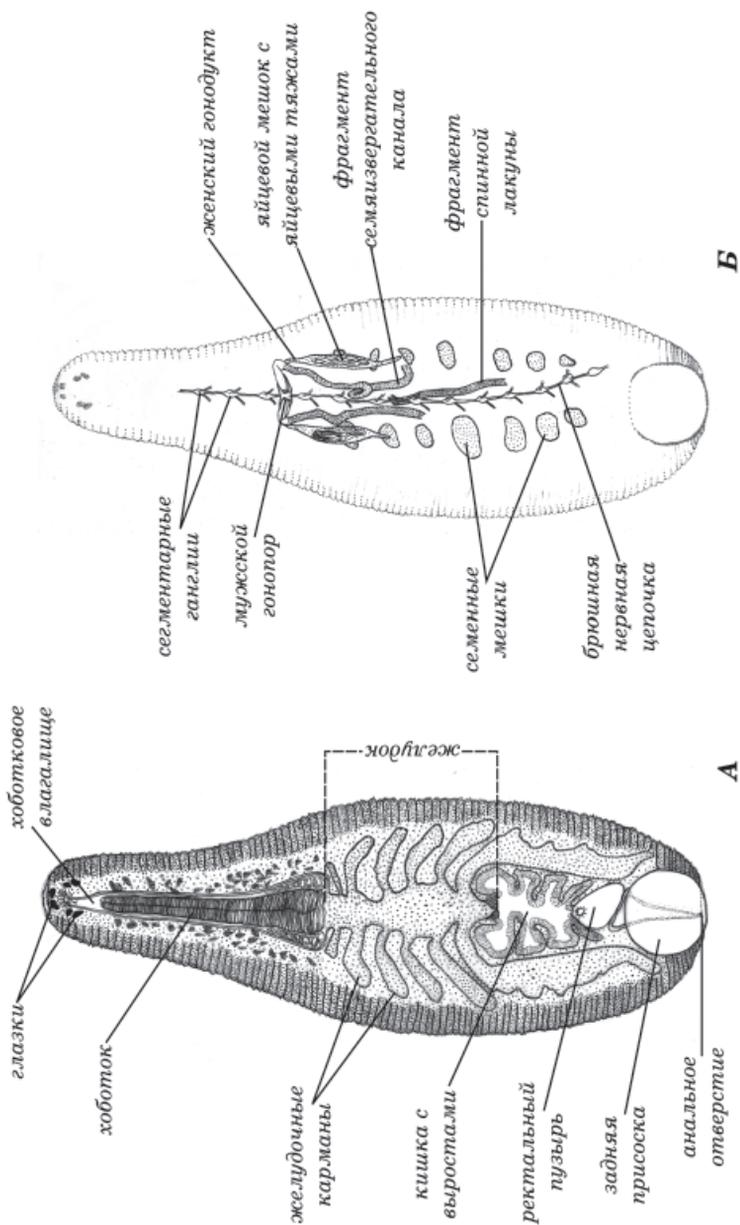


Рис. 27. Хоботная пиявка *Glossiphonia coniplanata* (ориг. рисунок С.В. Щенкова).  
 А — пищеварительная система; Б — половая и нервная системы.

границы между сегментами на тотальных препаратах идентифицировать невозможно.

Расположенная субтерминально ротовая присоска, различима только с вентральной стороны. Под микроскопом на хорошо расправленных объектах можно рассмотреть ее неправильно округлый контур. Здесь же на переднем конце тела, но уже дорсально располагаются три пары сближенных попарно простых *глазков*. Детали их строения на тотальных препаратах рассмотреть не удастся, однако пигментные бокалы видны отчетливо.

Значительную часть объема тела занимает пищеварительная система (рис. 27, А). Она начинается ротовым отверстием, расположенным на дне ротовой присоски. Это отверстие ведет в объемистое *хоботковое влагалище*, тянущееся назад примерно на 1/3 длины тела. От заднего конца влагалища берет начало направленный вперед длинный цилиндрический *хоботок* с толстыми мускулистыми стенками. В спокойном состоянии он целиком втянут внутрь влагалища. Нападая на добычу, пиявка его сильно вытягивает и через рот выдвигает далеко наружу. По своему происхождению хоботок представляет собой сильно модифицированную глотку.

Просвет хоботка открывается в объемистый отдел пищеварительного тракта, который обычно называют *желудком*. На него приходится примерно треть всей длины пищеварительной системы. От широкого центрального ствола отходят 6 пар направленных вбок и назад слепых выростов — *желудочных карманов*. Выросты передних пяти пар относительно короткие, 6-й пары, напротив, длинные и достигают уровня начала задней кишки. Если для изготовления препаратов использовали сытых пиявок, то этот отдел пищеварительного тракта бывает хорошо заметен, так как практически целиком заполнен темной пищевой массой.

Следующий отдел — относительно короткая трубка, лежащая между желудочными выростами 6-й пары. Обычно ее называют просто *кишкой* или задней кишкой. Второе название не очень корректно, ибо по происхождению это дериват энтодермальной средней кишки. У улитковой пиявки она несет 4 пары латеральных выростов. Последние иногда бывают сильно вздуты и принимают вид почти округлых пузырей, соединенных с главным стволом узкими протоками. Кишка открывается в обширный *ректальный пузырь*, имеющий неправильную округлую форму. От пузыря назад отходит короткий проток к *анальному отверстию*, которое смещено на дорсальную поверхность последнего туловищного сегмента.

Из других внутренних органов на тотальных препаратах удастся рассмотреть некоторые детали гермафродитной половой системы (рис. 27, Б). Женская половая система представлена двумя сильно вытянутыми *яйцевыми мешками*, расположенными в средней части тела вентрально, под пищеварительной системой. У молодых особей мешки заполнены многочисленными «*яйцевыми тьясами*», которые, по сути дела, и являются настоящими яичниками. Передние концы яйцевых мешков плавно сужаются и превращаются в *гонодукты*.

Правый и левый гонодуksты объединяются в короткий поперечно ориентированный проток, который медиально открывается женским половым отверстием (женским гонопором) на вентральной поверхности 11-го сегмента.

Мужская половая система включает 10 пар неправильно округлых *семенных мешков*, которые короткими и узкими протоками (семявыносящими канальцами) соединяются с продольно ориентированными семяпроводами. Мешки 1-й пары расположены на уровне начала желудка, а последней (10-й) — на уровне задних выростов кишки. Семяпроводы сначала направляются вперед, последовательно принимая в себя семявыносящие канальцы, отходящие от семенных мешков, но на уровне мешков первой пары поворачивают назад и достигают начала кишки. Здесь они образуют несколько рыхлых петель и снова поворачивают вперед. При этом диаметр каналов заметно увеличивается. Эти расширенные восходящие участки мужских половых протоков часто называют *семяизвергательными каналами*. В 10-м сегменте они поворачивают навстречу друг другу, их расширяющиеся концы сливаются и открываются наружу общим мужским половым отверстием (*мужским гонопором*) на вентральной поверхности 10-го сегмента.

На тотальных препаратах далеко не всегда удастся рассмотреть все перечисленные выше детали строения мужской половой системы улитковых пиявок. Как правило, с трудом различимы проксимальные участки семяпроводов и семявыносящие канальцы. Не очень хорошо видны и передние семенные мешки.

Как уже говорилось выше, если объекты на препаратах расположены вентральной стороной вверх, то удастся рассмотреть и значительные по протяженности участки *брюшной нервной цепочки*, по ходу которой располагаются *сегментарные ганглии*. Простомиальный, подглоточный и задний ганглии на тотальных препаратах, как правило, не видны. У сильно придавленных и хорошо просветленных объектов иногда удастся рассмотреть *фрагменты* целомических лакун, в частности *спинной лакуны*.

*Glossiphonia complanata* — улитковая пиявка [**Annelida** (тип): **Clitellata**: **Hirudinea** (кл.): **Rhynchobdellida** (п/кл): **Glossiphoniidae** (сем.)] — широко распространенный обитатель пресных водоемов. Является хищником и питается преимущественно разными улитками (прудовиками, катушками). При нападении на добычу пиявка распластывает свое листовидное тело по поверхности раковины и внедряет свой длинный хоботок в мягкие ткани жертвы. Небольшие пиявки могут целиком забираться в мантийную полость и даже в легкое хозяина. При отсутствии предпочитаемых пищевых объектов улитковые пиявки могут нападать и на других беспозвоночных животных. Это, главным образом, личинки насекомых (личинки комаров — мотыль, коретры), олигохеты, и даже другие виды пиявок (например, глоточная пиявка *Herpobdella*).

Обладая широким листовидным телом, улитковые пиявки не могут плавать. Для перемещения по субстрату они используют обе присоски, передвигаясь характерным «пиявочным» шагом напоподобие гусениц пядениц.

Как и многие другие хоботные пиявки, *Glossiphonia complanata* демонстрирует отчетливо выраженную заботу о потомстве. Достигшие половой зрелости особи спариваются. Перекрестное осеменение осуществляется с помощью сперматофоров. Сперматофор —

сдвоенный: каждая его половинка формируется в своем семяизвергательном канале. Спаривающиеся пиявки обмениваются сперматофорами — выходящий из мужского гонопора сперматофор не вводится в женское половое отверстие, а просто втыкается в кожу полового партнера. Далее освобождающиеся сперматозоиды мигрируют по соединительной ткани в яйцевые мешки, в которых и происходит оплодотворение яйцеклеток. Перед откладкой яиц, которая осуществляется через женское половое отверстие, на пояске пиявки формируется кокон, в который и поступают яйца. Пиявка прикрепляет его к субстрату, а затем расплывается над ним, полностью закрывая его своим плоским телом. Она не покидает кокон вплоть до появления молоди. Развитие яиц при благоприятных условиях продолжается около одной недели. Очень маленькие, только что покинувшие кокон пиявочки тоже не сразу расстаются с «матерью». Большую часть времени они проводят, прикрепившись к вентральной поверхности взрослой особи. В спокойном состоянии пиявка совершает ундулирующие движения, что обеспечивает вентиляцию воды вокруг молоди, но при малейшей же опасности она плотно прижимает края тела к субстрату. К самостоятельному существованию молодые пиявки переходят лишь через три недели после вылупления из яиц.

### **ПЕРПАРАТ — внешнее строение медицинской пиявки** *Hirudo medicinalis* (рис. 28, А–Г)

*Методические указания.* На занятиях можно использовать как фиксированный, так и живой материал. Работать с живыми пиявками сложнее, но при этом появляется реальная возможность продемонстрировать соотношение вторичной кольчатости и истинной сегментации в туловищном отделе — рисунок на дорсальной поверхности тела имеет строго метамерный характер, что позволяет определять настоящие границы сегментов. Фиксированные экземпляры часто практически полностью обесцвечиваются, и следы рисунка на них можно рассмотреть с большим трудом. В процессе работы можно использовать бинокляры. При наличии богатой лабораторной культуры пиявок перед началом занятия можно поместить на 20–30 минут в 10°-ный спирт. Пиявки при этом погибают в расслабленном состоянии, сохраняя все особенности внешнего строения. В качестве эффективного анестетика можно использовать и хлороформ, добавляя его небольшими порциями в сосуд с пиявками.

Тело медицинской пиявки сильно вытянуто в длину — у расслабленных пиявок оно может достигать 15–20 см (рис. 28, А). Тело заметно сплющено в дорсо-вентральном направлении, хотя оно никогда не бывает таким плоским, как у улитковых пиявок. Передний конец тела плавно закруглен, и при рассматривании со спинной стороны наличие ротовой присоски совершенно незаметно. Последняя хорошо видна лишь с вентральной стороны (рис. 28, Г). Напротив, задняя присоска хорошо обособлена.

Вся поверхность тела несет отчетливо выраженные узкие наружные кольца. Эта вторичная кольчатость накладывается на истинную сегментацию. Составить представление о положении границ между сегментами можно по расположению ритмически повторяющихся элементов рисунка и положению поперечных колец образуемых сенсорными папиллами<sup>23</sup>.

Тело начинается крошечным, лишенным придатков простомиумом, который фактически образует передний край *ротовой присоски* (рис. 28, Б). Пер-

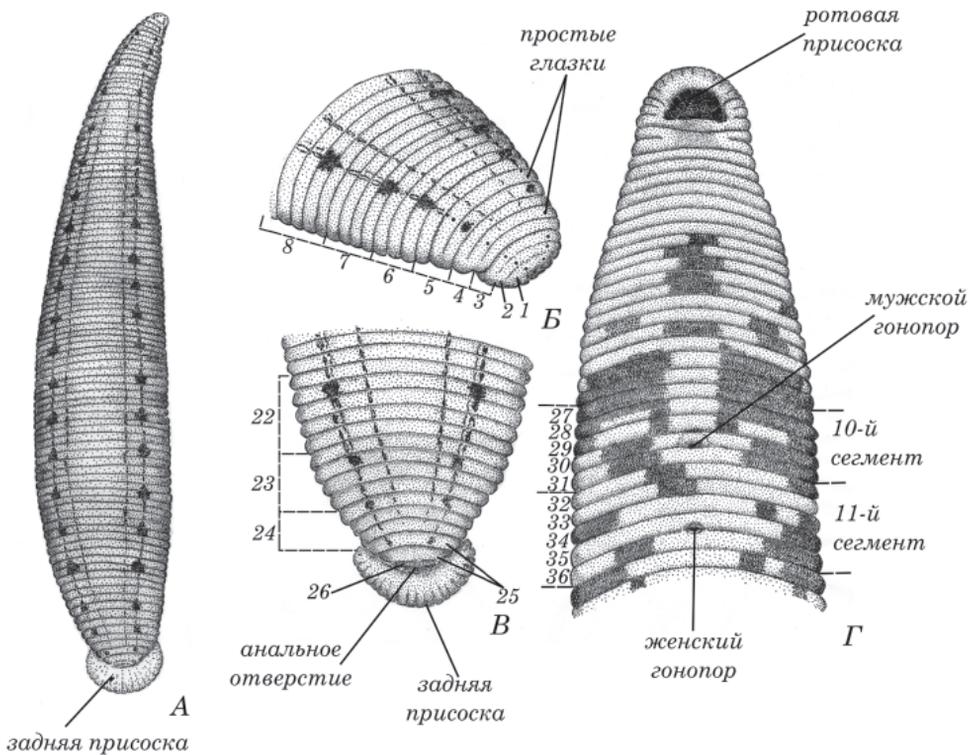


Рис. 28. Внешний вид медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*.

А — общий вид со спинной стороны; Б — передний конец тела, вид со спинной стороны (цифры 1–8 — номера сегментов); В — задний конец тела, вид со спинной стороны (цифры 22–26 — номера сегментов); Г — передняя часть тела, вид с вентральной стороны (арабские цифры 27–36 — порядковые номера колец 10 и 11-го сегментов, пунктирными линиями показаны границы этих сегментов). На позициях В и Г горизонтальными пунктирными линиями, отмечены границы сегментов, включающими то ли иное количество наружных колец.

вые сегменты тела заметно редуцированы — это проявляется в том, что в их состав входит меньшее количество вторичных колец, чем во все остальные. Каждому из двух первых сегментов (1-й и 2-й) соответствует всего по одному кольцу. Следующие два сегмента (3-й и 4-й) содержат по два кольца, 5-й и 6-й — по три. 7-й сегмент построен из четырех колец, и лишь сегменты с 8-го по 22-й включительно состоят из 5 колец каждый. В последних туловищных сегментах (рис. 28, В) также содержится уменьшенное число колец: 23-й — 4 кольца, 24-й — 3 кольца, 25-й — 2 кольца и, наконец, 26-й тоже разделен на 2 кольца, но они очень узкие, и граница между ними едва различима. Последний 26-й сегмент несет дорсально ориентированное *анальное отверстие*. У фиксированных пиявок оно имеет вид плотно замкнутой поры. Таким образом, туловище медицинской пиявки включает 102 кольца, которые распределены между 26-ю сегментами.

Обычно в составе тела пиявок выделяют несколько отделов. Сегменты, образующие переднюю присоску, составляют головной отдел. Далее следует собственно туловище, в котором выделяют преклителлярный отдел, поясок, или клителлум (см. с. 000 и Примечание <sup>22</sup>), постклителлярный и, наконец, занимающий последние 5 сегментов собственно туловища, анальный отдел.

Последние 7 сегментов (с 27-го по 33-й) в совокупности образуют хорошо обособленную *заднюю присоску*. Границы между ними практически не различимы, а вторичная кольчатость отсутствует.

На головном отделе располагаются глаза, устроенные по типу *простых глазков* (ocelli) (рис. 28, Б). Они приурочены к первым пяти сегментам — по паре на каждый сегмент. Первые три пары занимают соответственно три первых кольца и образуют относительно компактную группу. Следующая (4-я) пара отделена от первой группы одним, а 5-я пара от 4-й — двумя вторичными кольцами.

На вентральной поверхности залегают гонопоры. Они располагаются на сегментах пояскового отдела (сам поясок бывает отчетливо различим лишь в период половой активности пиявок). *Мужской гонопор* приурочен к 10-му, а *женский* к 11-му сегменту. Относятся они к последнему (5-му) вторичному кольцу каждого из этих двух сегментов. Однако на самих кольцах гонопоры располагаются относительно редко. Обычно они смещены в узкие бороздки, разделяющие соседние вторичные кольца. Мужской гонопор залегают между 30-м и 31-м вторичными кольцами, а женский, соответственно, между 35-м и 36-м. Иногда вокруг мужского гонопора формируется небольшая прямоугольная или трапециевидная площадка, почти целиком перекрывающая 30-е вторичное кольцо (рис. 28, Г). В таких случаях может создаться впечатление, что гонопор целиком переместился на это кольцо. В действительности этого не происходит — просто в области расположения мощно развитого мужского копулятивного аппарата медицинской пиявки граница между кольцами деформируется, и сама упомянутая «площадка» представляет собой небольшой вырост «полового» кольца.

Окраска и рисунок на теле медицинских пиявок очень изменчивы. Основу его составляют продольные полосы и пигментные пятна (рис. 28, А–В). На спинной стороне рисунок более или менее упорядочен и на значительной части длины туловища ритмически повторяется. Параллельно средней линии тела тянутся две узкие полосы. Заметно ближе к краям тела залегают продольные ряды относительно широких пигментных пятен, разделенных короткими продольными узкими штрихами. На переднем и заднем концах тела расстояния между пятнами (т. е. длина штрихов) составляют 1–2 вторичных кольца, тогда как в средней части туловища соседние пятна отделены друг от друга 4-мя кольцами. При сильном развитии пигментации каждое пятно может занимать не одно, а 2 и даже 3 кольца. Продольные штрихи между пятнами в таком случае оказываются совсем короткими. Это описание дает представление лишь о максимально обобщенной схеме рисунка, детали которого (и геометрия, и цветовая гамма) варьируют в очень широких пределах.

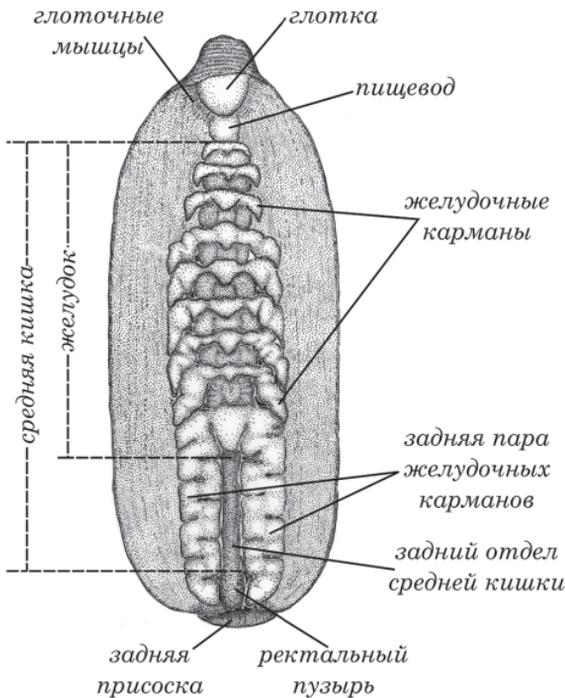
На вентральной стороне характер рисунка заметно меняется. Во-первых, почти полностью исчезают продольные узкие полосы и штрихи. Во-вторых, резко

нарушается ритмическое повторение элементов рисунка, в котором чаще всего не очень правильно чередуются темные и светлые пятна (рис. 28, Г).

### ПРЕПАРАТ — строение пищеварительной системы медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (рис. 29)

*Методические указания.* На занятиях следует использовать уже вскрытых пиявок с отпрепарированной пищеварительной системой. Сохранять такие объекты можно в виде смонтированных препаратов музейного типа, которые раздаются студентам на руки или выставляются на демонстрацию. При наличии достаточного количества хорошо отпрепарированных объектов, их можно сохранять в глицерине и на занятии раздавать студентам в чашках Петри.

У пиявок, вскрытых со спинной стороны, рассмотреть ротовую полость с тремя радиально расположенными челюстями не удастся (для этого требуется специальная препаровка). Первый отдел пищеварительной системы, который бывает отчетливо различим на таких препаратах — массивная овальная *глотка*. От нее радиально расходятся многочисленные хорошо развитые *глоточные мышцы*. Далее следует короткий *пищевод*. За ним начинается передний отдел *средней кишки*, или *желудок*. Последний представлен относительно широкой и прямой трубкой,



проходящей медиально и достигающей передней границы задней трети тела. От нее в обе стороны отходят парные слепо замкнутые выросты — *желудочные карманы*. Их размеры плавно увеличиваются по направлению к заднему концу тела: выросты самой первой пары могут быть едва выражены, тогда как последние (*задняя пара желудочных карманов*) достигают заднего конца тела. Как правило, отчетливо различимы 9–10 пар карманов<sup>24</sup>.

*Задний отдел средней кишки* у медицинской пиявки никаких выростов не несет и имеет вид ровной трубки небольшого диаметра. Граница между средней и задней кишкой практиче-

Рис. 29. Строение пищеварительной системы медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*.

ски не заметна. Задняя кишка обычно не очень сильно вздута и преобразована в небольшой *ректальный пузырь*. Анальное отверстие, как уже говорилось выше, располагается дорсально на последнем туловищном сегменте, на границе с *задней присоской*.

**ПРЕПАРАТ — строение распределительной, выделительной, половой и нервной систем медицинской пиявки**  
*Hirudo medicinalis* (рис. 30, А, Б)

*Методические указания.* На занятиях студентам раздают уже вскрытых пиявок с полностью удаленными пищеварительной системой и центральной массой паренхиматозной соединительной ткани. При этом желательно, чтобы на препаратах хотя бы частично присутствовал слой ботриоидной «ткани». Сохранять такие объекты лучше всего в виде смонтированных препаратов музейного типа, которые выдаются студентам на руки или выставляются на демонстрацию. Для более детального знакомства со строением выделительной и половой систем необходимо использовать бинокляры.

Изучая препарат, необходимо учитывать, что при его изготовлении первичный разрез проводится медиально по спинной стороне тела. В дальнейшем, по мере удаления кишечника и соединительной ткани остающийся кожно-мышечный мешок с расположенными на его внутренней «поверхности» органами основных систем разворачивается и расплывается. При этом нарушается естественное взаимное положение внутренних органов, которые теперь оказываются лежащими в одной плоскости. Так, например, пучки дорсо-вентральных мышц, исходно ориентированных вертикально, располагаются горизонтально. Сказанное в полной мере относится и к органам других систем. Крайне полезно совмещать изучение препаратов вскрытых пиявок с рассмотрением поперечных срезов (см. ниже с. 000, рис. 31). Это позволит наглядно представить себе реальную локализацию внутренних органов в теле пиявки.

Как уже говорилось выше (см. с. 000), распределительная система челюстных пиявок представлена системой лакун целомического происхождения. На описываемых препаратах обычно сохраняются лишь три главные продольные лакуны. Это, прежде всего, расположенная вдоль средней линии тела *брюшная лакуна*, внутри которой залегает брюшная нервная цепочка (подробнее см. ниже и с. 000 — Препарат «Поперечный срез...»). Брюшная лакуна почти прямая и обладает тонкими прозрачными стенками, рассмотреть которые удастся лишь с использованием бинокляра. На значительном удалении от нее симметрично по отношению к медианной линии располагаются две *боковые лакуны*. В отличие от брюшной, они имеют вид плотных, непрозрачных толстостенных трубок, образующих по всей своей длине относительно правильные небольшие изгибы. При использовании оптики на хорошо отпрепарированных объектах бывает видно, что от них в обе стороны (и к средней линии тела, и к периферии) отходят более тонкие лакуны, которые мы обозначаем как *лакуны II порядка* (рис. 30, Б). Кроме того, может возникнуть впечатление, что с боковыми лакунами тесно связаны расположенные строго метамерно *метанефридии* (рис. 30, А), что не соответствует действительности. Это характерный пример упоминавшегося выше смещения органов, которое возникает при расплыва-

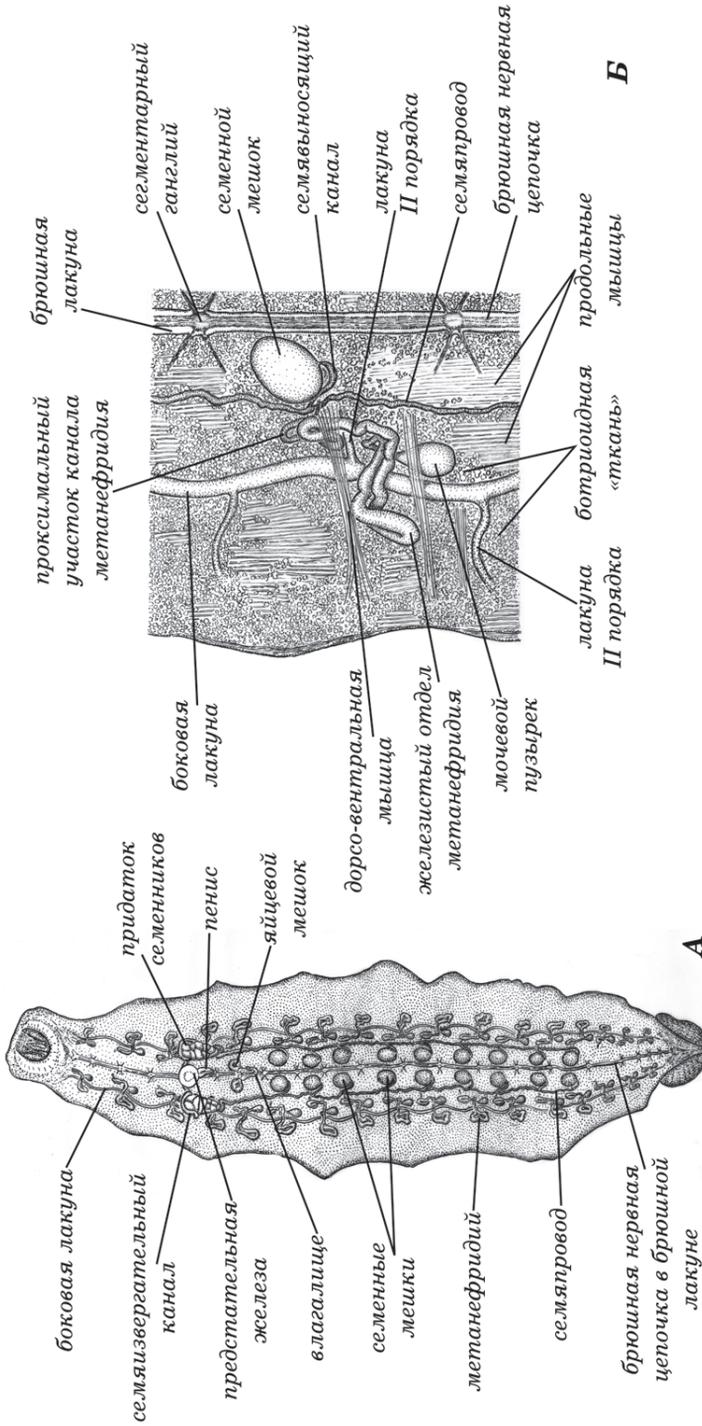


Рис. 30. Строение распределительной, выделительной, половой и нервной систем медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*.  
 А — общий вид вскрытой пиявки; Б — фрагмент при большом увеличении.

нии вскрытого червя. Лакуны II порядка, отходящие от боковых лакун «наружу», на самом деле направляются к спинной поверхности, но при этом немного отклоняются к средней линии тела, то есть, расположены косо. Лакуны, направляющиеся к середине тела, в действительности тянутся косо вниз. Что же касается толстых петель каналов метанефридия, то в естественном положении они косо поднимаются в дорсо-латеральном направлении и «нависают» над боковой лакуной (подробнее см. с. 000 — Препарат «Поперечный срез...»). При разворачивании кожно-мускульного мешка они соответственно ложатся над боковыми лакунами и оказываются прижатыми к ним.

На «внутренней поверхности» кожно-мускульного мешка, как правило, сохраняется относительно тонкий слой *ботриоидной «ткани»*, которая по своему происхождению представляет собой крайне модифицированный целоций (подробнее см. с. 000 — Препарат «Поперечный срез...»). Неправильно округлые клетки ботриоидной «ткани» содержат многочисленные пигментные гранулы, что придает всему слою золотисто-коричневатый оттенок. В тех местах, где целостность слоя нарушена, хорошо видны расположенные под ним *продольные мышцы* (рис. 30, Б).

Пиявки — гермафродиты, соответственно на вскрытых объектах можно рассмотреть и мужскую, и женскую половые системы.

Мужская половая система представлена 9 парами метамерно расположенных округло-овальных *семенных мешков*<sup>25</sup>. Последние представляют собой дериваты целомов соответствующих сегментов. В мешках заключены семенники, и протекает созревание половых клеток (подробнее см. с. 000 и рис. 31, Д — Препарат «Поперечный срез...»). От семенных мешков берут начало тонкие протоки — *семявыносящие каналы*. Последние начинаются на задней поверхности семенных мешков и, огибая их сзади, направляются латерально к двум продольно ориентированным *семяпроводам*. Каждый семяпровод имеет вид относительно тонкой неправильно изгибающейся трубки, расположенной на распластаных объектах примерно посередине между брюшной и боковой лакунами.

В области клителлярных сегментов семяпроводы заметно расширяются и образуют два массивных «клубка», петли которых очень плотно прилегают друг к другу. Эти образования получили название *придатков семенников*, правда, иногда их рассматривают как семенные пузырьки. У особей с активно функционирующей мужской половой системой самые дистальные участки протоков, расположенные уже на выходе из придатков, часто бывают заметно расширены и обозначаются как *семяизвергательные каналы*. Свободные концы последних направляются к средней линии тела и здесь сливаются друг с другом, давая начало непарному участку семяизвергательного канала. Место слияния парных протоков окружено округлой компактной массой железистых клеток, которая трактуется как *предстательная железа*. Непарный отдел семяизвергательного канала пронизывает длинный мускулистый *пенис*, который сначала направляется назад, а затем уже в виде узкой трубки поворачивает вперед и заканчивается гонопором, расположенным на 10-м сегменте.

Женская половая система расположена непосредственно за мужским совокупительным аппаратом. Она представлена двумя *яйцевыми мешками*, внутри которых и залегают яичники. От яйцевых мешков к середине тела отходят тонкие протоки, которые почти сразу же сливаются в непарный проток — яйцевод, со всех сторон окруженный плотным скоплением железистых клеток — яйцеводной железой. Далее яйцевод переходит в широкое толстостенное *влагалище*, заканчивающееся женским гонопором на 11-м сегменте тела. Влагалище не всегда удается рассмотреть, ибо оно может быть сверху прикрыто яйцеводной железой.

Выделительная система медицинской пиявки представлена 17 парами *метанефридиев*. На анатомических препаратах невозможно рассмотреть некоторые специфические детали органов выделения пиявок (подробнее см. с. 000 и рис. 31 — Препарат «Поперечный срез...»), однако выводные протоки метанефридиев и их расположение относительно других систем органов выявляются отчетливо. По ходу каждого протока можно выделить несколько участков, которые различаются своим гистологическим строением (подробнее см. с. 000 и рис. 31 — Препарат «Поперечный срез...»). Самый *проксимальный участок канала* очень тонок и не всегда сохраняется на анатомических препаратах. В тех случаях, когда это имеет место, хорошо видно, что он практически вплотную подходит к семенному мешку, расположенному в этом же сегменте (рис. 30, *Б*, см. также рис. 31, *Д*). На переднем и заднем концах тела, в сегментах, в которых семенных мешков нет, возникает впечатление, что каналы просто слепо заканчиваются в соединительной ткани (рис. 30, *А*).

Пройдя дорсально над семяпроводом, канал постепенно расширяется и образует несколько продольно ориентированных петель. Затем он поворачивает в латеральном направлении (в действительности косо вверх — см. выше) и образует еще одну самую толстую петлю, после чего поворачивает назад и вниз (вентрально). Эта нисходящая ветвь последней петли заметно истончается и приобретает вид относительно тонкого протока. На своем дистальном конце последний резко расширяется и превращается в хорошо заметный *мочевой пузырек*. От пузырька в свою очередь отходит совсем тонкий проток, который открывается наружу экскреторной порой на вентральной поверхности тела. Утолщенные продольные и поперечные петли метанефридия в совокупности часто обозначаются как *железистый отдел* (подробнее см. с. 000 и рис. 31, *А*, *Г* — Препарат «Поперечный срез...»).

Из элементов нервной системы на хорошо отпрепарированных объектах чаще всего удается рассмотреть залегающую в брюшной лакуне *брюшную нервную цепочку*. Самый передний отдел, включающий надглоточный и подглоточный ганглии, и самый задний, представленный слившимися ганглиями сегментов задней присоски, чаще всего не видны. Туловищный же отдел нервной системы представлен единым нервным стволом, возникающим в результате тесного сближения правого и левого продольных нервных стволов (подробнее см. с. 000 и рис. 31, *А*, *В* — Препарат «Поперечный срез...»), и строго метамерно

расположенными *сегментарными ганглиями*. В средней части туловища, где на один сегмент приходится 5 вторичных колец, расстояния между ганглиями заметно больше, чем на переднем и заднем концах тела, сегменты которых «укорочены» (см. с. 000).

### **ПРЕПАРАТ — поперечный срез через среднюю часть тела медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (рис. 31, А–Д)**

*Методические указания.* На занятиях студенты изучают поперечные срезы средней части туловищного отдела медицинской пиявки, сделанные в области желудка. Сначала с использованием бинокля или малого увеличения ( $10\times$ ) микроскопа зарисовывают контуры среза и расположение основных органов (мышцы кожно-мускульного мешка, желудок и его карманы, лакуны, попавшие на конкретный срез фрагменты метанефридия и т. д.). Затем уже при большом увеличении зарисовывают отдельные фрагменты среза с проработкой гистологических деталей. Элементы, редко встречающиеся на срезах (например, нефростом метанефридия в лакуне), могут быть выставлены на демонстрационных микроскопах.

Форма среза может заметно варьировать, что зависит от использованного способа фиксации исходного материала. Если пиявок перед фиксацией предварительно анестезировали, то срезы сохраняют естественную форму — их вентральный край почти ровный, тогда как дорсальный сильно выпуклый. Боковые края среза при этом заострены. При фиксации без предварительной анестезии тело пиявок сильно сокращается. Поперечные срезы, изготовленные из таких экземпляров, приобретают форму почти правильного овала или эллипсоида. В этом случае для правильной ориентировки среза (определения дорсальной и вентральной поверхностей) следует рассмотреть медиально расположенные лакуны — вентральная лакуна всегда содержит те или иные элементы брюшной нервной цепочки.

Снаружи тело пиявок покрыто очень тонкой и нежной кутикулой, которая далеко не всегда сохраняется в процессе изготовления срезов. На препаратах она имеет вид гомогенной и прозрачной пленки.

Непосредственно под кутикулой залегает выделяющий ее однослойный *эпидермис* (рис. 31, Б), в состав которого входят несколько типов клеток — пигментные и разнообразные секреторные клетки. Последние могут быть довольно крупными. В этом случае их тела сильно выдаются за пределы эпидермиса и глубоко погружены в подстилающий эпидермис слой соединительной ткани, часто обозначаемый как *дерма*. Последняя пронизана тонкими лакунами — *кожными капиллярами*.

Мышечные элементы кожно-мускульного мешка представлены несколькими слоями мышечных волокон. Непосредственно под эпидермисом в наружной зоне дермы при большом увеличении можно рассмотреть очень тонкие пучки кольцевых мышечных волокон. Заметно более мощные *кольцевые мышцы* залегают непосредственно под дермой. Далее вглубь следуют два сближенных слоя *диагональных мышц* — отростки мышечных клеток, образующих эти пучки, ориентированы не под прямым, как кольцевые мышцы, а под острым углом к продольной оси тела. На срезе диагональные мышцы выглядят как двойной пунктир.

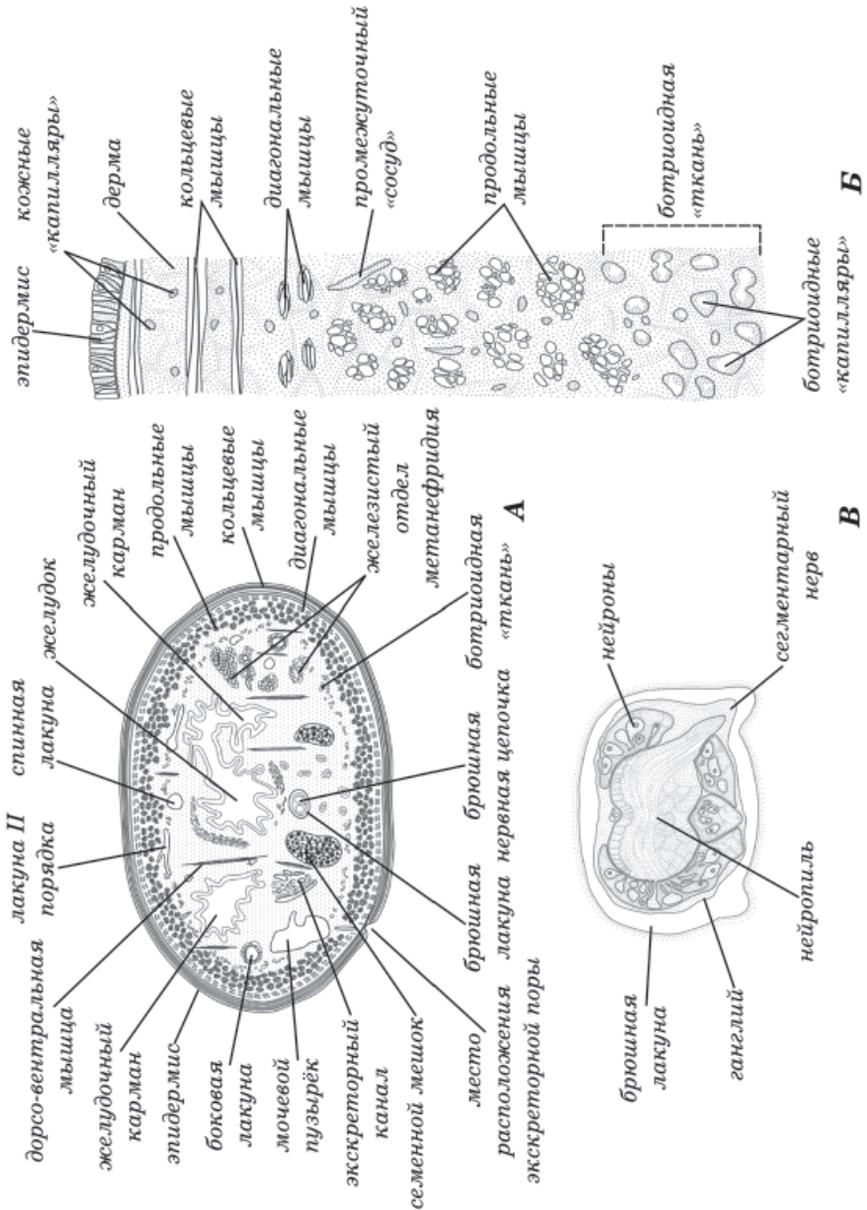


Рис. 31. Поперечный срез через туловищный отдел медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*.

А — общий вид; Б — фрагмент кожно-мышечного мешка; В — брюшная лакуна с брюшной нервной цепочкой; Г — фрагмент железистого отдела метанефридия; Д — ампула промежуточного «сосуда» (лакуны) с перерезанной фронтально ресничной воронкой нефростома и фрагмент семенного мешка.

Позиции А—Г — ориг. рисунки Д. Ю. Крупенко, выполненные в технике компьютерной графики.

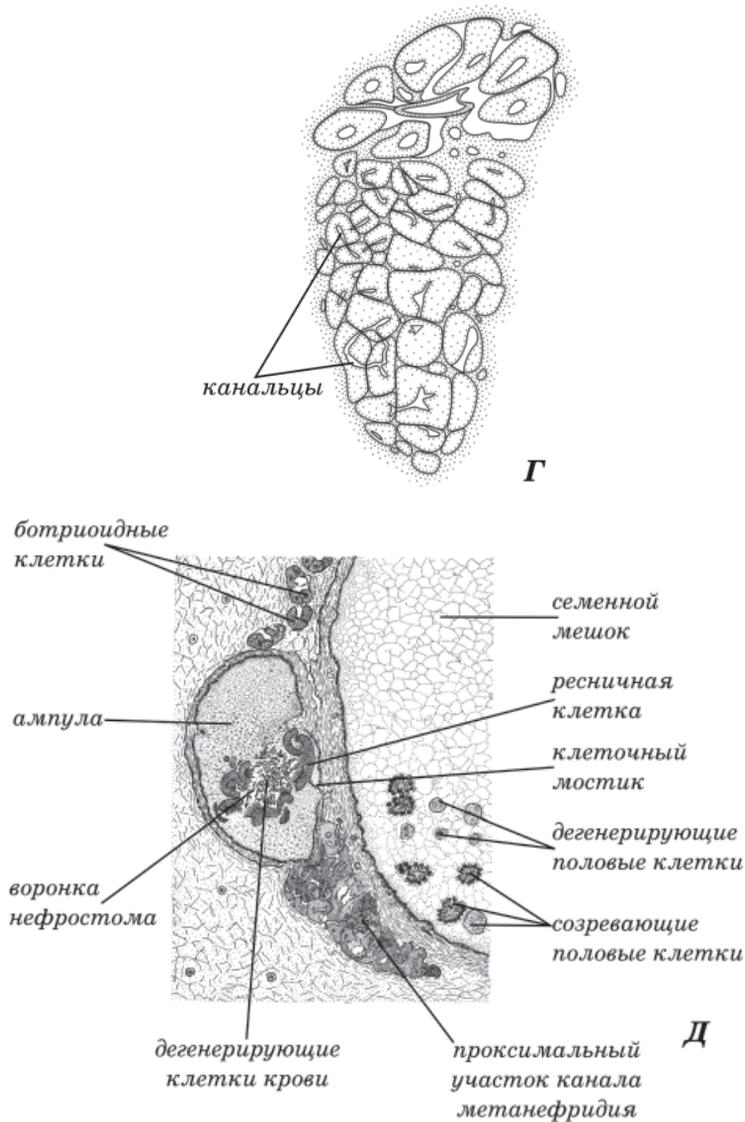


Рис. 31. Продолжение.

Наиболее развиты *продольные мышцы*, мощный слой которых занимает самое внутреннее положение. На поперечном срезе продольные мышечные волокна имеют вид светлых неправильно-округлых пузырьков. Их более плотная «стенка» образована поверхностно расположенными миофиламентами, тогда как светлая «середина» — это прозрачная, слабо окрашивающаяся гистологическими красителями саркоплазма.

Всю толщу среза от дорсальной до вентральной поверхности пронизывают мощные *дорсо-вентральные мышцы*. Как правило, на срез попадают лишь отдельные фрагменты этих пучков. Обычно они проходят между центральным стволом желудка и его карманами, а также латерально от последних, в области расположения боковых лакун. Ориентированные в том же направлении более многочисленные, но не такие мощные пучки пронизывают только кожно-мускульный мешок. Благодаря их присутствию может создаться впечатление, что сплошной слой продольных мышц образован в той или иной степени обособленными пучками мышечных волокон.

Вся центральная часть среза, в которой расположены органы основных систем, заполнена соединительной тканью. По периферии этой зоны, непосредственно под продольными мышцами залегает относительно тонкий и не очень правильный слой клеток, цитоплазма которых содержит многочисленные гранулы коричневого или бурого пигмента. Это так называемая *ботриоидная «ткань»*, по своему происхождению представляющая собой видоизмененный целомический эпителий. *Ботриоидные клетки* ограничивают многочисленные и очень узкие лакуны, часто обозначаемые как *ботриоидные «капилляры»* (= ботриоидные сосуды). Ботриоидные «капилляры» формируют достаточно густую сеть, которая входит в состав общей лакунарной системы пиявки.

Обычно выделяют 4 главные лакуны — дорсальную, вентральную и две латеральных. На срезах лакуны выглядят как тонкостенные неправильно округлые или овальные профили, заполненные гомогенным равномерно окрашивающимся содержимым. Исключение составляют лишь две *боковые лакуны*, стенки которых несут мощную мышечную обкладку. Эта особенность обусловлена тем, что именно боковые лакуны берут на себя функцию пропульсаторных органов. Залегают боковые лакуны сбоку от желудочных карманов.

Вентрально под пищеварительным трактом тянется *брюшная лакуна*. Значительную часть площади ее поперечного сечения занимает расположенная в ней *брюшная нервная цепочка* (рис. 31, В) (подробнее см. ниже, с. 000 — Препарат «Брюшная нервная цепочка ...»). *Спинная лакуна* также тянется по середине тела, непосредственно над пищеварительным трактом. В переднем и заднем участках тела она не выражена, соответственно, на срезах через эти области ее увидеть нельзя. Кроме того, практически на всех срезах в большом количестве попадают лакуны разного диаметра (*лакуны II порядка*), пронизывающие паренхиматозную соединительную ткань в разных направлениях. Они образуют очень сложную систему *промежуточных «сосудов»*, соединяющих главные продольные лакуны с системой *ботриоидных «капилляров»* и тончайших *кожных «капилляров»*, пронизывающих дерму (см. рис. 31, Б).

Элементы пищеварительной системы на срезах могут быть представлены по-разному. Это, прежде всего, зависит от того, в какой части туловища пиявки был сделан срез. Если в области желудка, то на срезе обычно видно три лежащие в

один ряд полости, ограниченные складчатыми стенками. Центральная полость, часто она уступает по диаметру остальным, — это собственно *желудок*, более крупные боковые — *желудочные карманы*. Стенки и желудка, и карманов образованы однослойным гастродермисом. Довольно часто можно видеть, что все три полости соединены друг с другом и обладают единым просветом. Это означает, что на срез попали места отхождения карманов от центрального ствола желудка.

Выделительная система на срезах обычно представлена разными фрагментами метанефридиев. Относительно редко можно увидеть заключенные в просвет лакуны, изолированные от остального нефридия ресничные *воронки нефростомов*. Искать их следует на срезах, на которые попали семенные мешки (подробнее см. ниже, с. 000). Вдоль наружного края семенного мешка проходит одна из промежуточных лакун, по ходу которой расположено небольшое расширение — *ампула*. В ней располагаются уплощенные *ресничные клетки*, образующие *воронку нефростома*. На приводимом рисунке (рис. 31, Д) изображена воронка, перерезанная почти фронтально и недалеко от свободного края. На этом уровне дистальные концы клеток сохраняют обособленность. Они образуют не очень правильный круг, просвет которого и представляет собой вход в воронку. Поверхность клеток, в том числе и обращенная в сторону просвета, несет многочисленные реснички. Клетки воронки подвешены к стенкам ампулы на тонких *клеточных мостиках*. Полость воронки заполнена часто многочисленными *дегенерирующими клетками*. Это исчерпавшие свои функциональные возможности форменные элементы, циркулирующие в кровотоке пиявок. В старых работах их обычно называли лимфоидными клетками.

*«Канал» метанефридия* подразделяется на несколько различающихся по своему строению участков. Самый *проксимальный*, который слепо заканчивается непосредственно у стенки ампулы, относительно тонок. Образующие его клетки располагаются в 1–2 ряда. В их цитоплазме видны перерезанные в разных направлениях внутриклеточные каналы. Единый общий проток в этом отделе метанефридия отсутствует.

Значительно чаще на срезах можно обнаружить участки петель, образуемых сильно утолщенным средним отделом, который в литературе часто фигурирует под названием *железистый отдел метанефридия* (рис. 31, А, Г). Эти фрагменты обычно располагаются по бокам от средней линии тела — в промежутке между желудком и боковыми лакунами. На срезах они выглядят как плотные скопления крупных, полигональных клеток. Каждая клетка пронизана узкими, ветвящимися *канальцами*, которые объединены в сложную трехмерную сеть. Общий проток в этих отделах метанефридия также еще отсутствует.

По мере продвижения к дистальному концу диаметр метанефридия заметно уменьшается. Эти фрагменты обычно смещены в вентральную часть среза. В клетках еще сохраняются узкие внутриклеточные каналы, однако наряду с ними появляются и более толстые протоки. В конце концов, все они сливаются в единый *эксcretорный канал*, дистальный конец которого преобра-

зуются в объемистый *мочевой пузырек*. На срезе мочевого пузырька чаще всего выглядит как светлая полость, ограниченная тонкой эпителиальной стенкой и имеющая неправильные, иногда угловатые контуры (рис. 31, А).

Достаточно редко на отдельных срезах удается обнаружить узкий проток, отходящий от мочевого пузырька вниз и открывающийся на вентральной поверхности узкой *эксcretорной порой* (рис. 31, А).

Половая система на срезах также представлена лишь фрагментами. Преимущественно это семенные мешки и небольшие участки протоков мужской половой системы.

Достаточно часто на срезах попадаются *семенные мешки*. Последние сильно смещены в вентральном направлении и обычно залегают между центральным каналом желудка и его боковыми карманами. Обычно они имеют неправильно-овальную или округлую форму и окружены плотной фиброзной соединительно-тканной стенкой. В зависимости от степени активности мужской половой системы пиявки, их содержимое может заметно различаться. В период высокой половой активности семенные мешки почти целиком заполнены созревающими половыми клетками (рис. 31, А), при этом легко обнаруживаются самые различные стадии сперматогенеза. Напротив, у червей, вышедших из периода генеративной активности, семенные мешки практически пустые, в них можно обнаружить лишь отдельные розетки сперматоцитов, находящихся на разных стадиях созревания и небольшое количество *дегенерирующих половых клеток* (рис. 31, Д).

Вентро-латерально по отношению к семенным мешкам тянутся семяпроводы. На срезах они выглядят как тонкостенные протоки небольшого диаметра. На срезах, сделанных в области половых сегментов, можно увидеть фрагменты придатков семенников. Обычно они имеют вид плотного скопления каналов с толстыми мускулистыми стенками. По отношению к плоскости среза они располагаются под разными углами, поэтому профили их сильно варьируют.

Мужской копулятивный аппарат и органы женской половой системы на срезах попадают очень редко.

Центральная нервная система на срезах представлена *брюшной нервной цепочкой*, заключенной в вентральную лауну. Чаще всего на срез попадают соединяющие ганглии парные продольные коннективы. Они достаточно тесно прилегают друг к другу и заключены в общую оболочку. Сегментарные *ганглии* встречаются реже (рис. 31, В). Их диаметр заметно превышает диаметр коннективов. Значительную часть объема ганглия занимает *нейропиль*, по периферии которого располагаются хорошо заметные группы крупных *нейронов*. Иногда удается увидеть отходящие от ганглия *сегментарные нервы*.

**ПРЕПАРАТ — брюшная нервная цепочка медицинской пиявки**  
***Hirudo medicinalis* (вид со стороны вентральной поверхности)**

(рис. 32, А–В)

*Методические указания.* На занятиях студентам выдают постоянные препараты из целиком отпрепарированных брюшных нервных цепочек пиявок. При изготовлении препаратов объекты можно подкрашивать квасцовым или борным кармином, но можно заключать в бальзам и без подкраски. Используя бинокляры, студенты должны зарисовать общий вид брюшной нервной цепочки, а затем под микроскопом (объектив 10<sup>x</sup> или 40<sup>x</sup>) передний и задний концы цепочки.

Центральная нервная система медицинской пиявки представлена достаточно типичной брюшной нервной цепочкой, в которой, однако, хорошо заметны признаки вторичной специализации. Прежде всего, это проявляется в объединении туловищных ганглиев переднего и заднего концов цепочки в крупные ганглиозные массы — сложные ганглии, или синганглии. Обусловлена такая локальная концентрация части сегментарных ганглиев включением соответствующих сегментов в сложные органы — присоски: ротовую, или переднюю, и заднюю (подробнее см. с. 000, 000 и 000).

Самый передний отдел брюшной нервной цепочки (рис. 32, А, Б) пиявки представлен головным, или *надглоточным ганглием*. Считается<sup>26</sup>, что последний возникает в результате слияния ганглия простомуиума и ганглия первого сильно редуцированного сегмента (который образован всего одним кольцом и несет первую пару глаз — см. с. 000). От первого сегментарного ганглия отходят хорошо заметные парные сегментарные нервы.

Короткие и массивные *окологлоточные коннективы* соединяют надглоточный ганглий с *подглоточной ганглиозной массой*, которая возникает в результате слияния ганглиев четырех следующих сегментов. При рассматривании цепочки с вентральной стороны хорошо бывают видны еще сохраняющиеся границы сегментарных ганглиев и отходящие от них корешки парных *сегментарных нервов*.

Далее следует *туловищный отдел брюшной нервной цепочки*, включающий 21 *туловищный сегментарный ганглий*. Правда, самый *первый туловищный ганглий* еще тесно приближен к подглоточной ганглиозной массе — их связывают очень короткие коннективы. Не очень велико и расстояние между ним и следующим туловищным ганглием. Зато в средней части туловищного отдела брюшной нервной цепочки расстояние между ганглиями достаточно велико и более или менее постоянно (рис. 32, А).

Ближе к заднему концу цепочки расстояния между сегментарными ганглиями снова заметно уменьшаются. Самый последний (21-й) свободный *туловищный ганглий* почти вплотную прилегает к задней ганглиозной массе — его соединяют с ней очень короткие коннективы (см. рис. 32, В). Сама *задняя ганглиозная масса* немного вытянута в длину. При рассматривании с вентральной стороны хорошо видны границы ганглиев 7 сегментов, входящих в состав задней присоски.

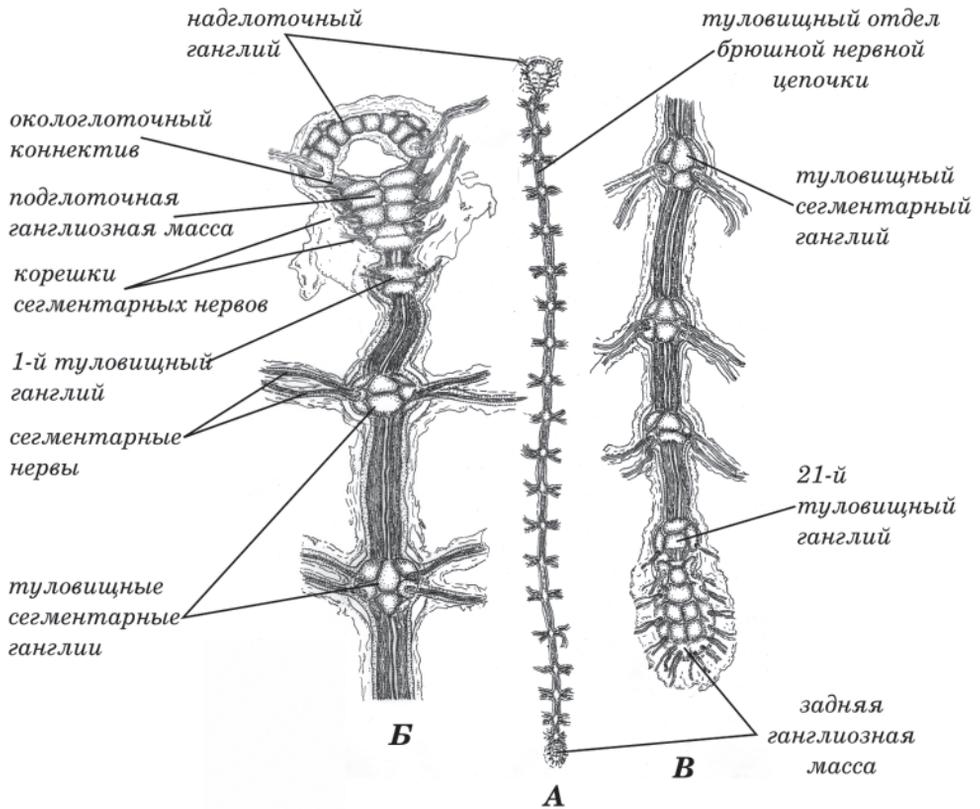


Рис. 32. Брюшная нервная цепочка медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (со стороны вентральной поверхности).

*A* — общий вид брюшной нервной цепочки; *Б* — передний конец — головной ганглий и подглоточная нервная масса; *В* — задний конец — последние свободные сегментарные ганглии и задняя ганглиозная масса, образованная ганглиями сегментов, вошедших в состав задней присоски.

Ганглии медицинской пиявки имеют характерное строение. Расположенные на их поверхности нейроны образуют постоянные группы, отчетливо отделенные друг от друга узкими пограничными промежутками (рис. 32, *Б*, *В*). В составе каждого ганглия группы эти располагаются строго симметрично. В свободных туловищных ганглиях с вентральной стороны отчетливо различимы по 6 таких групп. В отечественной литературе их иногда называют «пакетами» или даже «фолликулами». Вентрально от туловищных ганглиев отходит по 4 сегментарных нерва.

Снаружи все элементы центральной нервной системы пиявки одеты плотными оболочками, которые, как правило, хорошо сохраняются на тотальных препаратах. Кроме того, могут сохраняться и фрагменты брюшной лакуны, в которую и заключена брюшная нервная цепочка.

*Hirudo medicinalis*, или медицинская пиявка пиявка [Annelida (тип): Clitellata: Hirudinea (кл.): Arhynchobdellida (п/кл): Hirudinidae (сем.)] — один из самых известных объектов среди беспозвоночных животных. Так как издревле пиявки широко использовались в лечебных целях, то и внимание им уделялось самое пристальное. Несмотря на это обстоятельство, сведения о распространении и биологии медицинской пиявки весьма противоречивы.

В настоящее время в естественных условиях медицинская пиявка достаточно широко распространена в пресных водоемах южной части Европы, проникает в Закавказье и Северо-западный Казахстан. Есть сведения и об обнаружении этого вида в Северной Африке. Однако по мере продвижения на север популяции этого вида можно обнаружить все реже и реже. В северной Европе медицинские пиявки встречается sporadически и в очень небольших количествах. В Европейской части нашей страны граница массового распространения пиявок еще больше отклоняется к югу. Так в странах Балтии, Тверской и Московской областях она встречается крайне редко, а в Ленинградской, Архангельской и Вологодской областях, в Карелии и в республике Коми ее в настоящее время нет совсем. Не зарегистрирована она в бассейне Камы и в Башкирии. На всем протяжении Сибири и на Дальнем Востоке рассматриваемый вид, по-видимому, полностью отсутствует.

Совершенно иная картина складывается, если обратиться к источникам второй половины XIX и самого начала XX веков. В знаменитом энциклопедическом словаре Брокгауза и Ефрона (изд. 1898 г. Т. XXIII<sup>A</sup>, с. 784) указано, что «пиявка медицинская водится у нас как на С(евере), в губерниях Петербургской и Новгородской, так и на Ю(ге)...». Согласно еще более ранним сведениям, относящимся к середине XIX столетия, рассматриваемый вид обитал и в Карелии, и в Сибири, где «пиявочные месторождения» отсутствовали только в самых северных районах. Совершенно аналогичная картина складывается и при знакомстве с европейскими источниками, согласно которым медицинская пиявка была обычным видом и в Германии, и на Британских островах. Резкое снижение численности пиявок, а в некоторых регионах и полное исчезновение этого вида большинство исследователей связывало с массовым выловом пиявок в природе для использования в медицинских целях.

В настоящее время пиявки как важное и почти универсальное средство лечения многих заболеваний уже не рассматриваются, хотя полностью от гирудотерапии никто не отказывается. Правда, для лечебного использования пиявок уже не собирают в водоемах, а выращивают в промышленных условиях, получая при этом практически стерильных животных. Выяснилось, что в слюне пиявок содержится не только гирудин, препятствующий свертыванию крови, но и другие важные компоненты — в частности, сосудорасширяющие вещества и продукты, обладающие эффективными антибиотическими свойствами. Правда, антибиотики производят не сами пиявки, а постоянно живущие в них симбионты — мутуалистические бактерии.

В природных условиях пиявки чаще всего обитают в небольших слабопроточных водоемах с нейтральной или слабощелочной водой. Низкая минерализация и высокое содержание кислорода — еще два важных фактора, обеспечивающих нормальное существование пиявок. Не менее существенно влияние и биотических факторов — наличие в конкретном водоеме лягушек, частота посещения его наземными млекопитающими и отсустствие хищников, способных поедать молодь и взрослых пиявок.

Практически всю свою жизнь медицинские пиявки проводят в воде и лишь для откладки коконов активно мигрируют в прибрежный грунт. Этому предшествует спаривание, которое обычно протекает около берегов водоема, при этом может происходить осеменение только одной из двух спаривающихся особей, но может иметь место и перекрестное осеменение. Период генеративной активности пиявок может растягиваться на 1,5–2 месяца.

После спаривания пиявки еще какое-то время остаются в водоеме. Продолжительность этого периода варьирует в очень широких пределах, но обычно составляет 1,5–2 недели. По прошествии этого времени они выходят во влажный грунт прибрежной полосы и поднимаются выше линии уреза воды. Именно здесь протекают формирование и откладка коконов. Пиявки предпочитают мягкие богатые органикой или слабо глинистые грунты. Кокон овальной формы. Их толстая стенка имеет ячеистую структуру. Полость кокона заполнена белковой жидкостью (альбумином) (см. с. 000) и содержит в среднем 15–20 (очень редко до 30) яиц. За свою жизнь пиявки откладывают коконы несколько раз. Продолжительность их жизни в природе достоверно не установлена, а в лабораторных условиях они живут не менее 4–5 лет и за этот срок 3–4 раза откладывают коконы.

Продолжительность развития яиц в коконах сильно варьирует в зависимости от температуры окружающей среды. При  $T$  18–20 °С этот процесс занимает не менее 1–1,5 месяцев.

Молодые пиявки могут некоторое время оставаться в коконе, дожидаясь наступления благоприятных условий. Обычно для этого необходимы высокая влажность грунта и температура около 20 °С. Пиявочки, покидающие кокон, не превышают в длину 8 мм и называются «нитчатками». Их кишечник заполнен альбумином, за счет которого они и существуют несколько первых дней. Челюсти нитчаток настолько слабы, что активно питаться на млекопитающих в этот период они не могут и главными хозяевами-донорами в этот период для них становятся земноводные. Встречающиеся в некоторых источниках данные о том, что молодые пиявки могут переходить к хищничеству и проглатывать мелких беспозвоночных, в частности некоторых олигохет, при экспериментальной проверке не подтвердились. Правда, известны случаи, когда молодые голодные пиявки присасывались к крупным сытым особям того же вида и высасывали находившуюся в их кишечнике кровь. Но и это обстоятельство только подтверждает тот факт, что медицинские пиявки на всех этапах своего жизненного цикла остаются облигатными гематофагами.

<sup>1</sup> Так называемое «спиральное дробление», наблюдаемое у некоторых ракообразных, по мнению ряда эмбриологов, к настоящему спиральному дроблению, свойственному кольчещам, моллюскам и др., прямого отношения не имеет.

<sup>2</sup> Ранее этот вид относился к роду *Nereis*. В отечественной литературе, в том числе и учебной, он фигурирует преимущественно под названием *Nereis virens*.

<sup>3</sup> К сожалению, в настоящее время общепринятая номенклатура мышц полихет отсутствует. В разных работах достаточно произвольно используются те или иные названия. При этом в одних случаях разные мышцы могут фигурировать под сходными названиями, а в других, наоборот, явно сходные мышечные структуры обозначаются по-разному. В дальнейшем мы старались там, где это было возможно, использовать терминологический аппарат, наиболее часто встречающийся в отечественной учебной литературе, посвященной конкретным таксонам кольчатых червей.

<sup>4</sup> Термин *целом* в русскоязычной зоологической литературе часто используется в двух разных смыслах. С одной стороны, так называют замкнутые мешки, ограниченные целомическим эпителием, которые у полихет попарно располагаются в каждом сегменте. У остальных целомических животных они в той или иной мере модифицируются (см., например, с. 000) или вторично разрушаются (см. с. 000). С другой же, — им обозначают *вторичную полость тела* как таковую, независимо от того, как она организована у представителей конкретных таксонов (только что упомянутые парные сегментарные целомы полихет, «лакунарная» система высших пиявок, ринхоцель и система «лакун» немертин, перикардий и полость гонады моллюсков и т. п.).

<sup>5</sup> В учебной литературе эти мышцы традиционно назывались диагональными (см., например, Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. Типы: кольчатые черви, членистоногие. М.: Высшая школа, 1983). Под этим же названием обычно фигурируют дополнительные слои мышечных волокон кожно-мускульного мешка, которые располагаются параллельно поверхности, но не в поперечном направлении, как это свойственно кольцевым мышцам, а под косым углом к продольной оси тела. Такие диагональные мышцы часто встречаются у плоских червей (например, у марит трематод), пиявок (подробнее см. с. 000) и др. Есть диагональные мышцы подобного рода и у полихет — см. ниже, с. 000.

Еще одна неточность, встречающаяся в учебной литературе, — это указание на то, что в каждом туловищном сегменте нерисов залегает всего по одной паре широких косых мышц (см., например, рис. 31 в: Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. Типы: кольчатые черви, членистоногие. М.: Высшая школа, 1983). В действительности, каждый сегмент содержит несколько косых мышц, собранных в две группы. Одна из них приближена к переднему диссепименту, а другая — к заднему.

Косые мышцы располагаются в целом под разными углами по отношению к фронтальной плоскости — одни тянутся к боковой поверхности почти горизонтально, другие же поднимаются в верхнюю часть членика под значительным углом.

<sup>6</sup> Дискуссионен и сам вопрос о природе ларвальных сегментов. Представление о том, что ларвальные сегменты по ряду признаков существенно отличаются от последовательно образующихся в зоне роста постларвальных сегментов, лежит в основе классической теории П. П. Иванова о первичной гетерономности членистых животных. Однако использование молекулярных методов исследования для изучения становления сегментации в онтогенезе показало, что закладка и последующее формирование и ларвальных, и постларвальных сегментов контролируется одними и теми же Нох-генами. Это обстоятельство, в свою очередь, послужило основанием для отказа от идей П. П. Иванова. Вопрос этот, однако, не может считаться окончательно решенным. Исследования последних лет показали, что при формировании постларвальных сегментов механизм действия Нох-генов принципиально иной, чем при формировании ларвального отдела тела.

<sup>7</sup> В настоящее время предлагается и более сложные варианты системы таксона Polychaeta (класс). В соответствии с одним из таких вариантов многощетинковые кольцецы подразделяется на два подтаксона — Scolecida и Palpata (подклассы). Во втором из них, в свою очередь, выделяют две группы — Aciculata и Canalpalpata (надотряды). В состав Aciculata и входит таксон Phyllococida (отряд), к которому относятся нерейдиды.

<sup>8</sup> См., например, рисунок, с небольшими вариациями воспроизводимый в разных изданиях — А. Kaestner. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd 1. Wirbellose Tiere, Teil 3. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1982 S. 284. Abb 179, или Зоология беспозвоночных. Под ред.: Вестхайде, Ригер. Т. 1. М.: КМК, 2008. С. 389, илл. 521 А.

Такая же клетка под названием «мезобласт» фигурирует и в популярном учебном пособии «Большой практикум» на рис. 22, А (Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. Типы: кольчатые черви, членистоногие. М.: Высшая школа, 1983. С. 25). Однако в данном случае это ошибочная трактовка. Рассматриваемая структура хорошо видна на препарате, с которого был сделан рисунок для Большого практикума. С этого же объекта сделан уточненный рисунок и для настоящего издания. Во-первых, эта клетка **непарная**, а мезобластов должно быть два, о чем и пишут в тексте авторы «Большого практикума». Во-вторых, она расположена не сбоку от кишки, а непосредственно в просвете последней. В-третьих, она одета плотной, преломляющей свет оболочкой, между которой и поверхностью самой клетки остается узкий просвет. Таким образом, в данном случае речь, скорее всего, идет о какой-то проглоченной, но не переваренной цисте. Рас-

смотреть же мезобласты в плотном и интенсивно окрашивающемся зачатке дефинитивного тела червя практически невозможно.

<sup>9</sup> В популярном учебном пособии «Большой практикум по зоологии беспозвоночных.» (Иванов и др. 1983. Типы: кольчатые черви, членистоногие. Ч. 2. Изд. 3-е. М.: Высшая школа. С. 9 и рис. 2) указано, что непосредственно за ротовым отверстием расположен особый посторальный орган — «глоточный мешок». Он, якобы, открывается наружу щелевидным отверстием, охватывающим сзади непосредственно выступающее наружу ротовое отверстие. Именно в этом мешке, на его задней стенке и располагается так называемая «глотка» — мускулистая языковидная лопасть (подробнее см. ниже). Считается, что при фиксации, вызывающей сокращение туловищной мускулатуры, все эти структуры глубоко втягиваются внутрь и снаружи незаметны. Подобная трактовка вступает в серьезное противоречие с последующим текстом и другими иллюстрациями, приведенными в этом издании. Отверстие, которое ведет в это общее впячивание, уже не может быть настоящим р о т о м, но именно так оно обозначается на рис. 5, В (см. там же, с. 9). И полость этого впячивания, соответственно, не может рассматриваться как настоящий пищевод.

У живых червей передние отделы пищеварительного тракта и прилегающие к ним участки стенки тела действительно подвижны и сократимы. Скользя с помощью ресничного аппарата по поверхности субстрата, черви через ротовое отверстие постоянно выдвигают «глотку», или вентральный бульбус наружу. При этом позади рта действительно часто образуется поперечная и довольно глубокая складка. Это — чисто функциональное образование, которое не может рассматриваться как постоянно существующий «посторальный орган».

<sup>10</sup> При описании строения представителей разных таксонов животных название «нижняя губа» используется достаточно часто. При этом необходимо учитывать, что в большинстве случаев оно обозначает совершенно разные структуры, не имеющие ничего общего в своем происхождении и строении. У одних организмов так называется сильно разросшаяся складка покровов, ограничивающая снизу ротовое отверстие, у других же это могут быть сильно измененные сегментарные конечности (см. с. 000).

<sup>11</sup> Для обозначения отдельных тагм, обнаруживаемых у седентарных полихет с гетерономной сегментацией, обычно используют те же названия (торакс, абдомен), которыми обозначают тагмы тела членистоногих животных. Так же, как и в случае с «нижней губой», идентичность названий отражает лишь чисто внешнее сходство описываемых структур и ни в коей мере не свидетельствует об их гомологии. Тагмозис членистоногих формировался совершенно независимо от процессов, которые имели место в адаптивной эволюции полихет. Более того, даже в пределах этого таксона тагмозис возникал несколько раз совершенно независимо.

<sup>12</sup> Глоточная луковица имеется у всех олигохет и отсутствует у остальных кольчатых. Учитывая удивительное разнообразие организации олигохет и сохранение ими значительного количества архаичных признаков, некоторые исследователи рассматривают наличие глоточной луковицы как единственную аутапоморфию, свойственную представителям этого таксона. Правда, такую трактовку принимают далеко не все специалисты. Многие специально подчеркивают, что какие-либо аутапоморфии у олигохет неизвестны и рассматривают эту группировку как парафилетическую.

<sup>13</sup> И в этом случае *Aeolosomatidae* заметно выделяются на общем фоне. Во-первых, они имеют многочисленные половые сегменты, и, во-вторых, у них отсутствуют целомодукты. Роль половых протоков берут на себя метанефридии.

<sup>14</sup> У олигохет отсчет сегментов обычно ведется с учетом **перистомиума**, который, будучи сериальным гомологом остальных сегментов, фигурирует под номером I.

<sup>15</sup> В более старых отечественных учебных пособиях, например в 1-м и 2-м изданиях Большого практикума по зоологии беспозвоночных (Иванов и др.), до сих пор используемых в учебном процессе, обычно подчеркивается, что сосуды кольчатых червей, в частности олигохет, имеют эндотелиальную выстилку. Это явно ошибочное утверждение, ибо среди беспозвоночных эндотелий появляется только у наиболее специализированных моллюсков: головоногих (Coleoidea) и некоторых брюхоногих. У всех остальных сосуды залегают во внеклеточном матриксе и ограничены базальными пластинками разных эпителиев (чаще всего перитонеального эпителия).

<sup>16</sup> Систематика олигохет на уровне отрядов в настоящее время еще очень плохо разработана. Существует несколько вариантов этой системы, и каждому из них присущи свои достаточно серьезные недостатки. Поэтому мы ограничиваемся лишь указанием семейства, к которому относится изучаемый объект.

<sup>17</sup> Существуют и другие взгляды на состав и систему рассматриваемой группы. Так, некоторые исследователи выделяют особую группу Hirudinomorpha, в которую наряду с Hirudinea в качестве сестринской группы включают и таксон Branchiobdellida, обычно относимый к Oligochaeta (см. также с. 000). Hirudinea, в свою очередь, подразделяются на Acanthobdellida и Euhirudinea. К последним относятся Rhynchobdellida и Arhynchobdellida. В составе лишенных хоботка Arhynchobdellida выделяют два субтаксона Gnathobdelliformes, или челюстные пиявки, и Pharyngobdelliformes — глоточные пиявки.

В целом, известное противопоставление щетинконосных пиявок остальным представителям рассматриваемого таксона выглядит вполне оправданным, ибо акантобделлидам свойственны некоторые очень архаичные признаки, отсутствующие у остальных «настоящих» пиявок.

<sup>18</sup> В некоторых изданиях (см. например, «Зоология беспозвоночных в двух томах». Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008) указано, что количество сегментов в теле настоящих пиявок равно 32. В этом случае первый сомит рассматривается как простомииум, второй — как перистомииум. Соответственно оба они в счет туловищных сегментов не включаются. Другие исследователи (Hotz, Mann), насчитывали в теле пиявок 34 сегмента, ибо, по их мнению, все сомиты и есть настоящие сегменты, а простомииум и перистомииум либо совсем отсутствуют, либо крайне редуцированы и входят в состав первого сомита (= сегмента). Несколько особняком стоят некоторые старые работы, авторы которых (например, В. Д. Зеленский) считали, что тело настоящих пиявок содержит всего 33 сомита — простомииум и 32 сегмента.

Существуют расхождения и в трактовке состава тела акантобделлид. Либо у них насчитывают 30 сомитов (= сегментов) и при этом подчеркивают, что простомииум и перистомииум отсутствуют, либо первый сомит гомологизируют с простомииумом, но тогда в составе тела остается только 29 истинных сегментов.

<sup>19</sup> По мнению разных авторов, в состав ротовой присоски входят простомииум и от 4 до 6 настоящих сегментов.

<sup>20</sup> В данном случае использованы традиционные названия мышечных слоев. Напомним, что у полихет сходно ориентированные мышцы называются поддерживающими, а диагональными — мышечные пучки, пересекающие целомы поверх вентральных продольных мышечных лент (см. с. 000 и Примечание <sup>3</sup>).

<sup>21</sup> Общеизвестно, что так называемая лакунарная система пиявок представляет собой систему сосудов, по своему происхождению являющихся дериватами **целомы**.

<sup>22</sup> Вопрос о положении пояска на теле пиявок один из самых запутанных. Естественно, что номера соответствующих сегментов определяются «точкой отсчета», принятой в каждой конкретной работе. Однако этим расхождения не ограничиваются. Некоторые исследователи включают в состав пояска 4 сегмента. Иногда передняя и задняя границы по-

яска проводятся не по границам сегментов, а по середине последних — начинается пояска в средней части 10-го сегмента, целиком занимает 11-й и 12-й сегменты, на которых расположены соответственно мужской и женский гонопоры, и заканчивается по середине 13-го. См., например, Лукин Е. И. Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. Л.: Наука, 1976. С. 381 и рис. 207 и 209. Автор вслед за Манном ведет отсчет сегментов с первого сомита. Если первый сомит рассматривать как простомииум, то номера сегментов соответственно уменьшаются на единицу — в этом случае пояска занимает часть 9-го сегмента, целиком 10-й и 11-й и часть 12-го сегмента.

Особого упоминания заслуживают данные, приводимые в учебном пособии «Зоология беспозвоночных в двух томах» (Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. С. 417). Авторы, как уже говорилось выше, отсчет сегментов ведут с 3-го сомита (первые два — это простомииум и перистомииум). При этом, однако, в тексте указано, что пояска занимает 10–12-й сегменты, т. е. **13–16-й** сомиты. Это явная ошибка, ибо гонопоры у всех настоящих пиявок локализируются на **11** и **12-м** сомитах, и их положение никоим образом не зависит от выбранной тем или иным автором системы отсчета сегментов. Таким образом, мужской гонопор оказывается вне пояска, чего у пиявок никогда не бывает.

<sup>23</sup> Определить положение границы между двумя соседними сегментами совсем не просто. Выше уже говорилось о том, что в разных отделах тела на каждый отдельный сегмент приходится разное количество наружных колец. С этим согласны все, но вот распределение колец по сегментам, особенно в передней части тела, разные исследователи трактуют по-разному. Естественно, что от этого напрямую зависит и определение положения границ сегментов. Не менее важно и то, что в литературе сложились два разных подхода к определению передней границы туловищного сегмента. Согласно более традиционным и старым взглядам, восходящим еще к XIX веку, передняя граница сегмента маркируется положением вторичного кольца, несущего поперечный ряд наиболее крупных и многочисленных чувствительных папилл. Эта точка зрения до сих пор сохраняется в учебной литературе (см. например, Рупперт и др. Зоология беспозвоночных. Т. 2. М.: Академия, 2008. С. 385). В начале XX века был сформулирован другой подход. Каждый сегмент рассматривался как *не й р о с о м и т*, в котором положение вторичного кольца, несущего поперечный ряд самых крупных папилл, соответствует положению сегментарного ганглия, т. е. оказывается в середине сегмента, а не у его переднего края (см., например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» (Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. С. 417).

Ниже при описании морфологии медицинской пиявки мы принимаем положение о нейросомите и вариант количественной характеристики сегментов, предложенный Манном (Mann, 1954, 1962).

<sup>24</sup> В разных источниках эти цифры варьируют от 8 до 11. При этом иллюстрации и текст иногда не соответствуют друг другу. Так, в учебном пособии «Большой практикум» (Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. М.: Высшая школа, 1983. С. 113 и рис. 96, А) в описании пищеварительной системы упоминаются 11 пар желудочных карманов, а на соответствующем рисунке изображены 10. Правда, авторы оговариваются: выросты первой пары могут оставаться рудиментарными. На приводимом в «Зоологии беспозвоночных» (Рупперт и др. Т. 2. М.: Академия, 2008) рисунке (рис. 13.77 А) отчетливо различимы 11 пар карманов, а в аналогичном учебном пособии («Зоология беспозвоночных в двух томах»). Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. Илл. 561 А) изображены лишь 8 пар карманов.

Рисунок для настоящего издания сделан с музейного препарата, у которого в пищеварительную систему предварительно была инъецирована смесь красителя и желатины. На

таким объекте все внешние детали строения пищеварительной системы выявляются особенно хорошо, в том числе и 9 пар желудочных карманов (см. рис. 29).

<sup>25</sup> В учебной литературе семенные мешки очень часто обозначаются как «семенники».

<sup>26</sup> Вопрос о составе нервной системы пиявок и о количестве ганглиев, образующих разные ее отделы, не менее дискуссионен, чем вопрос о сегментарном составе тела пиявок (см. с. 000 и Примечания <sup>18, 19, 22</sup> и <sup>23</sup>. Трактровка, приводимая ниже, полностью соответствует принятой в настоящем издании трактровке сегментарного состава тела пиявок.

## ТЕМА: ЧЛЕНИСТОНОГИЕ ЖИВОТНЫЕ — *Euarthropoda* (тип)

Среди *Animalia* членистоногие занимают особое место. По числу известных видов они намного превосходят всех остальных многоклеточных животных вместе взятых. Колоссальную роль членистоногие играют и в процессах, протекающих в живой природе. Человек зачастую сталкивается с ними непосредственно, ибо круг «полезных» и «вредных» форм чрезвычайно широк. С одной стороны, это ценные промысловые виды (различные крабы, креветки и т. п.) и фактически одомашненные медоносная пчела и тутовый шелкопряд, с другой же, — серьезные вредители сельского хозяйства, докучливые кровососы — переносчики опаснейших заболеваний человека и домашних животных и просто паразиты, в том числе и крайне патогенные, использующие животных и человека как среду своего обитания.

Макросистема членистоногих в настоящее время служит предметом оживленной дискуссии. Это относится и к составу всей группы, и к проблемам филогенетических связей между главными таксонами. В соответствии с традиционными взглядами и данными современных исследований с членистоногими животными сближают еще два таксона столь же высокого ранга — *Onychophora* и *Tardigrada*. Обычно эти две группы рассматривают как сестринские по отношению ко всем остальным членистоногим животным. Последних при этом объединяют в единый таксон *Euarthropoda*, или настоящие членистоногие (собственно членистоногие). Вместе с *Onychophora* и *Tardigrada* собственно членистоногие (*Euarthropoda*) составляют обширный надтаксон *Panarthropoda*.

Традиционно в составе *Euarthropoda* выделяли 4 крупные филогенетические ветви. 1. *Trilobitomorpha* представлены исключительно ископаемыми формами. Основу этого таксона составляют многочисленные трилобиты — *Trilobita*. 2. *Chelicerata* — хелицеровые, наряду с вымершей группой эвриптерид — *Eurypterida* (гигантских щитней, или ракоскорпионов) и дожившими до наших дней четырьмя видами мечехвостов — *Xiphosura*, включают очень большую и важную в практическом отношении группу паукообразных — *Arachnida*. 3. Весьма разнообразны «ракообразные», или «*Crustacea*», однако целостность этой очень древней группы первичноногих членистоногих и ее состав в настоящее время активно обсуждаются специалистами. 4. Наконец, последнюю ветвь составляли так называемые «*Tracheata*», или «трахейнодышащие», до недавнего времени включавшие многоножек (*Myciropoda*) и шестиногих (*Hexapoda*), или «насекомых» в широком смысле этого слова.

При этом обычно трилобитов и хелицеровых объединяли в составе группы «*Amandibulata*» (бесчелюстные членистоногие), тогда как «трахейнодышащие» и «ракообразные» составляли группу «*Mandibulata*» (челюстные членистоногие). В последние два десятилетия вокруг этого варианта системы не утихают ожесточенные дискуссии, почвой для которых часто служит несоответствие между привычными устоявшимися взглядами и новейшими данными<sup>27</sup>.

Так, в настоящее время близкое родство многоножек (Myriapoda) и шестиногих (Hexapoda) уже никем не признается. Таким образом, группа Tracheata перестала существовать как самостоятельный таксон. В то же время стало очевидным тесное родство ракообразных и насекомых, что позволило обосновать новый таксон Pancrustacea, или Tetraconata (подробнее см. с. 000, 000). Другие исследователи предложили выделить еще один таксон высокого ранга — Myriochelata, или Paradoxopoda, в составе которого объединялись такие далекие группы, как хелицеровые и многоножки (подробнее см. с. 000, 000). Так как все эти филогении создавались преимущественно на основе молекулярных данных, то из них в большинстве случаев практически полностью выпадали разнообразные ископаемые формы, в том числе и трилобиты.

Совершенствование методического аппарата молекулярных исследований, появление нового массива нейроморфологических данных, несомненные успехи современной палеонтологии — все это вместе взятое заставило вернуться к некоторым положениям, которые еще недавно подвергались сомнениям или даже отвергались. Так, в полном объеме был восстановлен таксон Mandibulata, хотя филогенетические отношения между составляющими его группами пришлось коренным образом пересмотреть (подробнее см. с. 000, 000). Далеко не столь однозначно решается вопрос и о связях хелицеровых, трилобитов и ряда вымерших еще в палеозое ископаемых форм (см. с. 000). Некоторые исследователи и ныне объединяют трилобитов и их ближайших родственников (Nectaspiida) вместе с хелицеровыми (Chelicerata) и морскими пауками (Pincogonida) в одну кладу. Для обозначения этого таксона сейчас используется название Arachnomorpha (Størmer), или Arachnata (Lauterbach). Однако существует и другая точка зрения, согласно которой трилобиты ближе к «ракообразным» (см. с. 000).

При всем своем удивительном разнообразии членистоногие характеризуются рядом общих четко выраженных признаков.

1. В целом для членистоногих животных характерна отчетливо выраженная метамерия, т. е. они обладают членистым телом, состоящим из «а к р о н а» (подробнее см. Примечание <sup>39</sup> и с. 000, 000), того или иного количества с е г м е н т о в (сериальных гомологов, см. с. 000) и т е л ь с о н а. Традиционно «акрон» и тельсон как сериальные гомологи не рассматриваются. Под влиянием конкретных условий существования (например, в результате перехода к паразитизму) внешние проявления метамерии могут вторично исчезать.

2. Членистоногим всегда присуща г е т е р о н о м н а я м е т а м е р и я, т. е. их тело образовано сегментами, различающимися по своему строению и выполняемым функциям. Группы морфологически и функционально сходных сегментов объединяются в крупные отделы тела, или т а г м ы. Во многих случаях удастся выделить три основных отдела тела — трофико-сенсорный, или г о л о в у (с е r h a l o n), локомоторный, или г р у д ь (t h o g a x) и трофико-генеративный, или б р ю ш к о (a b d o m e n).

У более древних форм т а г м о з и с (эти термином обозначают сам феномен разделения туловища на тагмы) затрагивает лишь передний конец тела — у них в

той или иной мере обособлена только голова, тогда как остальное туловище построено еще из гомономных сегментов (многие ископаемые формы, в том числе и некоторые трилобиты, *Remipedia* из ракообразных, ряд многоножек). Остальные тагмы в процессе эволюции, по-видимому, формировались много позднее. Этот феномен — раннее обособление головы у членистоногих — часто обозначается как процесс *цефализации*<sup>28</sup>. Считается, что именно цефализация и последующий тагмозис во многом обусловили колоссальный эволюционный успех членистоногих животных.

В последующей эволюции метамерии *Arthropoda* можно выделить три основные тенденции: 1 — сокращение количества сегментов, из которых строится тело животного, 2 — стабилизация количества сегментов и, наконец, 3 — усиление консолидации метамерного тела в результате слияния сегментов в пределах отдельных тагм, а зачастую и слияния самих тагм в отделы более высокого порядка (синцефалон, цефалоторакс, или головогрудь). Замыкает это направление преобразований метамерного тела членистоногих появление форм, у которых исчезают границы не только между сегментами, но и между тагмами (паразитиформные клещи — см. с. 000).

3. Членистоногие, за редкими исключениями, обладают сегментарными парными придатками — *конечностями*. Последние представляют собой расположенные на боковых участках сегментов подвижные выросты, способные изменять свое положение относительно поверхности соответствующего сегмента. Наиболее распространенный вариант конструкции конечности современных членистоногих — многоколенный рычаг, образованный подвижно соединенными члениками — *подомерами*. Наличие нескольких степеней свободы позволяет таким конечностям совершать сложные и точные движения. У некоторых современных форм (ряд «ракообразных») конечности вторично приобретают листовидное строение (см. ниже, с. 000, 000).

Конечности большинства современных *Arthropoda* представляют собой один ряд последовательно сочлененных подомеров. Это — *одноветвистые конечности*. Наряду с этим многие представители рассматриваемого таксона (например, «ракообразные») обладают *двуветвистыми конечностями*. Наиболее полная схема строения такой конечности включает в себя основание, состоящее из двух члеников — *коксоподита* (коксы) и *базиподита* (базиса), и двух ветвей, расположенных на базиподите, — *эндоподита* и *экзоподита*. *Эндоподит*, или *внутренняя ветвь* занимает медиальное положение, т. е. обращен в сторону мидсагиттальной плоскости. *Экзоподит*, или *наружная ветвь* занимает латеральное положение и, соответственно, смотрит наружу. На внутреннем, т. е. медиальном крае члеников основания (коксо- и базиподите) часто развиваются дополнительные выросты, называемые *эндитами*. Выросты, расположенные на наружном (латеральном) крае называются *экзитами* (подробнее о строении конечностей представителей разных таксонов *Arthropoda* см. соответствующие разделы, с. 000, 000, 000, 000). Экзиты очень часто становятся органами водного

дыхания — жабрами (см. ниже). В этом случае их обычно называют эпиподитами.

Исходно все сегменты тела несли конечности, однако, в процессе последующей эволюции часть сегментов конечности утратила. Прежде всего, это относится к сегментам, образующим брюшко.

У многих древних ископаемых форм конечности всех сегментов тела не отличались или почти не отличались друг от друга (с. 000). У всех современных Arthropoda конечности отчетливо дифференцируются по длине тела. У представителей каждого крупного таксона членистоногих морфологической и функциональной дифференцировке конечностей присущи свои специфические особенности. В целом можно выделить несколько основных морфофункциональных групп сегментарных придатков. Обычно на самом переднем конце тела конечности превращаются в специализированные «усиковидные» органы чувств. У «ракообразных» это чаще всего антенны I (A I) и антенны II (A II). Шестиногие сохранили только A I, или сяжки. У многих хелицеровых в этой роли обычно выступают педипальпы. Рядом с ротовым отверстием группируются «ротовые» конечности, принимающие то или иное участие в захвате и первичной обработке пищи, — мандибулы (Md — верхние челюсти), максиллы I и максиллы II (Mx I и Mx II — 1-я и 2-я пары нижних челюстей). Вместе с некоторыми структурами, происхождение которых не всегда понятно — лабрум (верхней губой) (с. 000, 000, 000), гипофаринксом (с. 000), парагнатами (с. 000) они в совокупности образуют сложно устроенный ротовой аппарат (например, см. с. 000). Перечисленные выше придатки присущи формам, объединяемым в таксон Mandibulata (многоножки, «ракообразные» и Hexapoda, с. 000). У Chelicerata в процессе питания активно участвуют хелицеры, а иногда и упомянутые ранее педипальпы.

Конечности грудных сегментов, как правило, сохраняют локомоторную функцию. Их часто называют ходными или ходильными ножками. Конечности брюшка, если они сохраняются, в результате глубокой специализации могут превращаться в органы водного (жабры) или воздушного дыхания (легкие), половые придатки (гонаподии) или выполнять какие-то иные функции (например, паутинные бородавки пауков).

4. Тело членистоногих одето кутикулой. Последняя содержит азотосодержащий полисахарид — хитин и белки. Во многих случаях кутикула становится твердой и жесткой благодаря тому, что в ней откладываются минеральные соли (преимущественно  $Ca^{++}$ ) (процесс минерализации) и задубленные белки (процесс склеротизации). Кутикула выделяется подстилающим ее покровным эпителием, который в этом случае называется гиподермой.

Наряду с барьерной (защитной) функцией кутикула приобретает опорную функцию — она становится настоящим экзоскелетом, т. е. наружным скелетом, к которому прикрепляются мышцы и которому передаются развиваемые ими усилия.

Сохранение телом членистоногих гибкости обусловлено неполной склеротизацией кутикулы — в области межсегментных границ, в местах приращения конечностей к телу и между члениками самих конечностей обычно сохраняются узкие зоны гибкой кутикулы. Сплошное кутикулярное кольцо, одевающее отдельный сегмент также расчленено на несколько элементов, различающихся по степени склеротизации. Обычно со спинной стороны каждый сегмент прикрыт более или менее жесткой пластинкой — *тергитом*. Сходная пластинка на брюшной поверхности, расположенная между основаниями конечностей, называется *стернитом*. На боковых участках сегмента, от которых и берут начало конечности, степень склеротизации покровов варьирует в очень широких пределах. Они могут иметь вид гибкой сочленованной мембраны и в этом случае обозначаются как *плевральная область*. Иногда здесь располагается несколько относительно мелких дополнительных склеритов, группирующихся вокруг основания конечности. И, наконец, почти вся площадь этих участков может быть занята одним крупным склеритом, который в этом случае называется *плевритом*.

От наружного скелета внутрь тела глубоко вдаются жесткие кутикулярные выросты — *аподемы*. К ним также прикрепляются мышцы.

5. Мышечная система членистоногих за редкими исключениями представлена специализированными мышцами, которые часто образуют хорошо обособленные функциональные группы — мышцы ротового аппарата и передних отделов пищеварительного тракта, мышцы локомоторных конечностей, крыловой мотор насекомых и т. п.). В составе мышечной системы членистоногих доминируют попеременно-исчерченные мышцы.

6. Полость тела членистоногих, как правило, хорошо выражена. По своему происхождению она традиционно трактуется как *миксоцель*, или *смешанная полость тела*<sup>29</sup>. В функциональном плане она (или ее дериваты — сосуды, лакуны, синусы) преимущественно должны рассматриваться как транспортно-распределительная система, т. е. *гемоцель* (подробнее см. пункт 8).

7. Пищеварительная система сквозная и включает три отдела — переднюю, среднюю и заднюю кишки. Исключение составляют лишь некоторые паразитические формы, у которых пищеварительная система частично или целиком вторично редуцируется. Положение ротового отверстия варьирует от терминального на переднем конце до субвентрального, и при этом оно может быть сильно сдвинуто назад (трилобиты, мечехвосты, ракообразные). Анальное отверстие располагается на тельсоне. У представителей разных таксонов детали дифференцировки разных отделов пищеварительного тракта заметно различаются, что во многом определяется характером поглощаемой пищи и специфическими особенностями ее переваривания и усвоения. У большинства членистоногих с пищеварительной системой теснейшим образом связан набор специализированных конечностей, которые наряду с некоторыми другими структурами (см. выше) образуют упоминавшийся ранее ротовой аппарат, используемый для сбора пищи, а часто и для ее предварительной обработки.

8. Распределительная функция у членистоногих реализуется «кровеносной системой» незамкнутого, или открытого типа. Все ее отделы являются дериватами гемоцеля. В составе «кровеносной системы» обычно выделяют три основных типа структур. Сосуды — трубчатые образования, ограниченные хорошо выраженными стенками (*но не эндотелием!*). Они могут быть разного диаметра (аорта, артерии и т. д.), формировать сеть той или иной густоты, но, в конечном счете, всегда открываются в более широкие и лишённые оформленных стенок участки гемоцеля. С сосудистым отделом кровеносной системы обычно связан пропульсаторный орган (сердце), обеспечивающий движение жидкости по гемоцелю. Он может быть разной формы (компактным — мешковидным или вытянутым в длину — трубчатым), но благодаря наличию специализированных мышц всегда способен либо к сокращениям по типу систола—диастола, либо к плавной перистальтике.

Относительно узкие и не имеющие собственных стенок промежутки между органами обычно называются лакунами. Их протяженность и небольшое поперечное сечение позволяет им поддерживать канализированный ток жидкости в гемоцеле.

Значительные по объему участки гемоцеля обозначаются как синусы. Последние представляют собой определенные участки полости тела, в которых располагаются те или иные внутренние органы. Висцеральный синус окружает пищеварительный тракт, кардиальный — пропульсаторный орган (сердце) и т. д. Хотя синусы никогда не бывают полностью изолированы друг от друга, границы между ними в виде тонких мезентериев, имеющих вид перфорированных «пленок», часто хорошо выражены (подробнее см. с. 000 и рис. 112).

Функцию крови у членистоногих берет на себя полостная жидкость — гемолимфа.

9. Строение органов дыхания Arthropoda определяются средой их обитания. У водных форм это жабры, у наземных — органы воздушного дыхания: легкие или трахеи (подробнее см. с. 000, 000, 000, 000).

10. Органы выделения членистоногих представлены структурами двух типов. У первично водных форм («ракообразные», мечехвосты) это видоизмененные парные целомодукты, сохраняющиеся лишь в некоторых сегментах тела (см. с. 000, 000). У представителей таксонов, освоивших наземный образ жизни (паукообразные, многоножки, шестиногие), целомодукты, если и сохраняются, то приобретают иные функции, а главными органами выделения становятся мальпигиевы сосуды (см. с. 000, 000). К последним нередко добавляются структуры, функционирующие как почки накопления (например, жировое тело) (см. с. 000).

11. Исходно центральная нервная система (ЦНС) Arthropoda включает мозг, занимающий супраэзофагальное положение (по традиционной терминологии, надглоточный ганглий), и два залегающих вентрально нервных ствола, достигающих заднего конца тела. Мозг у всех членистоногих

включает три отдела — прото-, дейто- и тритоцеребрум, имеющие разное происхождение и последующую судьбу (см. также с. 000, 000). Вентральные продольные стволы в каждом сегменте несут по небольшому скоплению нейронов — сегментарные ганглии, которые соединены друг с другом поперечной комиссурой. Этот, наиболее архаичный тип нервной системы, сохраняющийся у членистоногих (некоторые «ракообразные»), получил название брюшной нервной лестницы. У представителей всех современных таксонов отчетливо выражена тенденция к концентрации нервных элементов как в поперечном, так и в продольном направлениях. Исходно парные вентральные стволы сближаются друг с другом вдоль средней линии тела, так что поперечные комиссуры сильно укорачиваются, а два сегментарных ганглия фактически объединяются в единый нервный узел. Правда, на этом этапе продольные коннективы еще остаются свободными и между ними сохраняются просветы («окна»). Этот тип ЦНС называется брюшной нервной цепочкой. В дальнейшем объединяются и коннективы, так что внешне весь нервный ствол становится непарным. Лишь соединяющие мозг с туловищным нервным стволом окологлоточные коннективы сохраняют парность всегда.

Концентрация нервных элементов в продольном направлении у представителей разных таксонов осуществляется более разнообразно. Чаще всего результатом процесса цефализации становится объединение ганглиев сегментов ротовых конечностей в крупный субэзофагальный ганглий (подглоточный, по традиционной терминологии), который также включается в состав мозга.

Ганглии торакальных и абдоминальных сегментов тоже могут объединяться в крупные ганглиозные массы. Максимальная концентрация нервных элементов достигается в тех случаях, когда все туловищные ганглии смещаются вперед и объединяются с мозгом в единую нервную массу, располагающуюся вокруг пищевода.

12. Сенсорный аппарат членистоногих сложно дифференцирован. В его состав входят механо-, хемо-, фоторецепторы и некоторые другие. Это позволяет организму получать самую разнообразную информацию.

Собственно рецепторные структуры представлены как одиночными относительно простыми сенсиллами, так и сложно устроенными органами.

Первые часто имеют вид разнообразных волосков и подвижно сочлененных с поверхностью тела щетинок. Правда, в состав таких структур обычно входит не одна, а несколько клеток, в том числе и чувствительных. Так что и эти образования, несмотря на внешнюю простоту, представляют собой настоящие многоклеточные органы. Сенсиллы разных типов чаще всего обеспечивают восприятие механических и химических сигналов.

Вторые (гребневидные органы скорпионов — с. 000, маллеоли сольпуг — с. 000, фасетированные глаза (с. 000, 000), тимпанальные органы слуха *Hexapoda* — с. 000 и др.) — чаще всего представляют собой локальные скопления большого количества сенсилл одного типа (омматидии в составе фасетированных

глаз — с. 000, 000), колышковидные сенсиллы гребневидных органов скорпионов — с. 000 и т. п.).

13. Членистоногие преимущественно раздельнополы, хотя среди них есть и гермафродитные формы. Достаточно широко в разных группах распространен и партеногенез. Заметно реже встречается полиэмбриония (бесполое размножение на стадии оплодотворенного яйца или самых ранних стадиях эмбрионального развития).

Строение половой системы весьма разнообразно. Гонады парные, реже одиночные, залегают в брюшке. Считается, что по своему происхождению это дериваты целома. Половые протоки (целомодукты, или гонодукты — яйцеводы и семяпроводы) могут представлять собой простые трубки мезодермального происхождения. Они заканчиваются столь же просто устроенными парными гонопорами, расположенными у основания той или иной пары туловищных конечностей. Однако у многих форм строение протоков заметно усложняется — по своей длине они дифференцируются на несколько функционально различающихся отделов, а их дистальные участки формируются за счет эктодермы. Наружные половые придатки самцов пениального типа. Часто они представляют собой видоизмененные и сильно специализированные конечности — гоноподии, которые топографически не всегда непосредственно связаны с гонопорами. У самок наружные придатки половой системы также могут быть представлены видоизмененными конечностями, которые превращаются в яйцеклады.

Для членистоногих в целом характерно наружно-внутреннее или внутреннее оплодотворение. В первом случае обычно формируются сперматофоры. Формы полового поведения членистоногих чрезвычайно разнообразны и зачастую очень сложны. При сперматофорном типе оплодотворения набор поведенческих реакций приступающих к размножению организмов обычно направлен на то, чтобы обеспечить максимально высокую вероятность передачи сперматофора от самца к самке, и иногда включают настоящее спаривание. При настоящем внутреннем оплодотворении акт спаривания (копуляции) становится обязательным. Ему, как и при передаче сперматофора, обычно предшествует сложная цепочка подготовительных поведенческих актов.

Очень многие Arthropoda демонстрируют выраженную в той или иной степени заботу о потомстве. Это может быть и охрана кладки, и вынашивание яиц и молоди в специальных выводковых камерах или сумках. Особенно сложные формы забота о потомстве принимает у общественных насекомых.

14. Эмбриональное и постэмбриональное развитие членистоногих протекает весьма разнообразно. Как правило, яйца богаты желтком, поэтому в большинстве случаев имеет место меробластическое (поверхностное) дробление. У ракообразных и некоторых хелицероных дробление голобластическое, т. е. полное. Последующее развитие многих Arthropoda включает той или иной сложности метаморфоз. Однако не менее часто имеет место и прямое развитие.

У членистоногих можно выделить два основных типа метаморфоза. Более архаичным вариантом, по-видимому, должно считаться развитие с анамор-

ф о з о м. В этом случае из яйца выходит личинка с неполным набором сегментов и, соответственно, конечностей. В дальнейшем в зоне роста, расположенной между последним сегментом и тельсоном, последовательно закладываются недостающие сегменты, на которых со временем формируются присущие им конечности. Этот процесс, как правило, сопровождается не только изменением размеров и формы развивающегося организма, но и серьезной перестройкой его биологии и поведения (например, переходом от планктонного образа жизни к обитанию в бентосе).

В тех случаях, когда развитие осуществляется без анаморфоза, из яйца выходит организм с полным набором сегментов и присущих им конечностей (последних иногда бывает даже больше, чем у взрослого животного — см. с. 000). Однако по всем своим морфологическим и биологическим характеристикам он никоим образом не похож на взрослое животное — по сути дела, этот ювенильный организм занимает иную экологическую субнишу, нежели взрослое животное. Переход от одной стадии к другой неизбежно в подобных случаях сопровождается серьезной морфологической и биологической перестройками. Именно это обстоятельство и заставляет рассматривать такой тип развития как настоящий метаморфоз<sup>30</sup>. Более подробный анализ разных вариантов постэмбрионального развития членистоногих будет приведен в соответствующих разделах настоящего пособия (с. 000, 000, 000, 000, 000).

Любая форма постэмбрионального развития членистоногих животных (и прямое, и с метаморфозом) сопровождается ростом, в процессе которого размеры организма и его масса могут многократно увеличиваться. Так как наличие достаточно прочного экзоскелета практически исключает возможность постоянного роста, последний осуществляется периодически, во время линьки. Линька (экдизис) представляет собой сложный, находящийся под гормональным контролем процесс, включающий несколько этапов. На первом — происходит всего лишь отслаивание старой кутикулы, которая получает название экзувия. Под защитой последнего у развивающегося организма в результате секреторной активности гиподермы формируется новая, пока еще мягкая кутикула, не препятствующая последующему быстрому увеличению размеров тела, которое осуществляется после сбрасывания экзувия.

## «ARACHNOMORPHA»

Как уже было сказано ранее, в состав группы Arachnomorpha традиционно включали трилобитов с их ближайшими родственниками и хелицервых. Более того, долгое время считалось, что трилобиты были непосредственными эволюционными предшественниками хелицервых. По мнению многих исследователей, самых древних первичноводных хелицеровых — мечехвостов (Xiphosura) и трилобитов связывали арахаичные, преимущественно кембрийские агласпидиды (Aglaspidida). Внешне эти членистоногие действительно напоминали первых ме-

чехвостов и их возможных предшественников (*Lemoneites* — см. с. 000 и рис. 37) наличием суженного заднего конца тела. Однако в настоящее время родство агласпидид и *Xiphosura* (а, соответственно, и всех остальных хелицеровых) отвергается. Сегментарный состав и характер дифференциации передних придатков агласпидид совершенно не соответствует тому, что имеет место как у современных хелицеровых, так и у их возможных предков. Ныне группу *Aglaspida* сближают с формами, предшествующими появлению *Mandibulata*. Некоторые исследователи считают, что они как-то связаны непосредственно с предками *Tetracnata* (см. с. 000).

Сказанное в полной мере относится и к таксону *Trilobita*. Основанием для этого служит наличие и у агласпидид, и у трилобитов простых усиковидных антенн (A I), подобных тем, которые изначально имеются у всех *Mandibulata*. Этому признаку сейчас придают большое значение. В то же время, хелицеры мечехвостов и паукообразных, гомологичные A I (см. с. 000), по мнению некоторых авторов, выводятся из так называемых больших хватательных придатков (*great raptorial appendages*) нижнепалеозойских аномалокарид (*Anomalocarida*) и родственных им групп, иногда объединяемых под общим названием *Megacheira*.

## TRILOBITOMORPHA (трилобитообразные)

Как уже было сказано выше, основу видового разнообразия этой целиком вымершей группировки составляют палеозойские трилобиты (*Trilobita*). Однако, уже начиная с нижнего кембрия, одновременно с трилобитами, существовали достаточно разнообразные формы и других членистоногих животных. Кого-то из них удастся идентифицировать как представителей «Crustacea». Другие (*Megacheira*), по-видимому, составляют основу ствола, ведущего к современным хелицеровым. В то же время, достаточно многочисленны и разнообразны формы, систематическая принадлежность которых и положение на филогенетическом древе *Euarthropoda* остаются неясными. Некоторые из этих ископаемых иногда даже внешне напоминали трилобитов. Им, также как и настоящим трилобитам, было свойственно практически полное отсутствие дифференциации головных и туловищных конечностей. Исключение составляют лишь упоминавшиеся ранее усиковидные антенны (A I). В первую очередь, это относится к сравнительно небольшой группе *Nectaspiida*, или так называемым «мягким трилобитам». По своему внешнему виду, особенностям тагмозиса и характеру дифференциации конечностей «мягкие трилобиты» действительно очень похожи на настоящих трилобитов. Именно их сейчас и сохраняют в составе группы *Trilobitomorpha*. В то же время, некоторые другие формы, ранее безоговорочно относимые к рассматриваемому таксону (*Marella* и некоторые другие), ныне сближаются непосредственно с «ракообразными».

## Trilobita, или трилобиты (класс)

*Материал.* Материалом для знакомства с особенностями организации трилобитов служат хорошо очищенные от породы спинные щиты этих животных. Принадлежность остатков к тем или иным конкретным видам не играет особой роли, ибо все особенности строения трилобитов, с которыми необходимо познакомится студентам, отчетливо воспроизводятся у представителей разных таксонов. Желательно лишь, чтобы в материале для занятий были представлены формы, различающиеся по степени развития пигидиального щита. С одной стороны, это должны быть «классические» трилобиты с крупным хвостовым щитом и сравнительно небольшим и постоянным количеством туловищных сегментов. С другой же, крайне желательно иметь в учебной коллекции хотя бы один экземпляр какого-либо архаичного таксона (древние Redlichiida), представители которого обладали многосегментным телом и крошечным пигидиальным щитом (или вообще лишенным последнего). Кроме того, желательно, чтобы в учебной коллекции были представлены свернувшиеся трилобиты, экземпляры с частично сколотыми плевротергитами и обнажившимися террасовыми линиями дублюр, и хотя бы один экземпляр с сохранившимися элементами вентральной поверхности, в первую очередь с гипостомом.

При отсутствии тех или иных материалов они могут быть заменены соответствующими гипсовыми отливками.

Трилобиты — целостная и хорошо очерченная группа, представители которой населяли моря нашей планеты в течение всего палеозоя. Первые трилобиты появляются в нижнем кембрии 540 млн. лет тому назад (правда, ископаемые следы этих животных — fossil traces — обнаружены в еще более древних отложениях) и достигают расцвета во второй половине кембрия и в ордовике. Впоследствии начинается постепенное угасание этой группы — в карбоне и, тем более, в перми сохраняются представители лишь одного таксона (отр. Proetida), которые вместе со многими другими представителями палеозойской фауны в конце пермского периода полностью исчезают. По разным оценкам, в настоящее время достаточно полно описаны свыше 4 000 видов трилобитов. Общее же количество зарегистрированных «видов» достигает 10 000. Изучено и постэмбриональное развитие некоторых форм, начиная с самых ранних личиночных стадий.

Система трилобитов на протяжении длительного времени служила предметом дискуссии. В первую очередь это касалось таксонов высокого ранга — отрядов, количество которых и состав в разных системах сильно варьировали. По одному из современных вариантов системы таксон Trilobita подразделяется на несколько субтаксонов, соответствующих рангу отрядов: Redlichiida, Agnostida, Ptychoparida, Asaphida, Phacopida, Proetida и др.

Размеры трилобитов варьировали в достаточно широких пределах. Среди них встречались миниатюрные обитатели планктона, едва достигавшие в длину 0,5–1 мм, и весьма крупные виды, длина тела которых составляла 70–75 см. Однако средние размеры этих животных колебались в пределах 3–10 см.

В организации трилобитов достаточно причудливо сочетались признаки, свидетельствующие о крайней древности и архаичности группы, с признаками явной вторичной специализации. Само название *trilobita* в данном случае означает «трехдольчатый» (от греч. τρεῖς — три и греч. λοβός — лопасть, доля), так как

тело абсолютного большинства известных трилобитов и в поперечном, и в продольном направлениях отчетливо подразделяется на 3 части (доли).

Разделение тела в продольном направлении является отражением тагмозиса, особенности которого различались у разных представителей рассматриваемого таксона. Для всех трилобитов без исключения характерно четкое обособление головного отдела, который сверху прикрыт хорошо развитым **головой щитом**. Последний формируется в результате слияния так называемого «акрона» (подробнее см. с. 000) и нескольких первых сегментов тела. Далее следует **туловищный отдел**, образованный тем или иным количеством свободных сегментов. А вот строение заднего конца тела заметно варьировало. У «классических» трилобитов задние сегменты сливались с пигидием (тельсоном) и формировали иногда весьма значительный по размерам **пигидиальный щит**, или **хвостовой щит**. Именно в этом случае тело трилобитов действительно оказывается разделенным на три отчетливо выраженные доли (см. рис. 29; 30, Г) — **головной щит**, **туловищный отдел**, представленный тем или иным набором сегментов, и **пигидиальный щит**, размеры которого тоже могут варьировать в довольно широких пределах. Собственно туловищный отдел, образованный подвижно сочлененными сегментами, часто называют **тораком**, или грудью.

Однако среди наиболее архаичных форм, включаемых в состав таксона Redlichiida, имелись виды, у которых объединения задних сегментов в пигидиальный щит еще не произошло. В этом случае тело оканчивалось простым **пигидием** (тельсоном), которому непосредственно предшествовали свободные туловищные сегменты. В теле таких трилобитов фактически можно выделить лишь два отдела — **головной** и **туловищный**.

В поперечном направлении тело разделено на три доли уже у всех трилобитов без исключения — и самых архаичных, и самых специализированных. Почти вдоль всего тела параллельно друг другу тянутся две не очень глубокие, но всегда отчетливо выраженные так называемые **аксиальные**, или **спинные борозды**. Они отделяют две широкие **плевральные**, или **латеральные доли** от более узкой медиальной, получившей название **раха** и **са**. Эти борозды хорошо заметны не только в области свободных сегментов туловищного отдела, но и на головном, и на пигидиальном щитах.

Количество сегментов, из которых было построено тело трилобитов, варьировало в достаточно широких пределах, причем оно могло колебаться даже у представителей одного вида. По мнению многих исследователей, такая нестабильность сегментарного состава должна рассматриваться как очень архаичная особенность организации этих древних членистоногих.

Единственным отделом тела, который характеризуется постоянным набором сегментов у всех трилобитов, по-видимому, является голова. По последним данным, она образована **четырьмя** сегментами, несущими по паре конечностей. Прежде всего, это занимающие предротовое положение усиковидные антенны I (A I) и **три** пары ножек (см. ниже), расположенные позади рта. Кроме

того, в состав головы входит и некий преантенальный отдел, состав которого и по сей день служит предметом не утихающего обсуждения<sup>31</sup>.

Головной щит трилобитов в целом близок к форме полукруга. Его передний край, как правило, закруглен и плавно переходит в боковые края. Задний же край, напротив, часто бывает почти прямым, а если и закруглен, то не так сильно как передний. В месте соединения боковых и заднего краев всегда образуются так называемые заднебоковые углы (рис. 34, 35, А). Иногда их свободные концы короткие и даже бывают закругленными, а иногда же оттянуты назад в виде узких и заостренных серповидных отростков.

Дорсальная поверхность головного щита кроме продолжения аксиальных борозд несет еще, как минимум, две латерально расположенные линии — лицевые швы. Этот набор швов и бороздок разделяет поверхность головного щита на несколько хорошо обособленных участков. Медиальное положение занимает ограниченная аксиальными бороздами выдающаяся в виде валика утолщенная часть головы — глабелла. Последняя может быть грушевидно расширена на переднем конце, а может иметь форму почти правильного цилиндра. Очень часто на глабелле хорошо заметны поперечные швы — глабеллярные бороздки (рис. 33). Их количество и степень выраженности заметно варьируют у разных трилобитов. Считается, что это границы некогда свободных сегментов, вошедших в состав головы в процессе цефализации. Самая последняя глабеллярная бороздка обычно выражена лучше других. Часто она продолжается латерально и за пределы глабеллы. Ее обычно называют затылочным швом (рис. 34, 35, А).

По бокам от глабеллы располагаются щеки (рис. 35, А). Каждая щека, в свою очередь, разделена соответствующим лицевым швом на два участка. Проксимальный жестко соединен с глабеллой и называется неподвижной щекой. У многих трилобитов на боковых краях неподвижных щек развиваются парные направленные вбок плоские выросты. Они прикрывают выступающие над поверхностью головного щита сложные глаза трилобитов (см. ниже) сверху и со стороны мидсаггитальной плоскости. Это так называемые глазные крышки (см. рис. 35, А). Глабелла вместе с неподвижными щеками составляет краниум. Дистальные участки щек, образующие латеральные отделы головного щита, называются свободными щеками.

Лицевые швы представляют собой локально истонченный участок покровов, не подвергающийся сколько-нибудь заметной минерализации (см. ниже). На этом основании было высказано предположение, что они представляли собой место подвижного сочленения неподвижных и свободных щек. Последние, якобы, могли менять положение относительно остального головного щита. В действительности это вряд ли могло иметь место, ибо лицевые швы практически никогда не бывают прямыми. Как правило, они имеют такую сложную, извилистую форму, что одно это практически полностью исключает возможность отгибания свободных щек вверх или вниз. Предполагают также, что по лицевым швам происходила фрагментация жесткого головного щита при линьке.

Форма швов многими исследователями рассматривается как важный таксономический признак. Обычно в составе каждого шва выделяют переднюю и заднюю ветви (иногда их для краткости называют передним и задним лицевыми швами), которые разделены участком, огибающим сложный глаз. При наличии глазной крышки шов проходит по ее свободному краю. Разные типы швов обычно различают по положению точек, в которых их концы достигают краев головного щита. Передние ветви швов, как правило, упираются в передний край головного щита на том или ином расстоянии от средней линии тела (рис. 33). Значительно реже правый и левый швы соединяются друг с другом, огибая глабеллу спереди, и вообще не достигают переднего края щита. Такой вариант организации лицевого шва присущ, в частности, представителям р. *Asaphus* (подробнее см. с. 000 и рис. 35, А, Б). У самых древних нижнекембрийских трилобитов из сем. *Olenellidae* (*Redlichiida*) передние ветви швов, едва отойдя от глаз, резко поворачивают назад и впадают в задний край головного щита, снаружи от задних ветвей. Такие перегнутые почти пополам швы называются метопарными.

Что же касается задних ветвей лицевых швов, то они могут достигать края головного щита перед заднебоковыми углами, на боковых краях — пропарные швы. Иногда задние ветви оканчиваются непосредственно на вершинах заднебоковых углов, рассекая их почти пополам. Это так называемые гонатопарные швы. И, наконец, чаще всего встречаются опистопарные швы — в этом случае задние ветви достигают заднего (затылочного) края щита в промежутке между заднебоковыми углами и аксиальными бороздками (см. рис. 33–35, А, Б).

Вдоль всего переднего края, параллельно ему у многих трилобитов походит еще одна неглубокая бороздка, которая отделяет от остальной поверхности головного щита той или иной ширины краевую кайму.

Туловищный, или торакальный отдел образован свободными сегментами, количество которых широко варьирует у представителей разных таксонов, а иногда и у особей одного вида. Наиболее часто встречались формы с 8–20 туловищными сегментами. Однако в действительности количество сегментов различалось в более широких пределах. Представители таксона *Agnostida* обладали всего 2 (*Agnosthus*) или 3 (*Eodiscus*) свободными сегментами, обеспечивающими подвижное сочленение головного и пигидиального щитов. Другую крайность представляли формы, туловище которых включало более 40 свободных сегментов (*Redlichiida*: *Olenellidae*: *Paedeumias*)<sup>32</sup>. Правда, эти трилобиты либо вообще не обладали пигидиальным щитом, либо последний был очень маленьким и включал небольшое число сегментов.

Туловищные сегменты видов, обладавших крупным пигидальным щитом, практически не отличались друг от друга ни по строению, ни по своим размерам (рис. 34). Напротив, у видов, лишенных щита или имевших крошечный щит, размеры сегментов (и длина, и ширина) плавно уменьшались по направлению к заднему концу тела (рис. 33).

В составе отдельного туловищного сегмента обычно различают центральную часть, ограниченную с боков аксиальными бороздами, — **а к с и а л ь н о е** (или осевое) **к о л ь ц о**. Сзади с ним соединяется небольшая слегка заглубленная пластинка — **с о ч л е н о в н о е п о л у к о л ь ц о**. У полностью распрямленных особей большинства видов сочленовные полукольца сверху полностью прикрыты аксиальными кольцами и поэтому практически не видны (рис. 34). Их хорошо удается рассмотреть лишь у согнутых (рис. 35, Г) или полностью свернувшихся трилобитов. Боковые участки туловищного сегмента представляют собой массивные выросты, которые как козырьки прикрывали сверху конечности. Их обычно называют **п л е в р о т е р г и т а м и** или **п л е в р а м и**<sup>33</sup>. Обычно каждый плевротергит на некотором расстоянии от своего основания отгибается вниз и назад. Это место перегиба получило название «**к о л е н а**». До места перегиба плевротергиты очень тесно примыкают друг другу, а за ним они располагаются не так плотно и часто отстоят друг от друга. Их свободные концы иногда оттянуты назад в виде острых шипов. У многих трилобитов по дорсальной поверхности каждого плевротергита тянется **п л е в р а л ь н а я б о р о з д а**. Обычно она косо пересекает этот боковой вырост сегмента.

Совокупность осевых колец туловищного отдела составляет упоминавшийся выше **р а х и с**. Все плевротергиты образуют по бокам от рахиса две **п л е в р а л ь н ы е д о л и** (рис. 34).

У большинства трилобитов за туловищным отделом располагается пигидиальный щит. Последний представляет собой цельную пластину, на дорсальной поверхности которой часто сохраняются границы входящих в его состав сегментов. Форма пигидиального щита заметно изменяется от таксона к таксону. Достаточно часто он правильно полукруглый. У некоторых видов он короткий, но при этом сильно вытянут в поперечном направлении. А иногда щит несколько удлинён, что придает ему форму треугольника с плавно закругленными вершинами.

Размеры пигидиального щита во многом определяется тем, сколько сегментов вошли в его состав. У многих кембрийских трилобитов их количество очень невелико — помимо пигидия в хвостовом щите имеется всего 1–4 сегмента, границы которых не всегда бывают заметны. И, наоборот, у более поздних форм (карбон, пермь) хвостовые щиты достигали относительно крупных размеров и включали до 30 сегментов.

У видов, обладавших хорошо развитым хвостовым щитом, на последнем отчетливо прослеживаются аксиальные борозды, которые ограничивают продолжение рахиса. Аксиальные кольца образующих его сегментов по направлению к заднему концу тела постепенно уменьшаются в размерах. Как правило, хотя бы в передней части пигидиального щита в виде неглубоких бороздок сохраняются границы между сегментами. Правда, до боковых краев плевральных долей щита они практически никогда не доходят.

В палеонтологической летописи в изобилии сохраняются целиком или в виде фрагментов описанные выше дорсальные элементы экзоскелета трилобитов. Это, в первую очередь, обусловлено мощным развитием и минерализацией (см. ниже) именно спинной

части покровов. Кутикула же вентральной поверхности была тонкой и нежной и, соответственно, плохо сохранялась в ископаемом состоянии. Поэтому находки трилобитов с хорошо сохранившейся вентральной поверхностью относительно редки. Тем не менее, расширение спектра методических приемов (вплоть до использования рентгенографии и сканирующей электронной микроскопии) и новые находки позволили за последние 2–3 десятилетия значительно уточнить и детализировать наши представления не только об организации вентральной поверхности тела нескольких видов трилобитов, но и о некоторых главных особенностях их внутреннего строения.

Вентрально по наружному краю щитов и плевротергитов свободных сегментов туловищного отдела проходит имеющая вид каймы полоска. Она образована подвернутым на брюшную сторону продолжением плотных покровов спинной поверхности. Это так называемый *к р а е в о й к а н т*, или *д у б л ю р а* (рис. 35, *В*). Ширина дублюры варьировала у разных видов трилобитов. По-видимому, лучше всего этот кант был развит у форм, обладавших способностью складываться или сворачиваться на вентральную сторону. В отличие от собственно дорсальной поверхности поверхность дублюры на всем её протяжении, как правило, несла тонкую исчерченность — многочисленные более или менее параллельно расположенные штриховые линии. В литературе их обычно называют *т е р р а с о в ы м и л и н и я м и*. Последние легко различимы как на наружной поверхности кутикулы (см. рис. 35, *В*), так и на сколах, когда обнажается внутренняя поверхность дублюры (рис. 35, *Г*).

От внутренней границы дублюры начинались тонкие и мягкие покровы вентральной поверхности, поучившие название *в е н т р а л ь н о й м е м б р а н ы*. Настоящие склериты на вентральной мембране отсутствуют, однако, на головном щите, непосредственно перед ротовым отверстием залегали один или два склерита — *э п и с т о м* (рострум) и *г и п о с т о м* (рис. 35, *В*). Эпистом, однако, во многих случаях подвергся редукции, и на его месте, в лучшем случае, оставался лишь короткий непарный *м е д и а л ь н ы й ш о в*, пересекающий дублюру по средней линии тела.

С задним краем эпистома, а в случае его отсутствия, непосредственно с дублюрой сочленяется крупный склерит — гипостом. Последний мог иметь вид простой выпуклой пластинки, а мог нести несколько борозд и иметь сложную форму (см. рис. 35, *В*). По своему положению и размерам он практически полностью соответствует упоминавшейся ранее глабелле, выступающей на спинной поверхности головного щита.

На вентральной стороне, в отличие от дорсальной, границы между сегментами отчетливо прослеживаются практически по всей длине тела. Это относится не только к туловищному отделу, но и к головному и пигидиальному щитам. Все сегменты тела трилобитов несли хорошо развитые парные конечности. Как и у некоторых других ископаемых форм, живших одновременно с ранними трилобитами, эти конечности фактически оставались недифференцированными, что, несомненно, нужно рассматривать как весьма архаичную особенность организации этих древних членистоногих животных. Единственное исключение составляли при-

датки 1-й пары — антенны (А I), отличавшиеся от всех остальных сегментарных придатков. Во-первых, они, как уже было сказано выше, всегда занимали преоральное положение — их основания располагались по бокам от гипостома. Во-вторых, они были одноветвистыми и чаще всего представляли собой нитевидные усики, состоящие из одного ряда одинаковых по строению колец. Считается, что эти придатки гомологичны антеннам I остальных членистоногих животных.

Все остальные конечности, расположенные позади рта на головном щите, сегментах туловищного отдела и на хвостовом щите, фактически обладали единым планом строения и отличались лишь размерами. По направлению к заднему концу тела длина ножек постепенно уменьшалась.

В соответствии с современными представлениями, трилобиты обладали двуветвистыми конечностями. Правда, набор члеников в составе такой конечности несколько отличался от типичного, свойственного современному членистоногим. Основание было представлено всего одним члеником, с которым непосредственно и сочленялись два упомянутых выше придатка. Долгое время этот основной членик рассматривался как кокса<sup>34</sup>. Ныне его природа трактуется иначе. Считается, что у самых древних членистоногих основание конечности действительно было образовано только одним члеником, но не коксой, а базисом. Кокса, как самостоятельный склерит, в эволюции артропод появилась позднее. По мнению некоторых исследователей (Müller, Wallossek), кокса представляет собой полностью обособившийся от базиса (базиподита) самый проксимальный эндит (см. ниже).

Расположенные попарно в каждом сегменте базальные членики — базиподиты конечностей трилобитов заметно вытянуты в поперечном направлении. Их медиальные концы, вооруженные жесткими шипами и зубчиками, обращены навстречу друг другу и фактически ограничивают с боков узкую пищевую бороздку, которая тянется посередине, вдоль всего тела трилобита. Именно эти хорошо вооруженные медиально ориентированные отростки называются проксимальными эндитами, или гнатобазами. По-видимому, они активно участвовали в реализации трофической функции — сборе, измельчении и передаче пищи вперед, к ротовому отверстию, расположенному непосредственно за гипостомом.

С противоположным, наружным концом базиподита подвижно сочленяются две, упоминавшиеся выше ветви. Собственно функцию «ноги» выполняла внутренняя, медиально ориентированная ветвь — эндоподит. Эндоподит состоит из 6 сходных по строению члеников (подомеров). Они лишь несколько уменьшались по направлению к дистальному концу ножки. Самый последний, дистальный 7-й членик конечности имеет вздутое основание, а его свободный конец заострен и оттянут в виде слегка изогнутого коготка.

Наружная ветвь — экзоподит, напротив, чаще всего имеет вид узкого придатка, несущего многочисленные тонкие выросты. Последние образуют подобие частого гребня. Количество члеников в составе экзоподита варьирует у разных видов. У одних форм их всего 2 или 3, у других же — это многочисленные

короткие кольца, в совокупности образующие жгутовидный придаток (Ptychopariida: *Triarthrus*). Как правило, экзоподиты по длине не превышают эндоподиты, или даже немного короче последних.

Конечности обычно не выступают наружу из-под плевротергитов. Однако встречаются и исключения из этого правила. У некоторых видов относительно короткие плевротергиты не скрывают дистальных концов ветвей ножек. У упомянутого выше *Triarthrus* конечности и, в первую очередь, экзоподиты далеко выступали за свободные концы плевротергитов.

Выше уже говорилось, что для трилобитов в целом характерна высокая степень гомонности в строении всех конечностей, кроме антенн. Agnostida составляют, пожалуй, единственное известное исключение из этого правила<sup>35</sup>. У детально изученного и подробнейшим образом описанного *Agnostus pisiformis*, обладавшего всего 8 парами (на считая антенн) ножек, головные и туловищные придатки заметно отличаются друг от друга — головные ножки первых двух пар обладают относительно слабо развитыми эндоподитами и мощными, вероятно, служившими для плавания экзоподитами. Последняя же пара головных и все туловищные ножки, наоборот, имели массивные, вооруженные мощными шипами эндоподиты и короткие, состоящие всего из двух члеников экзоподиты. Кроме того, массивные эндоподиты этих конечностей были снабжены крупными булавовидными придатками (по одному на каждом членике), которым ныне приписывается дыхательная функция (см. ниже).

Внутреннее строение трилобитов изучено не столь подробно. Однако то немногое, что ныне достоверно известно хорошо подтверждает своеобразие рассматриваемого таксона.

Одной из наиболее характерных особенностей трилобитов является организация их экзоскелета — разделение последнего на мощный дорсальный щит и тонкую, плохо сохраняющуюся вентральную мембрану. Удивительная прочность и хорошая сохранность дорсальных щитов трилобитов обусловлена исключительно мощной к а л ь ц и ф и к а ц и е й этой части покровов. Ничего подобного у представителей других групп членистоногих пока не обнаружено. Это дает основание рассматривать обызвествление дорсального щита как вполне надежную синапоморфию всех трилобитов (включая Agnostida).

Из внутренних органов наиболее подробно изучена пищеварительная система. В целом пищеварительный тракт, как и у ряда других членистоногих, имеет характерную J-образную форму. Ротовое отверстие у трилобитов сильно смещено назад и располагается непосредственно за гипостомом. Узкий пищевод направляется вверх и вперед и впадает в объемистый желудок, который занимает значительную часть пространства между глабеллой и гипостомом. С желудком связаны две группы слепых (печеночных?) выростов. Они имеют вид ветвящихся структур, расположенных по бокам от желудка и заходящих в щеки. От желудка назад направляется простая трубчатая кишка, которая оканчивается анальным отверстием на вентральной поверхности пигидиального щита, непосредственно за последней парой туловищных конечностей.

Функцию органов дыхания трилобитов традиционно приписывали уже упоминавшимся экзоподитам. Классические одностороннеперистые придатки, несущие упорядоченно расположенные выросты, действительно внешне напоминают жабры, встречающиеся у самых разных животных. Однако исследования последних лет показали, что чаще всего эти выросты, имеющие вид жестких волосков или щетинок, одеты достаточно плотной кутикулой, через которую вряд ли мог осуществляться газообмен. По современным представлениям, для дыхания использовалась тонкая вентральная мембрана. Что же касается перистых экзоподитов, то они, возможно, выполняли вододвигательную функцию, т. е. создавали направленные токи воды вдоль вентральной поверхности и пищевой борозды. Эти токи обеспечивали не только транспорт пищевого материала, но и кислорода к вентральной мембране. У *Agnostida* важную роль в процессе дыхания, вероятно, играли упоминавшиеся выше тонкостенные булавовидные отростки, расположенные на подомерах эндоподитов туловищных ножек.

Тонкие детали строения нервной системы трилобитов остаются пока неизвестными, однако, по некоторым данным, довольно крупный мозг (супразофальный ганглий) залегал в передней части головного отдела рядом с желудком, в пространстве, ограниченном глабеллой и гипостомом.

Лучше изучены органы чувств. Большинство трилобитов обладают хорошо развитыми сложными глазами, характеризующимися рядом уникальных особенностей. Глаза располагались на дорсальной поверхности в средней части головного щита на свободных щеках, снаружи от лицевых швов, но тесно примыкая к последним (рис. 33; 35, *A*, *B*). Форма глаз достаточно разнообразна. У одних трилобитов они имеют форму относительно узких и длинных слабо изогнутых валиков. Их выпуклая сторона обращена вбок. У других глаза располагаются на боковой поверхности невысоких массивных выростов — глазных бугорков и прикрыты сверху упоминавшимися ранее глазными крышками. При рассматривании сбоку они выглядят как короткие плоские цилиндры. И, наконец, некоторые формы обладали характерными стебельчатыми глазами (рис. 34). Утрата сложных глаз трилобитами, по-видимому, явление вторичное. К числу форм, лишенных глаз, относятся наиболее специализированные виды, в том числе и все *Agnostida*.

Зрительные поверхности глаз обращены в стороны. Отдельные элементы зрительной системы сложного глаза — омматидии, располагаются в виде довольно широкой полосы, охватывающей глазной бугорок сбоку и немного спереди и сзади (рис. 35, *B*).

По характеру расположения омматидиев выделяют два типа глаз у трилобитов: голохроические и шизохроические. Первые свойственны более древним и архаичным формам. Голохроические глаза характеризуются очень плотным расположением маленьких омматидиев, разделенных лишь узкими промежутками. Снаружи вся зрительная поверхность глаза покрыта тонкой и гладкой кутикулой (роговицей), так что рассмотреть отдельные омматидии удастся с трудом. Последние обычно бывают хорошо видны в участках, где этот наружный слой

оказывается истонченным или вообще сколот. Количество омматидиев в составе голохроических глаз может быть очень большим — у представителей р. *Asaphus* оно достигает 2500, а у обладавшего огромными глазами ордовикского *Remopleurides* — 15 000. Уникальность глаз трилобитов заключалась в том, что светопреломляющий аппарат омматидиев — **к о р н е а г е н н ы е**, или **р о г о в и ч н ы е** **л и н з ы** образованы монокристаллами карбоната кальция (кальцита). У всех остальных членистоногих животных линзы имеют иную природу.

Шизохроические глаза встречаются у более поздних и специализированных форм (Phacorida). Образующие их далеко не столь многочисленные, но зато более крупные омматидии располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Глаз лишен общей ровной роговицы. Каждый омматидий несет свою крупную и отчетливо выпуклую линзу. Количество омматидиев в таких глазах варьирует от нескольких сотен до нескольких штук.

Многочисленные щетинки, располагающиеся на поверхности щита, антеннах и конечностях трилобитов, вероятно, выполняли функции разнообразных механических и хеморецепторов.

Многие трилобиты могли сворачиваться так, что их мягкая и легко уязвимая вентральная поверхность оказывалась практически полностью изолированной от окружающей среды. Считается, что некоторые планктонные формы, например *Agnosthus*, большую часть времени вообще проводили в таком «сложенном» пополам состоянии, чрезвычайно напоминая маленького двустворчатого моллюска, у которого роль створок играют головной и пигидиальный щиты, а роль гибкого лигамента два свободных туловищных сегмента (см. Малый практикум, часть III). При сворачивании, по-видимому, было очень важно предотвратить возможность смещения щитов и плевротергитов относительно друг друга как в продольном, так и в поперечном направлениях. Многие исследователи считают, что сворачивающиеся или складывающиеся трилобиты приобрели специальные **п а н д е р о в ы** **о р г а н ы**, представляющие собой довольно сложную систему выростов или валиков на дублюрах щитов и туловищных сегментов. Они жестко фиксировали положение плевротергитов таким образом, что оставались открытыми узкие отверстия, по которым вода могла свободно поступать в образовавшуюся при сворачивании полость. Вододвигательную функцию, как считают, обеспечивали работающие придатки (экзоподиты) конечностей.

Жесткую фиксацию щитов, вероятно, дополнительно обеспечивали и замковые, или **с о ч л е н о в н ы е** **я м к и**, которыми фактически заканчивались дублюры заднебоковых углов головного щита (рис. 34, В). На переднем крае дублюры хвостового щита им соответствовали небольшие бугорки. В целом вся эта конструкция структурно и функционально близка к замковому соединению створок раковин, приобретенному в ходе эволюции многими двустворчатыми моллюсками.

Детали строения половой системы трилобитов и их полового поведения пока остаются практически неизвестными. Дискуссионным остается и вопрос о наличии у трилобитов полового диморфизма. Одни исследователи считают, что самцы и самки трилобитов отличались друг от друга формой тела и его пропорциями,

особенностями скульптуры поверхности кутикулы, степени развития различных шипов и выростов. Действительно, такие различия иногда удается наблюдать у особей, которые по основным определятельным признакам явно относятся к одному и тому же виду. Наряду с этим другие специалисты рассматривают подобные различия всего лишь как результат вторичной деформации, которой подвергались породы, содержащие ископаемые остатки.

В то же время развитие трилобитов, начиная с самых ранних постэмбриональных стадий, изучено достаточно детально. Трилобиты откладывали округлые яйца диаметром 0,6–4 мм. В яйцах протекало формирование личинок, последующее развитие которых, всегда сопровождавшееся анаморфным ростом, протекало во внешней среде. По-видимому, некоторым трилобитам была свойственна эмбрионизация, т. е. сдвиг самых ранних стадий развития, которые у других видов протекают во внешней среде, на время нахождения зародыша в яйце. Именно этим обстоятельством, вероятно, объясняется тот факт, что самые ранние из обнаруженных личинок разных видов трилобитов заметно различаются по степени своего развития.

Традиционно в онтогенезе трилобитов выделяют несколько этапов. Собственно «личиночными» являются первые два — протаспис и мераспис. Третий — голаспис — не сопровождается метаморфными процессами. Это период активного роста морфологически сформированного ювенильного организма и достижения им стадии генеративной зрелости.

Первый этап развития — протаспис, в свою очередь, подразделяется на две фазы: анапротаспис и метапротаспис. В целом анапротасписы характеризуются наличием цельного тельца, еще не расчлененного на головной и туловищный отделы и прикрытого сверху единой округлой или овальной пластинкой. А вот по степени внешнего проявления сегментации они сильно различаются. В самом простом случае на этой пластинке едва выделяется ограниченная двумя неглубокими аксиальными бороздками будущая глабелла. У более продвинутых форм на глабелле достаточно отчетливо видны поперечные бороздки — границы первых четырех сегментов, которые в дальнейшем и составят головной щит. По мнению многих исследователей, эти первые сегменты в развитии личинки закладываются практически одновременно.

Начало последовательной закладки первых туловищных сегментов знаменует собой переход на фазу метапротасписа, но тело личинки при этом остается еще **нерасчлененным**. Уже на этом этапе, по-видимому, и проявляется упоминавшийся выше феномен эмбрионизации. Для одних видов описан фактически весь процесс развития от раннего анапротасписа до позднего метапротасписа. У других же все обнаруженные самые ранние личинки представлены либо фазой позднего анапротасписа (самый обычный вариант), либо даже метапротасписа.

Переход на фазу мерасписа четко маркируется появлением подвижного сочленения, разделяющего до этого целостную спинную пластинку на два обособленных участка — головной щит, состав которого с этого момента уже меняться не будет, и туловищный отдел. Именно на фазу мерасписа приходится основной

анаморфный рост развивающегося трилобита. Весь отделившийся задний участок спинной пластинки становится пигидиальным щитом. Количество входящих в его состав туловищных сегментов, закладка которых произошла еще на фазе метапротасписа, варьирует у разных видов трилобитов. Новые сегменты последовательно, один за другим закладываются в зоне роста, которая как и у других анаморфных Arthropoda, приурочена к передней границе тельсона (пигидия). У «классических» трилобитов, обладавших крупными пигидиальными щитами, обособляющийся сегмент какое-то время остается в составе щита, хотя постепенно и сдвигается вперед благодаря тому, что в зоне роста продолжается закладка все новых и новых сегментов. Полное обособление сегмента, превращение его в свободный туловищный сегмент происходит, когда формирующийся сегмент «пройдет» через весь щит и достигнет его переднего края.

У примитивных трилобитов, тело которых оканчивалось не пигидиальным щитом, а обычным тельсоном (пигидием), полное обособление очередного сегмента происходило непосредственно в зоне роста, прямо в процессе его закладки.

Продолжительность анаморфного роста была различной у разных трилобитов. У одних рост был жестко ограничен. Об этом свидетельствует строгое постоянство количества свободных туловищных сегментов, иногда очень небольшое. Однако наличие относящихся к одному виду явно «взрослых» трилобитов с варьирующим числом туловищных сегментов может рассматриваться как свидетельство того, что такие формы обладали длительным или даже не ограниченным периодом роста.

Как только количество сегментов достигает величины, характерной для данного конкретного вида, анаморфный рост прекращается. Одновременно с этим заканчивается фаза мерасписа и развивающийся трилобит переходит в фазу голасписа. В целом голаспис — это типичная ювенильная особь, которой уже присущ практически весь комплекс признаков, свойственный данному конкретному виду. От взрослого организма его отличают лишь миниатюрные размеры и, вероятно, неполовозрелость. Дальнейшее развитие голасписа сводится к постепенному росту, сопровождающемуся серией последовательных линек.

### **ОБЪЕКТ — архаичный трилобит *Paradoxides* sp. — представитель таксона Redlichiida (рис. 33)**

*Методические указания.* На занятиях изучают спинные щиты трилобитов, а при их отсутствии гипсовые отливки, точно воспроизводящие особенности конкретных объектов. При изучении объекта следует использовать боковое направленное освещение. Источником света может служить обычный микроскопный или бинокулярный осветитель, позволяющий получить направленный и достаточно яркий луч. При этом следует найти такое положение источника света, при котором изучаемый объект будет выглядеть наиболее рельефно. Как правило, такая установка света позволяет рассмотреть все необходимые детали строения объекта.

В состав таксона *Paradoxides* входили крупные трилобиты, длина тела которых могла достигать 40–45 см. Длина описываемого экземпляра составляет 15 см.

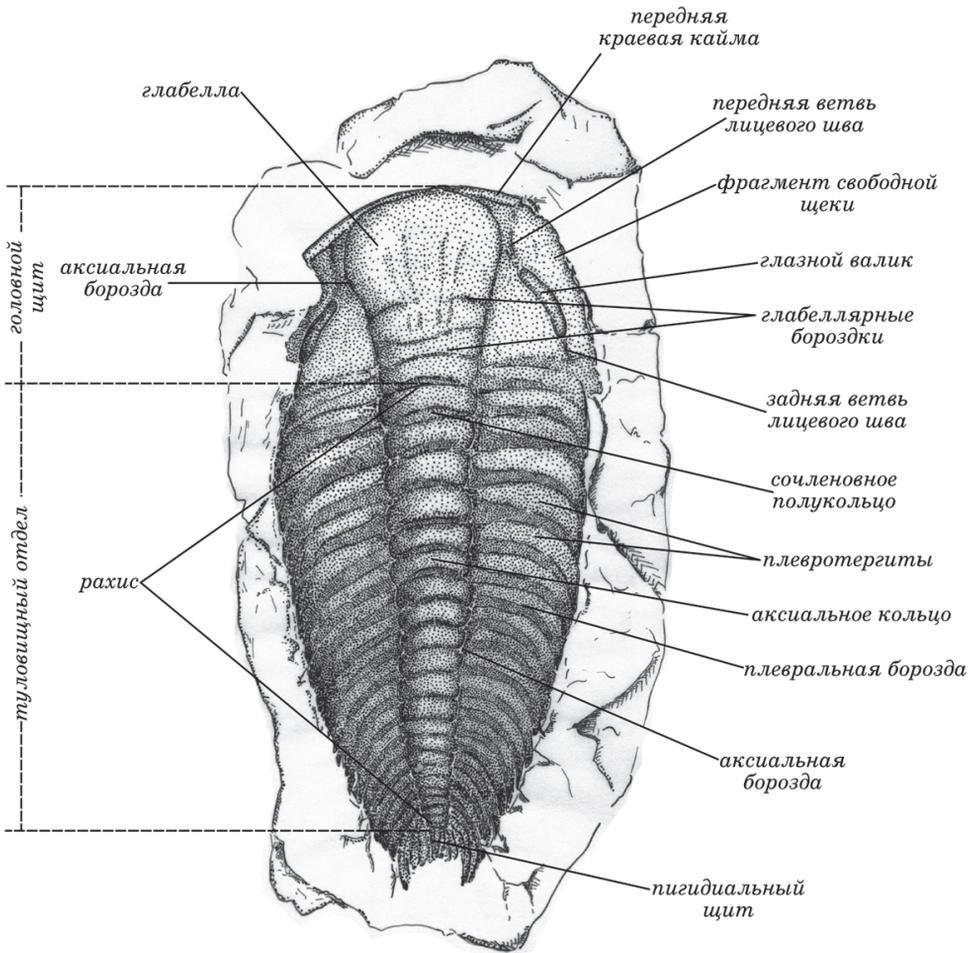


Рис. 33. Трилобиты — представитель отряда Redlichiida (*Paradoxides?*). Боковые края головного щита повреждены.

Тело разделено на три отдела — крупный *головой щит*, *туловищный отдел*, включающий 22 сегмента, и плохо различимый крошечный *пигидиальный щит*, лишенный внешних признаков сегментации.

Срединную часть головного щита занимает крупная *глабелла*, передняя часть которой заметно расширена. На поверхности заднего участка хорошо заметны 3 поперечные *глабеллярные бороздки*. Первая из них прерывается в средней части глабеллы, отчетливо выражены лишь ее латеральные концы, упирающиеся в *аксиальные борозды*. Вторая — хотя и выражена по всей длине, в средней своей части немного сглажена. И лишь последняя, третья глабеллярная борозда не только полностью пересекает глабеллу, но ее свободные

концы заходят на боковые участки головного щита. Фактически она соответствует затылочному шву, отмечаемому у других видов трилобитов.

Спереди и по бокам (у рассматриваемого экземпляра боковые участки головного щита с заднебоковыми углами не сохранились) по краю головного щита проходит выпуклая *передняя краевая кайма*. Хорошо выражены описто-парные лицевые швы. *Передние ветви лицевых швов* достигают переднего края головного щита. В средней своей части швы с внутренней стороны огибают сложные глаза. *Задние ветви лицевых швов* достигают заднего края головного щита ближе к его боковым краям.

*Глазные валики*, на наружной поверхности которых и располагаются сложные глаза, относительно узкие и длинные. Они слабо изогнуты, и их выпуклая сторона обращена наружу, в сторону латерального края головного щита. Глазные крышки, вообще слабо развитые у представителей р. *Paradoxides*, у конкретного экземпляра, изображенного на рис. 33, не выражены. Расположенные снаружи от лицевых швов *свободные щеки* сохранились лишь частично. Утрачены и боковые участки головного щита с заднебоковыми углами, которые у видов рассматриваемого рода были оттянуты назад в виде длинных и острых шипов.

*Туловищный отдел* рассматриваемого экземпляра включает 22 обособленных сегмента. Вообще же у представителей таксона Paradoxidae количество свободных туловищных сегментов колебалось от 13 до 23. По направлению к заднему концу тела размеры сегментов постепенно уменьшаются. Ширина передних и задних сегментов различается почти в пять раз.

Выпуклый *рахис* ограничен с боков двумя хорошо выраженными *аксиальными бороздами*. В передней части туловища (первые 6–7 сегментов) отчетливо различимы не только *аксиальные кольца*, но и расположенные между ними *сочленовные полукольца*. *Плевротергиты* уплощенные. Они практически лишены «колена» — зоны перегиба, свойственного более продвинутым формам (см. ниже). Свободные концы плевротергитов сильно отогнуты назад и оттянуты в виде острых шипов, которые у рассматриваемого экземпляра сохранились лишь частично. Дорсальную поверхность каждого плевротергита пересекает *плевральная борозда*.

За туловищным отделом расположен крошечный *пигидиальный щит*. Форма его варьирует у разных представителей семейства от полукруглой до удлиненно треугольной. Общим является лишь то, что он практически всегда лишен внешних признаков сегментации.

*Paradoxides* sp. [Arthropoda (тип): Trilobitomorpha, Trilobita (кл.): Redlichiiida (отр.), Paradoxidae (сем.)] относится к числу достаточно архаичных представителей трилобитов, доминировавших в нижнем и среднем кембрии. Род *Paradoxides* по некоторым оценкам включает свыше 60 видов. Последние преимущественно приурочены к среднему кембрию Сибири, Европы и Сев. Америки.

## ОБЪЕКТ — *Asaphus* spp. (рис. 34, 35, А–Г)

*Методические указания.* Спинные щиты представителей рода *Asaphus* массово встречаются в соответствующих отложениях. Обычно есть возможность раздать их студентам на руки. При работе с объектами полезно использовать бинокляры с верхним освещением. Это позволяет рассмотреть некоторые детали строения (в частности очень узкие лицевые швы, глазные крышки и т. п.), которые обычно ускользают от внимания студентов. Более редкие объекты (сложные глаза — зрительная поверхность глазного бугорка, террасовые линии дублюр, фрагменты вентральной поверхности и т. п.) следует выставлять на демонстрацию с использованием бинокляров и соответствующей установкой падающего света. Студенты должны зарисовать внешний вид целого трилобита и ряд отдельных фрагментов.

Виды рода *Asaphus* относятся к числу достаточно крупных трилобитов. В среднем длина взрослых особей обычно составляет 4–8 см. Выпуклое тело отчетливо разделяется на три отдела — массивный *головной щит*, относительно короткий (по сравнению с рассмотренным выше *Paradoxides* sp.) *туловищный отдел* и крупный *пигидиальный щит*, который по своим размерам даже несколько превышает головной.

Головной щит правильно полукруглой формы (рис. 34) или слегка заужен к переднему концу (рис. 35, А). *Заднебоковые углы* относительно короткие и плавно закруглены. *Глабелла* выпуклая и сильно расширена в передней части. На уровне заднего края глазных бугорков она заметно сужается, а затем снова расширяется по направлению к заднему краю головного щита (рис. 35, А). Передний конец глабеллы почти достигает переднего края головного щита. За глазами бугорками, недалеко от заднего края головного щита на глабелле располагается *медиальный бугорок*. У некоторых видов он заострен и имеет вид низкого конуса (рис. 30, Б). *Аксиальные борозды*, ограничивающие глабеллу, не очень глубокие, но, тем не менее, достаточно хорошо прослеживаются по всей длине. *Неподвижные щеки* ограничены с одной стороны аксиальными бороздами, а с другой — лицевыми швами.

Опистопарные *лицевые швы* очень тонкие и узкие. Проследить их по всей длине часто удается только с использованием бинокляра. *Передние ветви* лицевых швов на уровне расширенной части глабеллы резко поворачивают к середине тела и проходят по очень узкому промежутку между глабеллой и передним краем тела (рис. 35, А, Б). Медиально они сливаются друг с другом и соединяются с медиальным швом (см. ниже), уходящим на дублюру.

В области глазных бугорков *срединные участки лицевых швов*, огибают *глазные крышки* по их наружному краю. Так как глазные крышки у видов р. *Asaphus* всегда хорошо развиты и достигают значительных размеров, то и лицевой шов в этой своей части образует крупный петлевидный изгиб. От заднего края глазных бугорков берут начало *задние ветви лицевых швов*. Они резко расходятся в стороны по направлению к заднебоковым углам головного щита. По пути они пересекают *затылочный шов*. Не дойдя до вершин углов, швы круто поворачивают назад и упираются в задний

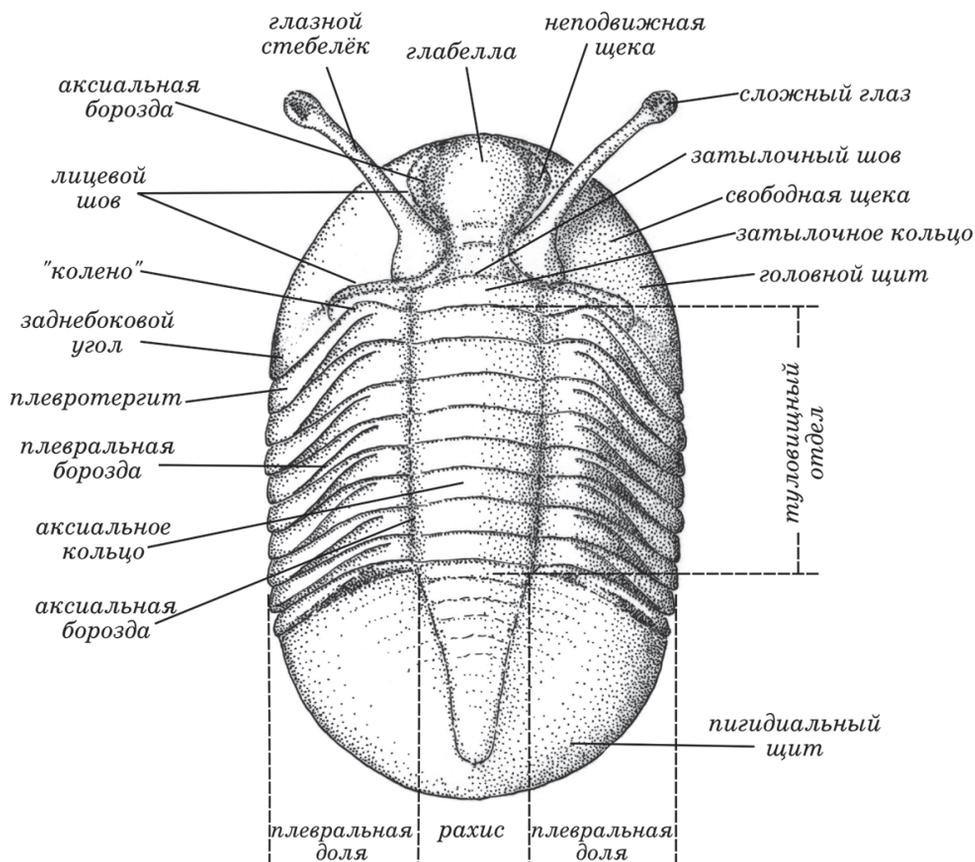


Рис. 34. *Asaphus* sp., общий вид со спинной стороны.

край головного щита. Снаружи от лицевых швов располагаются *свободные щеки*.

*Глазные бугорки* у представителей рода *Asaphus* всегда хорошо развиты. Более того, у некоторых видов они превращаются в длинные, отходящие вверх и в стороны *глазные стебельки* (рис. 34). Собственно *сложный глаз* расположен на булавовидно вздутom свободном конце стебелька. Чаще, однако, глазные бугорки имеют вид массивных цилиндрических выростов (рис. 35, А, Б). Со стороны средней линии тела и сверху они прикрыты уже упоминавшимися *глазными крышками*, представляющими собой боковые выросты *кранидиума*.

Открытая поверхность *глазного бугорка* отчетливо подразделяется на два участка — относительно узкое *основание* и широкую, достигающую вершины бугорка и, соответственно, края *глазной крышки* *зрительную поверхность сложного глаза* (рис. 30, Б). Это типичные *голо-*

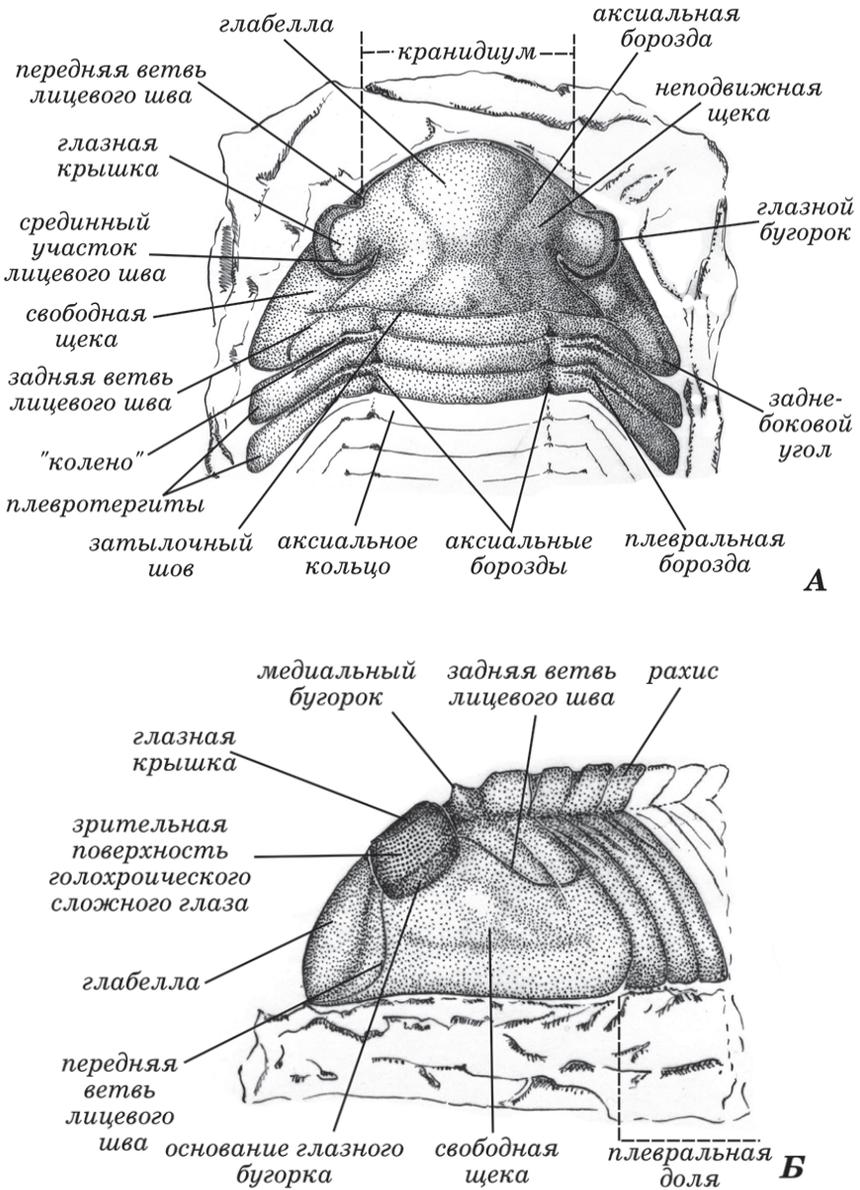


Рис. 35. Некоторые детали строения *Asaphus* sp.

*А* — передний конец тела трилобита, вид с дорсальной стороны; *Б* — то же, вид сбоку; *В* — головной отдел, вид с вентральной стороны, от породы освобождены часть дублиры головного щита и гипостом; *Г* — общий вид трилобита сбоку, частично повреждены плевротергиты туловищных сегментов, так что хорошо видна структура их вентральной поверхности в области дублиры с характерными «террасовыми» линиями.

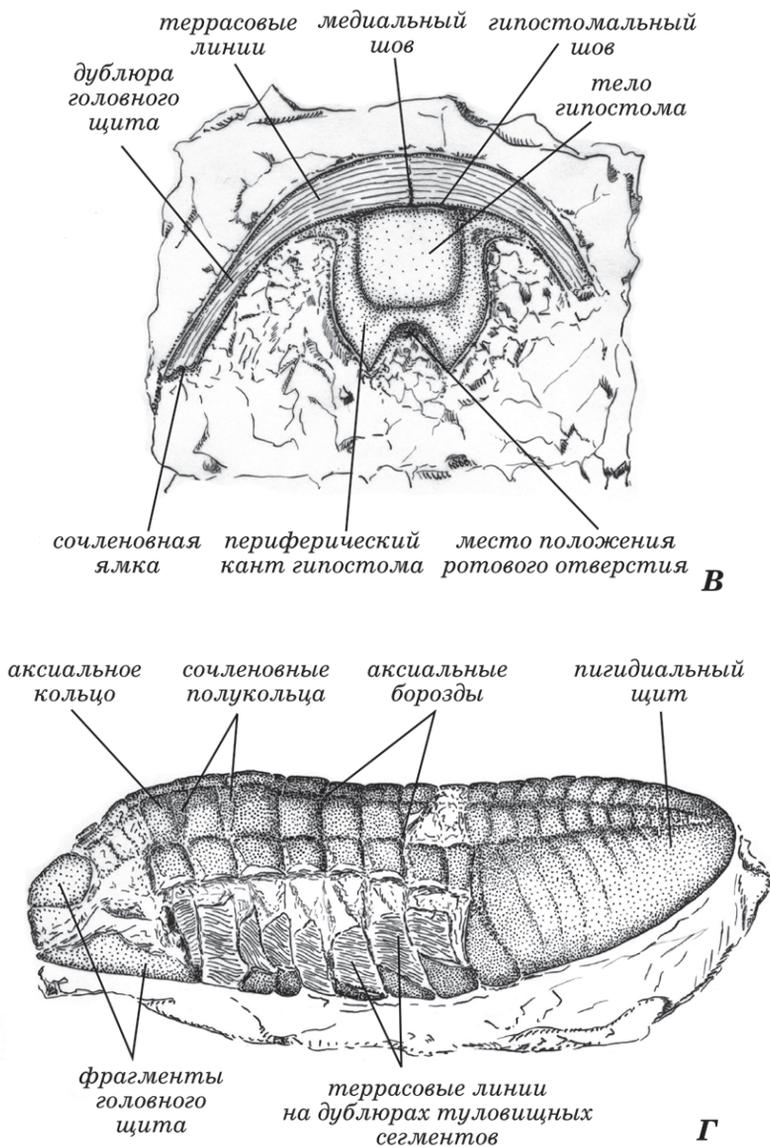


Рис. 35. Продолжение.

*хроические* глаза, состоящие из огромного количества очень маленьких и тесно расположенных омматидиев.

По краю вентральной поверхности головного щита (рис. 35, В) в виде широкого дугообразно изогнутого канта располагается *дубльюра*. На её поверхности, как правило, отчетливо различимы *террасовые линии*. По средней линии тела дубльюра пересечена упоминавшимся ранее (с. 000) *ме-*

*диальным швом*. Сзади к дублюре примыкает крупный *гипостом*. От дублюры его отделяет хорошо выраженный *гипостомальный шов*. Гипостом имеет сложное строение. Его выпуклая срединная часть, или *тело гипостома*, ограничена хорошо выраженной бороздкой, отделяющей *периферический кант*. У представителей таксона Asaphidae, в том числе и у видов рода *Asaphus*, задний край канта образует два направленных назад заостренных выроста, между которыми остается глубокая вырезка. В ней и располагалось *ротовое отверстие*. На задних концах дублюры головного щита располагаются упоминавшиеся ранее *сочленовные ямки*, которые наряду с пандеровыми органами образуют «замковый аппарат» трилобита (см. с. 000).

У всех представителей сем. Asaphidae *туловищный отдел* представлен 8-ю одинаковыми свободными сегментами (рис. 34). *Аксисальные борозды*, ограничивающие *рахис*, хорошо выражены. *Аксиальные кольца* у распрямленных объектов вплотную прилегают друг к другу, если же трилобит даже немного изогнут, то в месте изгиба становятся заметными *сочленовные полукольца* (рис. 35, Г).

*Плевротергиты* характеризуются наличием отчетливо выраженного перегиба — «*колена*». В этом месте они отгибаются не только назад, но и вниз. Дорсальная поверхность каждого плевротергита несет косо расположенную *плевральную борозду*. Свободные концы плевротергитов гладкие и даже слегка закругленные. На экземплярах со сколотыми дистальными участками плевротергитов часто сохраняются *дублюры* этих сегментов, несущие многочисленные тонкие косо расположенные *террасовые линии* (рис. 35, Г).

*Пигидиальный щит* крупный (рис. 34, 35, Г). Его задний край плавно закруглен. *Рахис*, как правило, хорошо выражен. Он короче пигидиального щита — его задний конец заметно отстоит от заднего края щита. Сегментация пигидиального отдела рахиса выражена слабо и прослеживается только в его передней половине. *Плевральные доли* щита гладкие и также сохраняют внешние проявления сегментации только в передней своей части. Бороздки, маркирующие границы сегментов, никогда не достигают боковых краев щита.

*Asaphus* spp. [Arthropoda (тип): Trilobitomorpha: Trilobita (кл.): Asaphida (отр.): Asaphidae (сем.)]. Группа Asaphida, как самостоятельный таксон высокого ранга выделена сравнительно недавно. Одно время их сближали с Ptychopariida, от которых, как ныне считают, азафиды и отделились во второй половине кембрия. Однако в литературе высказывалась и другая точка зрения, согласно которой азафиды берут начало непосредственно от редлихийд еще в самом нижнем палеозое. Максимального эволюционного успеха Asaphida достигают в ордовике. В конце ордовика разнообразие азафид заметно снижается. Тем не менее, по некоторым данным, отдельные представители этого таксона переживают почти весь силуру.

Род *Asaphus* приурочен непосредственно к ордовике. Разнообразные представители этого таксона в изобилии встречаются в отложениях Скандинавии, Прибалтики, Урала, северного Казахстана.

На протяжении кембрия и ордовика трилобиты составляли основу фауны членистоногих животных. В среднем и позднем палеозое они постепенно уступают главную роль представителям других быстро эволюционирующих групп Arthropoda, хотя, как уже говорилось ранее, и сохраняются в лице ограниченного количества наиболее специализированных форм почти до конца перми. Среди трилобитов были таксоны, в том числе и низкого ранга (роды и даже виды), распространённые очень широко, почти повсеместно. Наряду с этим, по-видимому, имела место регионализация фаун, о чем свидетельствует наличие видов, четко приуроченных к весьма ограниченным территориям. Разнообразие, многочисленность и широкое географическое распространение позволяют использовать трилобитов в качестве надежных руководящих форм для разработки стратиграфии кембрия.

Все трилобиты были обитателями моря, где они расселились очень широко. Считается, что в основном они осваивали прибрежные мелководные участки и были типичными представителями бентоса. Скорее всего, именно в этих стациях и произошло формирование всей этой группы. Однако позднее начинается достаточно широкая экспансия трилобитов и в другие морские местообитания. Если начинали трилобиты как типичные эпибентосные формы, т. е. обитали они на поверхности дна, то уже в конце кембрия и ордовике появляются виды, заселяющие места интенсивного осадконакопления и обитающие в толще ила. Об этом, по мнению палеонтологов, свидетельствует появление форм с более узким, почти треугольным головным щитом и острым краевым кантом, что облегчало рытье в иле. Заселение верхних слоев илистых грунтов, вероятно, способствовало появлению видов со стебельчатыми глазами, которые выставлялись над поверхностью дна как своего рода перископы (например, распространенный в ордовике *Asaphus* — см. рис. 34, или силурийский *Miraspis*). Приобретение трилобитами высоких глазных стебельков имело место не один раз. Но обитание в толще ила, вероятно, приводило и к появлению слепых форм, вообще лишенных глаз. В частности, редукцию глаз часто связывают с освоением трилобитами и глубоководных стадий.

Ряд трилобитов перешел к обитанию в пелагиали. К числу настоящих планктонных форм, вероятно, следует отнести представителей таксона Agnostida (*Agnostus* и другие близкие формы). В соответствии с современными представлениями, эти крайне специализированные очень маленькие кембрийские трилобиты постоянно держались в толще воды в свернутом состоянии. Движение, питание и дыхание осуществлялись за счет работы специализированных головных и туловищных ножек, создававших постоянные токи воды через полость, образующуюся между головным и хвостовым щитами, прилегающими друг к другу свободными краями. Существование других активно плавающих форм маловероятно. Подтверждением тому могут служить строение тела большинства трилобитов, явно не приспособленного для быстрого плавания, и отсутствие настоящих плавательных конечностей. Во всяком случае, у всех тех форм, вентральная поверхность которых достаточно подробно описана, туловищные конечности представлены типичными слабо специализированными ходными ножками, явно приспособленными для передвижения по поверхности субстрата, а не для плавания. Сказанное не исключает, однако, того, что некоторые формы могли переплывать с места на место на небольшие расстояния. Тем не менее, большинство трилобитов, вероятно, ползало по субстрату, используя для этого свои полифункциональные конечности. Это подтверждают и результаты изучения «ископаемых следов» (fossil traces) — характерные следы трилобитов в палеонтологической летописи, как уже было сказано ранее, обнаруживаются даже немного раньше, чем сами эти членистоногие животные.

Отсутствие внешних признаков специализации ножек, окружавших ротовое отверстие, не позволяет достоверно судить о характере пищевых объектов, которые использовали трилобиты. Однако в большинстве своем исследователи в этом вопросе достаточно

единодушны и сходятся на том, что трилобиты были сапрофагами, то есть использовали «мертвую» органику животного и растительного происхождения. Наличие хорошо развитых и вооруженных зубцами и шипиками гнатобаз (проксимальных эндитов) не только на головных, но и на всех туловищных конечностях, позволяет предполагать, что трилобиты собирали пищу с поверхности дна или в толще ила всеми своими ножками. Пищевые частицы поступали в длинную, тянущуюся вдоль всего тела пищевую бороздку и проксимальными эндитами транспортировались вперед к ротовому отверстию. Наряду с сапрофагией трилобитам, вероятно, было свойственно и хищничество. Причем их жертвами были не только мелкие обитатели поверхности дна и толщи ила, случайно захватываемые вместе с органическим детритом, но и относительно крупные организмы. Об этом прямо свидетельствуют результаты изучения «ископаемых следов» (fossil traces). Пелагические и, в первую очередь, планктонные формы (Agnostida), по-видимому, были активными фильтраторами

Положение трилобитов в системе членистоногих животных долгое время не вызывало особых сомнений. Как уже было сказано ранее, их вместе с хелицеровыми включали в группу «Amandibulata» или Arachnomorpha. При этом трилобиты обычно рассматривались как базальная группа, от которой и произошли хелицеровые. Основанием для этого служило некоторое внешнее сходство трилобитов с наиболее древними представителями Xiphosura — мечехвостов (см. ниже). Однако за последние два десятилетия ситуация коренным образом изменилась. Родство трилобитов и древних хелицеровых уже не кажется таким бесспорным. Как уже было сказано выше, происхождение большой группы Chelicerata некоторые исследователи ныне связывают с древней палеозойской группой организмов, обладавших «большими хватательными придатками» (Anomalocarida и родственные им формы) (подробнее см. также с. 000). Что же касается Trilobita, то некоторые исследователи не исключают возможность их сближения с ракообразными. В первую очередь сказанное относится к упоминавшейся ранее специализированной группе Agnostida.

## Chelicerata, или хелицеровые (подтип)

*Материал.* Материалом для знакомства с особенностями организации хелицеровых могут служить самые разные представители рассматриваемого таксона, большинство из которых обильно представлено в нашей фауне. При наличии в музейных и учебных коллекциях экзотических южных форм можно использовать и их в качестве дополнительного демонстрационного материала. Так как большинство доступных форм, представленных в нашей фауне, обладает небольшими размерами, то проводить полное анатомическое вскрытие изучаемых объектов в рамках обычных учебных занятий не представляется возможным. В этом случае стоит ограничиться демонстрацией отдельных анатомических препаратов.

На наш взгляд, подбор объектов должен быть таким, чтобы студенты получили достаточно полное представление о морфологическом разнообразии хелицеровых, особенностях их сегментарного состава и тагомозиса. Минимальный набор может включать скорпиона, паука и иксодового клеща. Ниже приведено описание более широкого круга форм, которые могут быть включены в программу занятий, — представителей таксонов Xiphosura, Scorpiones, Uropygi, Amblypygi, Pseudoscorpiones, Solifugae и Parasitiformes.

В состав этого крупного таксона, монофилетичность которого никем серьезно не подвергается сомнению, входит несколько субтаксонов ископаемых и современных организмов, внешне довольно сильно отличающихся друг от друга, но

обладающих единым планом строения и сходным сегментарным составом тела. Основная масса современных форм представлена наземными (а зачастую и настоящими сухопутными) видами. Их объединяют в группу Arachnida — паукообразные. В определении границ этой группы исследователи достаточно единодушны. Противоречивые точки зрения высказываются лишь по поводу родственных связей между отдельными таксонами (отрядами) — Scorpiones, Acariformes, Uropygi, Amblypygi, Pseudoscorpiones, Solifugae, Araneae, Parasitiformes и др.) и их положения на филогенетическом древе.

Не столь однозначно решается вопрос о второй группировке — «Merostomata», представленной исключительно первичноводными очень древними формами, корни которых уходят в нижний палеозой. В составе этой группы традиционно объединяют два хорошо очерченных таксона. Это как ископаемые, так и современные мечехвосты — Xiphosura и обитавшие в палеозое ракоскорпионы — Eurypterida. Однако, по мнению некоторых исследователей, мечехвосты и ракоскорпионы довольно далеко отстоят друг от друга и должны рассматриваться как два самостоятельных таксона высокого ранга (класса).

То, что все хелицеровые характеризуются единым планом строения, практически ни у кого и никогда не вызывало особых сомнений. Тем не менее, как только речь заходит о конкретном анализе особенностей их тагмозиса и сегментарно-го состава, мнения современных исследователей расходятся очень существенно.

Традиционно в теле хелицеровых выделяют два крупных отдела — г о л о в о г р у д ь и б р ю ш к о. Головогрудь, за редкими исключениями, образована полностью слившимися сегментами, прикрытыми сверху (дорсально) единым спинным щитом. Последний довольно часто называют карапаксом<sup>36</sup>, хотя лучше для его обозначения использовать другие термины — п е л ь т и д и й или с к у т у м. Брюшко у многих хелицеровых сохраняет все внешние проявления сегментации, однако, у ряда форм сегменты брюшка полностью сливаются друг с другом. У паразитиформных клещей (Parasitiformes) — одних из самых специализированных представителей рассматриваемого таксона — головогрудь и брюшко объединяются в единое, полностью утратившее первичные границы между сегментами тело (см. с. 000, 000). Иногда брюшко, как это имеет место у скорпионов, отчетливо разделяется на два внешне отличающихся отдела — ш и р о к о е п е р е д н е б р ю ш и е и более узкое з а д н е б р ю ш и е (см. с. 000).

Приведенная выше схема разделения тела хелицеровых на отделы очень широко распространена как в старой, так и в более современной учебной литературе (см. например, «Зоология беспозвоночных». Рупперт и др. Т. 3. Членистоногие. М.: Академия, 2008). Однако не всегда ее используют строго и корректно, в результате чего границы между отделами (в первую очередь между передне- и заднебрюшием) оказываются плавающими и не совпадают у представителей разных таксонов.

В научной литературе существует и другой подход к анализу особенностей тагмозиса хелицеровых. В теле последних выделяют два отдела — п р о с о м у (= головогрудь) и о п и с т о с о м у. Опиостому, в свою очередь, подразделя-

Таблица 1

## Сравнительный анализ сегментарного состава тела хелищеровых

		I			II			III	
		По: Snodgrass			По: Pross, Rempel и др.			По: Scholtz, Edgcombe, Harzsch, Walossek и др.	
Отделы мозга	№№ сегментов	Органы и сегментарные придатки			№№ сегментов	Органы и сегментарные придатки			№№ сегментов
		Акрон	Ok (A1) -	Ok Ch		Акрон	Ok Lbr (A1) -	Ok Ch	
Протоцеребрум	Акрон				I				
Дейтоцеребрум	I				II			I	
Тридоцеребрум	II				III		Ch	II	Pdp
	III			Pdp	IV		Pdp	III	Pd I
	IV			Pd I	V		Pd I	IV	Pd II
	V			Pd II	VI		Pd II	V	Pd III
	VI			Pd III	VII		Pd III	VI	Pd IV
	VII			Pd IV	VIII		Pd IV	VII	Chil, -
	VIII		Chil, -		IX		Chil, -	VIII	Go
	IX		Go		X		Go	IX	+
	X		+		XI		+	X	+
	XI		+		XII		+	XI	+
	XII		+		XIII		+	XII	+
	XIII		+		XIV		+	XIII	+
	XIV		+		XV		+	XIV	-
	XV		-		XVI		-	XV	-
	XVI		-		XVII		-	XVI	-
	XVII		-		XVIII		-	XVII	-
	XVIII		-		XIX		-	XVIII	-
	XIX		-		XX		-	XIX	-
	XX		-		XXI		-	XX	-
	XXI		-		Тельсон		-	Тельсон	-
	Тельсон		-		Тельсон		-	Тельсон	-

Примечание к табл. 1. В таблице отражены лишь основные точки зрения на сегментарный состав тела хелицерных, базирующиеся на результатах классических и современных исследований в области эволюционной морфологии, эмбриологии, нейроморфологии и палеонтологии. В качестве основы использован наиболее полный набор сегментов и сегментарных придатков, встречающийся лишь у эвриптерид и скорпионов.

Цифры I—XXI — сквозная нумерация сегментов; Ch — хелицеры; Chil — хилярии; Go — половая крышка; Lbr — лабрум, Ok — глаза; Pd I—Pd IV — ходные ноги просомы; Pdp — педипальпы.

«<-» — модифицированные конечности на сегментах мезосомы; «>-» — придатки на акроне, II, VII и всех сегментах метасомы отсутствуют.

Двойными линиями показаны границы между отделами тела, принимаемые в современных изданиях; жирной линией помечена граница между просомой и мезосомой, принимающаяся в более старых работах.

Таблица 2

Сегментарный состав переднего конца тела «Mandibulata» и Chelicerata по разным авторам

Отделы мозга	По: Snodgrass			По: Rempell			По: Sholtz, Hartzel и др.		
	№№ сегментов	Придатки Mandibulata	Chelicerata	№№ сегментов	Придатки Mandibulata	Chelicerata	№№ сегментов	Придатки Mandibulata	Chelicerata
Протоцеребрум	Акрон	Глаза	Глаза	Акрон	глаза	Глаза	Преантенальный отдел	Глаза	Глаза
Дейтоцеребрум		A I	-	I	Lbr	Lbr		Lbr (?)	Lbr (?)
Тритоцеребрум	I	A II/-	Ch	II	A I	-	I	A I	Ch
	II	Md	Pdp	III	A II/-	Ch	II	A II/-	Pdp
	III	Mx I	Pd	IV	Md	Pdp	III	Md	Pd
	IV	Mx II	Pd	V	Mx I	Pd	IV	Mx I	Pd
	V	Pd	Pd	VI	Mx II	Pd	V	Mx II	Pd
	VI	Pd	Pd	VII	Pd	Pd	VI	Pd	Pd
	VII	Pd	Chil/-	VIII	Pd	Pd	VII	Pd	Chil/-
				IX	Pd	Chil/-	VIII	Pd	GO

Примечание. A I — антенны I, A II — антенны II, Ch — хелицеры, Chil — хилярии, Lbr — лабрум, Go — модифицированные мезосомальные конечности, расположенные на половом сегменте (чаще всего, половые крышки), Md — мандибулы, Mx I — максиллы I, Mx II — максиллы II, Pd — ходная нога, Pdp — педипальпа, «>-» — придатки отсутствуют, римские цифры I—VIII — порядковые номера сегментов.

ют на мезосому и метасому. Границы между этими отделами хорошо маркируют распределение и характер региональной специализации сегментарных конечностей. Просома всегда несет шесть пар конечностей, из которых одна или две первые пары превращаются в специализированные придатки — хелицеры и педипальпы, так или иначе связанные с реализацией трофической и сенсорной функций. Хелицеры имеются у всех хелицероных, а вот педипальпы только у эвриптерид (Eurypterida) и паукообразных (Arachnida). Оставшиеся, соответственно, 4 или 5 пар конечностей, как правило, выполняют локомоторную функцию и представляют собой достаточно типичные ходные ноги.

Следующая за просомой мезосома также исходно обладает конечностями, но последние всегда крайне специализированы и имеют совершенно иное назначение, нежели конечности просомы. Это и генитальные придатки — половые крышки, и органы водного (жаберные книжки) и воздушного (легкие, или легочные книжки) дыхания, и элементы совершенного прядильного аппарата — паутинные бородавки, и т. д. Только у представителей одной группы — Xiphosura все сегменты мезосомы несут подобные модифицированные придатки (с. 000). Среди остальных хелицероных наиболее полно мезосомальные конечности представлены у представителей двух таксонов — Eurypterida и Scorpiones. У них полностью исчезает лишь самая первая пара придатков этой тагмы — конечности 1-го сегмента мезосомы (= 1-го опистосомального сегмента, или  $O_1$ ). Более специализированные современные наземные формы частично или даже полностью утратили конечности мезосомы.

Последний отдел тела хелицероных (метасома), по-видимому, у всех хелицероных конечностей лишен исходно. Во всяком случае, взрослые особи как ископаемых, в том числе и палеозойских, так и современных форм никаких остатков метасомальных придатков не сохранили<sup>37</sup>. Сказанное ни в коей мере не исключает того, что хелицероные произошли от форм, имевших подобно трилобитам сегментарные придатки на всех сегментах тела.

Наиболее серьезные разногласия возникают при анализе сегментарного состава тела хелицероных. Это касается и подсчета общего количества сегментов, и распределения их по конкретным отделам. В настоящем издании мы принимаем следующую схему: просома — 6 сегментов, опистосома — 13 (мезосома — 7, метасома — 6), или 6–7–6 (см. табл. 1 и рис. 36)<sup>38</sup>. При этом необходимо учитывать, что, хотя общее количество сегментов (всего 19) в приводимом ниже анализе полностью совпадает с классическими литературными данными (Snodgrass, Беклемишев и др.), схемы эти коренным образом *отличаются* друг от друга. Это обусловлено тем, что существенно изменились наши представления об особенностях иннервации самых передних придатков и их связи с соответствующими отделами мозга (см. табл. 1, 2).

Долгое время в литературе, главным образом в учебной, доминировала точка зрения, наиболее полно и четко сформулированная в свое время Снодграссом. Сторонники этих идей исходили из общепринятого в XX веке положения о близком родстве кольча-

тых червей (Annelida) и членистоногих животных (Arthropoda). То, что членистоногие являются прямыми эволюционными потомками кольцецов, по мнению большинства исследователей, подтверждало единство плана строения представителей этих двух таксонов. Не прекращались попытки установить соответствие между отдельными структурными элементами тела членистоногих и сходными структурами кольцецов. В рамках этой парадигмы акрон — нерасчлененная и вообще лишенная признаков сегментации предротовая лопасть Arthropoda, естественно, рассматривался как гомолог простомииума Annelida. На акроне членистоногих, как считалось, расположены первая пара членистых придатков — антенны I (A I), хорошо выраженные у трилобитов (см. с. 000), ракообразных (см. с. 000), многоножек и Нехарода (см. с. 000), и глаза (см. табл. 2). В качестве придатков акрона A I сопоставлялись с пальпами полихет и не рассматривались как сериальные гомологи, т. е. как настоящие конечности. Счет последним начинался со второй пары придатков — у ракообразных это антенны II (A II), а у многоножек и шестиногих они вторично отсутствуют (см. с. 000). Подтверждением такой трактовки служило и то обстоятельство, что все упоминавшиеся выше структуры иннервируются от разных отделов мозга членистоногих: глаза — от протоцеребрума, A I — от дейтоцеребрума, A II — от тритоцеребрума. При этом многие исследователи считали, что прото- и дейтоцеребрум — это производные собственно надплоточного ганглия полихет, т. е. они исходно располагались перед ротовым отверстием (занимали прероральное положение). Что же касается тритоцеребрума, то он, по общему мнению, представляет собой первый

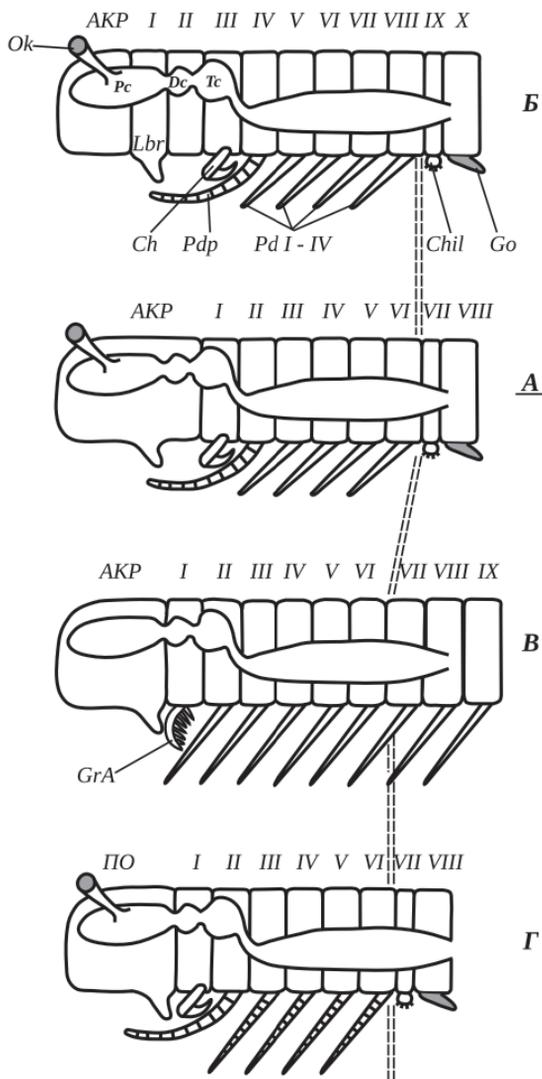


Рис. 36. Схема сегментарного состава переднего конца тела хелицеровых. Составлена по данным из разных источников.

*Ch* — хелицеры, *Chil* — хилярии, *Dc* — дейтоцеребрум, *G* — половые крышки, *GrA* — большие хватательные придатки предковых форм, *Pc* — протоцеребрум, *Pd* — ходные ноги, *Pdp* — педипальпы, *Tc* — тритоцеребрум.

A — по: Snodgrass; B — по: Rempel; Pross; B, Г — по: Sholtz, Edgecombe; Walossek; Harzch, и др.

истинный сегментарный ганглий, который в процессе цефализации оказался интегрированным в состав сложного мозга. Это означает, что он исходно располагался за ротовым отверстием, т. е. *п о с т о р а л ь н о*, о чем убедительно свидетельствует сохраняющаяся тритоцеребральная поперечная комиссура — она огибает передний отдел пищеварительного тракта *с з а д и*. Такая ситуация могла возникнуть лишь в одном случае — правая и левая доли первого сегментарного ганглия, исходно располагавшегося позади рта и пищевода, вторично сместились вперед по коннективам, а связывающий их поперечный мостик (комиссура) при этом сильно вытянулся и изогнулся в виде буквы U, ветвями вперед.

Сопоставление организации переднего конца тела всех остальных членистоногих и хелицевых давало серьезный повод считать, что представители последних полностью утратили придатки, соответствующие А I. Их хелицеры — это первая пара настоящих конечностей, т. е. истинных сериальных гомологов. Иннервируются они, как считалось, от тритоцеребрума (см. рис. 36, А, табл. 1) и соответствуют А II ракообразных (табл. 2).

Однако эта простая и логичная схема не выдержала испытания временем. Основываясь на эмбриологических данных, Ремпель (Rempel) утверждал, что головная тагма членистоногих включает *акрон* и *6 сегментов* — преантеннальный, сегмент антенн I, сегмент антенн II и три челюстных сегмента (Md, Mx I, Mx II) (см. рис. 71, В). И сам Ремпель, и его последователи считали, что придатки так называемого преантеннального сегмента в процессе эволюции превратились в верхнюю губу, или лабрум (labrum).

Позднее эту точку зрения подкрепили, как казалось вначале, результаты молекулярно-биологических исследований. Было показано, что развитие лабрума, практически всегда закладывающегося в виде парного зачатка, и развитие А I, в сегментарной природе которых к этому времени сомнений уже ни у кого не оставалось, и последующих придатков контролируют одни и те же гены.

Однако гомологизация лабрума с сегментарными конечностями не была принята многими специалистами, тем более что даже сторонники сегментарной природы этой структуры не всегда сходятся в том, к какому именно сегменту она относится.

Острая дискуссия возникла и по поводу возможности существования еще одного самостоятельного преантеннального сегмента — окулярного. При этом одни исследователи (Poradić, и др.) считают окулярный сегмент истинно первым сегментом тела (см. рис. 71, Г) и не включают в число сериальных гомологов лабрум. Другие же, основываясь на результатах изучения развития Nephropoda, насчитывают в составе головы Mandibulata 2 преантеннальных сегмента — лабральный и окулярный (рис. 71, Д) (Schmidt-Ott, и др.). Таким образом, общее число сегментов в составе головы Arthropoda достигает 7, естественно не считая предшествующего им акрона.

По мнению ряда исследователей (Scholtz, Edgcombe, и др.), современные эмбриологические, нейроморфологические и молекулярно-биологические данные, скорее свидетельствуют о наличии в составе головы членистоногих помимо акрона лишь **п я т и** сегментов (рис. 71, Б). Т. о., у настоящих членистоногих животных (Euarthropoda) *н е р в ы м* сериальным гомологом является *сегмент А I*, а сами эти придатки гомологичны настоящим сегментарным конечностям. Эта точка зрения все чаще находит свое отражение и в учебной зоологической литературе.

Согласно взглядам некоторых современных палеонтологов (Waloszek, Chen, Müller, и др.), первичная голова древних членистоногих включала всего **4** сегмента. Однако не следует думать, что это возвращение к взглядам Снодграсса (см. выше). Первым настоящим сегментом эти исследователи, как и многие другие, считают сегмент А I, но при этом они не относят к числу исходных головных сегментов Мх II (см. с. 000), который, по их мнению, включился в процесс цефализации много позднее. Правда, в более поздних работах они добавляют к этим первичным четырем сегментам еще один — уже упоминавшийся

ранее окулярный сегмент. В этом случае количество первичных головных сегментов возрастает до 5, но со сдвигом на один шаг вперед.

Т. о. на протяжении почти всего XX века не прекращались попытки показать, что так называемый «акрон» членистоногих это не гомолог простомуиму полихет, а сложное образование, включающее, скорее всего рудимент предротовой лопасти и какое-то количество интегрировавшихся с ним сегментов. Практически все современные исследователи признают, что А I — это настоящие сегментарные гомологи, т. е. конечности сегмента, предшествовавшего сегменту А II. Никакого отношения к придаткам простомуиму полихет — пальпам они не имеют. А вот в отношении других структур, расположенных на переднем конце тела членистоногих, исследователи, как уже было сказано выше, далеко не столь единодушны. Одни в качестве крайне специализированных и видоизмененных конечностей рассматривают упоминавшийся выше лабрум (с. 000) (у хелицеровых его иногда называют рострумом), который практически всегда закладывается перед ротовым отверстием в виде парного зачатка. Соответственно, эти специалисты в составе преантеннального участка выделяют и особый **лабральный сегмент** (см. рис. 36, Б). В то же время другие зоологи категорически отрицают и гомологичность лабрума конечностям да и само существование такого сегмента. Не меньше споров вызывает природа и происхождение глаз, приуроченных к переднему концу тела. В ряде исследований постулируется наличие в преантеннальной области еще и специального **окулярного** (глазного) **сегмента** (см. рис. 71, Д). Учитывая отсутствие единого мнения по этим вопросам среди специалистов, в качестве рабочей мы принимаем схему, в которой **преантеннальный отдел (ПО)** рассматривается как единое целое, имеющее вторичное происхождение и сложный, пока еще окончательно не установленный состав — собственно акрон (= рудимент предротовой лопасти)<sup>39</sup> с одним или двумя сегментами, предшествующими сегменту А I. В любом случае, с ПО в своем происхождении связаны глаза и, возможно, лабрум. Соответственно, ниже сквозная нумерация сегментов (римские цифры) ведется, начиная с сегмента А I (Mandibulata), или соответствующего ему сегмента в теле хелицеровых (Chelicerata) (см. табл. 1, колонка III; рис. 36, В, Г).

Однако необходимо помнить, что соотношение тех или иных сегментов переднего конца тела у представителей этих двух только что упомянутых группировок в последнее время тоже стало предметом серьезной дискуссии (см. табл. 1 и 2). Как уже было сказано выше, долгое время доминировала точка зрения, согласно которой хелицеры (Ch) — первая пара специализированных придатков на просоме хелицеровых — соответствует А II ракообразных (см. табл. 1, колонка II; табл. 2), т. е. являются сегментарными придатками **II сегмента** по принятой в настоящем издании нумерации (рис. 71 Б). Придатки, гомологичные А I ракообразных и шестиногих, у хелицеровых, по общему мнению, отсутствуют (рис. 36, А, Б) С этими взглядами хорошо согласуются и традиционные представления о строении мозга у хелицеровых (с. 000). Считается, что утрата этих конечностей обусловила и сильную редукцию дейтоцеребрума, от которого и иннервируется эта пара придатков.

Однако и эти, вошедшие во все учебники представления за последнее десятилетие подверглись коренному пересмотру. Результаты современных нейроморфологических исследований (Mittmann, Scholtz, Müller, Harzch и др.) однозначно показали, что в процессе развития хелицеровых дейтоцеребрум в составе их мозга не просто закладывается, но и сохраняется в дальнейшем. Более того, выяснилось, что дейтоцеребрум, также как и тритоцеребрум, исходно был сегментарным ганглием и входил в состав брюшной нервной цепочки, т. е. располагался позади самых начальных отделов пищеварительного тракта — глотки и пищевода. Об этом однозначно свидетельствует наличие постэзофагальной комиссуры, соединяющей правую и левую доли дейтоцеребрума — парные ганглии в процессе цефализации сместились вперед и вошли в состав сложного мозга, а вот соеди-

няющая их комиссура сохранила исходное положение. Аналогичное картина наблюдается и в отношении тритоцеребрума, сегментарное происхождение которого вообще никогда не вызывало сомнений. Те же нейроморфологические исследования однозначно показали, что хелицеры иннервируются от дейтоцеребрума, а не от тритоцеребрума, как считалось долгое время. Следовательно, **первая пара придатков хелицеровых представляет собой конечности I сегмента и полностью соответствует А I ракообразных и шестиногих**. Следующая за ними пара конечностей — педипальпы — это сегментарные придатки II сегмента, гомологичные А II. Иннервируются они, соответственно от тритоцеребрума.

Таким образом, основой для дальнейшего сравнительного анализа организации разных представителей Chelicerata служит следующая схема их сегментарного состава и тагмозиса (табл. 3).

**Просома** включает преантеннальный отдел (ПО), с которым связаны расположенные на нем глаза и, возможно, лабрум, и 6 сегментов (I–VI), несущих последовательно расположенные хелицеры (I), педипальпы (II) и 4 пары ходных ног (III–VI).

**Опистосома** образована 13 сегментами (VII–XIX, или  $O_1$ – $O_{13}$ ). Она, в свою очередь, подразделяется на 2 отдела. **Мезосома** состоит из 7 сегментов (VII–XIII, или  $O_1$ – $O_7$ ), из которых VII ( $O_1$ ) сегмент часто в той или иной мере подвергается редукции или превращается в стебелек и (за одним исключением) конечностей лишен; 6 оставшихся сегментов исходно несут специализированные мезосомальные конечности. **Метасома** включает 6 сегментов (XIV–XIX, или  $O_8$ – $O_{13}$ ) и тельсон; сегментарные конечности отсутствуют.

Как уже говорилось выше, максимальный набор конечностей хелицеровых, не считая придатков преантеннального отдела — глаз и лабрума, составляет 12 пар (у мечехвостов — 13; см. с. 000). Исходным типом конечности хелицеровых несомненно является ходная нога (III–VI сегменты просомы). В подавляющем большинстве случаев она одноветвиста, т. е. образована одним рядом последовательно расположенных члеников. Единственное исключение составляют лишь 6-я пара ходных ног и большая часть мезосомальных конечностей мечехвостов (подробнее см. с. 000 и Примечания<sup>34, 44</sup>). Согласованная система обозначения члеников, входящих в состав конечности, отсутствует. В литературе, в том числе и в учебной, можно встретить несколько вариантов номенклатуры образующих их подомеров (табл. 4).

В настоящем издании мы используем схему обозначения члеников, чаще других встречающуюся в литературе. Типичная просомальная конечность (ходная нога) состоит из основного членика — **кокса** (соха), **вертлуга** (trochanter), **бедр**а (tibia), **пателлы**, или колена (patella), **голен**и (femur) и **лапки** (tarsus). Лапка в свою очередь может быть цельной, как например, у мечехвостов, но очень часто она оказывается расчлененной на несколько подвижно соединенных члеников. Чаще всего, их три — **основной членик** (basitarsus, или metatarsus), собственно **лапку** (tarsus) и **предлапку**, или коготковый членик (pretarsus). Последний на своем дистальном конце несет парные коготки и дополнительные непарные выросты.

Таблица 3

Сегментарный состав тела представителей разных таксонов хелицераров

Сегменты	Отделы тела		Xiphozura		Scoriones	Urogygi	Amblyurygi	Solifugae		Pseudo-scorpiones	Aranei	Parasiti-formes	
	Просома	Тельсон	Тагмы	Придатки				Глаза	II				Глаза
ПО	Просома		Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	
I			Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	
II			Pd <sub>1</sub>	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP	PdP
III			Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>	Pd <sub>1</sub>
IV			Pd <sub>3</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>	Pd <sub>2</sub>
V	Pd <sub>4</sub>	Pd <sub>3</sub>	Мзп Pd <sub>3</sub>	Мзп Pd <sub>3</sub>	Pd <sub>3</sub>	Pd <sub>3</sub>	Pd <sub>3</sub>	Pd <sub>3</sub>					
VI	Pd <sub>5</sub>	Pd <sub>4</sub>	Мтп Pd <sub>4</sub>	Мтп Pd <sub>4</sub>	Pd <sub>4</sub>	Pd <sub>4</sub>	Pd <sub>4</sub>	Pd <sub>4</sub>					
VII — O <sub>1</sub>	Хилирии			Хилирии	Хилирии	Хилирии							
VIII — O <sub>2</sub>	Связка	Половая крышка	Go	Go	Go	Go	Go	Go					
IX — O <sub>3</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
X — O <sub>4</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XI — O <sub>5</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XII — O <sub>6</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XIII — O <sub>7</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XIV — O <sub>8</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XV — O <sub>9</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XVI — O <sub>10</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XVII — O <sub>11</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XVIII — O <sub>12</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
XIX — O <sub>13</sub>		Жаб. кн.	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr					
Тельсон	Тельсон	Хвостовая игла	Тельсон с хвостовой иглой										

Примечание. I–XIX — порядковые номера сегментов; O<sub>1</sub>–O<sub>13</sub> — сегменты опистосомы; ПО — сегменты опистосомы; ПО — преантенальный отдел; Жаб. кн. — жаберная книжка; Лег. кн. — легочная книжка; Tr — трахеи; Паут. бор. — паутинные бородавки; Tr — трахеи; Паут. бор. — широкие сегменты «переднебрюшья», лишенные конечностей; «←» — узкие сегменты «заднебрюшья», лишенные конечностей; «глаза →» — глаза есть или отсутствуют; «←» — сегмент сильно редуцирован.

Состав просомальной конечности (ходной ноги) хелицеровых по разным источникам

Источник	Названия члеников						
	Кокса (coxa)	Вертлуг (trochanter)	Бедро (femur)	Голень (tibia)	Основной членик лапки (basitarsus)	1-й членик лапки	Лапка (tarsus) 2-й членик лапки
Иванов и др. 1983. Большой практикум. Ч. 2.							
Руперт и др. 2008 Зоология беспозвоночных. Т. 3.	Кокса (coxa)	Вертлуг (trochanter)	Бедро (femur)	Колено (patella)	Голень (tibia)	Предлапка (metatarsus)	Лапка (tarsus)
Зоология беспозвоночных в двух томах. 2008. Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1.	Кокса (coxa)	Вертлуг (trochanter)	Бедро (femur)	Колено (patella)	Голень (tibia)	Лапка (tarsus)	Предлапка (pretarsus)
Система, принятая в настоящем издании (составлена по разным источникам)	Кокса (coxa)	Вертлуг (trochanter)	Бедро (femur)	Колено (patella)	Голень (tibia)	Основной членик лапки (basitarsus)	Лапка (tarsus)
							Котгоновый членик (pretarsus)
							Предлапка (pretarsus)

Приведенная обобщенная схема расчленения типичной ходной ноги хелицеровых довольно часто подвергается изменениям. У некоторых форм основные членики (коксы) педипальп и ходных ног (всех или хотя бы только передних двух пар) несут направленные в сторону мидсагиттальной плоскости массивные зазубренные выросты — гнатобазы (иногда их называют коксэндитами), тем или иным способом, участвующие в питании животного (см. ниже). У ряда представителей рассматриваемого таксона на некоторых члениках (бедро, лапка) всех или только части ножек вторично формируются кольцевые перетяжки (неподвижные сочленения), рассекающие соответствующий членик на два обычно неравных по длине фрагмента (см. с. 000, 000). В ряде случаев коготковый членик подвергается настолько сильной редукции, что рассмотреть его становится трудно. У мечехвостов ходные ноги лишены когтков и, за исключением последней пары, как правило, оканчиваются клешней (chela). Клешня формируется за счет двух последних члеников — голени и лапки. На голени, сбоку от основания лапки образуется длинный неподвижный вырост, направленный вперед и располагающийся параллельно лапке. Это — неподвижный палец клешни. Лапка же образует подвижный палец, который с помощью специальных мышц может отводиться в сторону, а потом с силой прижиматься к неподвижному пальцу (см. также с. 000). В не-

которых случаях членики конечностей вторично распадаются на многочисленные узкие кольца, так что вся ножка превращается в длинный и гибкий жгут (см. с. 000).

Первые две пары конечностей просомы претерпели заметные изменения. Прежде всего, это касается х е л и ц е р. Исходной формой для всех Chelicerata является трехчленистая хелицера, состоящая из основного членика и терминальной клешни (см. с. 000 и рис. 40, А). Однако у представителей большинства групп хелицерных количество члеников в составе хелицеры сокращается до двух. При этом у одних форм они сохраняют форму клешни, тогда как у других их строение заметно меняется. Концевой членик располагается терминально на свободном конце основного, а последний полностью лишен направленного вперед выроста — неподвижного пальца. Концевой членик, часто приобретающий форму острого и слегка изогнутого когтя, способен сильно отклоняться назад и плотно прижиматься к основному членику. На поверхности последнего в этом месте располагается продольная бороздка с острыми часто зазубренными краями (см. с. 000 и рис. 48, 63, А). У «ракообразных» аналогичная конструкция называется п о д к л е ш н е й (subchela), или л о ж н о й к л е ш н е й (см. с. 000).

Конечности второй пары — п е д и п а л ь п ы исходно характеризуются полным набором члеников, что не мешает им демонстрировать удивительное морфологическое разнообразие. У представителей разных таксонов педипальпы приспособлены для выполнения самых разных функций — схватывание добычи и оборона, сенсорная функция, участие в процессе осеменения самки и т. п. Соответственно, у одних форм они имеют вид мощных, хотя и вполне типичных клешней (скорпионы — с. 000, телефоны — с. 000, псевдоскорпионы — с. 000), у других же эти клешни преобразуются в длинные рычаги—манипуляторы (фрины — с. 000), или тонкие и длинные щупальцевидные придатки (сольпуги — с. 000). У кровососущих клещей (Parasitiformes — с. 000, 000 и рис. 65) педипальпы вместе с модифицированными хелицерами превращаются в крайне специализированный ротовой аппарат, приспособленный для питания кровью позвоночных животных.

Разные группы хелицерных заметно отличаются друг от друга степенью склеротизации кутикулы. Более того, часто бывают хорошо выражены региональные различия между сегментами из разных отделов тела. В одних случаях на сегментах, в первую очередь опистосомы, сохраняются т е р г и т ы и с т е р н и т ы, разделенные сравнительно узкой мягкой плевральной зоной. Такие же отношения в целом сохраняются и на просоме. Правда, тергиты в этом случае полностью (реже частично — см. с. 000) сливаются и образуют упоминавшийся выше пельтидий (скутум), а стерниты — с т е р н у м (рис. 43, Б; 63, А). В промежутках между ними к мягким покровам плевры крепятся ходные ноги.

В некоторых случаях имеет место практически полная склеротизация кутикулы, одевающей те или иные сегменты. При этом покровы сегмента превращаются в сплошное жесткое кольцо, лишенное эластичных сочленений. Подобное имеет место в метасомальных сегментах скорпионов (с. 000). В других же — склеротизация выражена слабо, так что покровы большей части поверхности тела оста-

ются мягкими и растяжимыми. У самок паразитиформных клещей это связано с необходимостью поглощения больших объемов крови во время питания на животном-хозяине (подробнее см. с. 000, 000).

С покровами тесно связаны многочисленные и весьма разнообразные в функциональном отношении «кожные» железы. В своем происхождении они являются производными гиподермы, подстилающей кутикулу. Располагаться они могут в самых разных частях тела. К их числу относятся ядовитые железы пауков, скорпионов, псевдоскорпионов и ряда других форм. Паутинные железы присущи паукам, ложноскорпионам и некоторым акариформным клещам. К этой же категории относятся и выполняющие защитную функцию пахучие железы телифонов (с. 000), сенокосцев и некоторых других.

Мышечная система Chelicerata, как у остальных членистоногих, крайне специализирована и представлена многочисленными мышечными пучками. Наиболее сложно дифференцированы мышцы просомы, обеспечивающие работу всех просомальных конечностей.

С мышцами тесно связан расположенный в просоме многих хелицеровых (исключение составляют сольпуги) внутренний скелет (эндоскелет), или эндохондрит, имеющий не эктодермальное, а мезодермальное происхождение. Эндохондрит представляет собой V-образно изогнутую пластинку, к которой крепятся мышечные пучки, направляющиеся к дорсальной и вентральной поверхностям тела. Частично с ним связаны и мышцы, обеспечивающие движение конечностей. В опистосоме остатки внутреннего скелета сохраняются только у скорпионов и мечехвостов.

Организация пищеварительного тракта хелицеровых во многом определяется особенностями их питания. Представители древней группы Xiphosura (мечехвосты) сохранили архаичный тип питания — это преимущественно детритофаги, хотя вместе с органическим детритом они могут поедать и разных мелких животных. На пищу они напозадают сверху и собирают ее с помощью основных члеников практически всех просомальных конечностей. Соответственно, их ротовое отверстие расположено вентрально между основаниями передних конечностей и заметно смещено назад от переднего края тела. Хорошо развитые гнатобазы ходных ног с боков ограничивают пищевую борозду, которая фактически представляет собой предротовую полость. Рот ведет в узкий пищевод. Последний направляется вперед и, постепенно расширяясь, превращается в мешковидный зоб, открывающийся в мускулистый жевательный желудок. Вместе зоб и жевательный желудок часто обозначаются как провентрикулюс. Далее следует довольно длинная средняя кишка, в расширенную переднюю часть которой открываются две пары протоков пищеварительной железы, или «печени». Этот слегка вздутый передний участок средней кишки иногда называют «желудком» (вентрикулюсом), а длинную заднюю часть, имеющую вид узкой прямой трубки «кишечником». Так называемая «печень» представляет собой крупное рыхлое тело, образованное многочисленными ветвящимися трубочками. По сути

дела — это слепые выросты средней кишки, в просвете которых и происходит переваривание и всасывание пищи. В опистосоме средняя кишка соединяется с эктодермальной задней кишкой. Это выстланный кутикулой слегка расширенный ректум. Последний открывается наружу анальным отверстием на заднем конце опистосомы.

В отличие от мечехвостов практически все паукообразные (Arachnida) — хищники, поглощающие жидкую пищу. Исключение из этого правила достаточно редки (например, некоторые акариформные клещи). Переход к активному хищничеству, что неизбежно связано с поимкой и удерживанием часто активной добычи потребовал смещения ротового отверстия вместе с передними просомальными конечностями — хелицерами и педипальпами — вперед. Это привело к исчезновению J-образного изгиба и практически полному выпрямлению пищеварительного тракта. Совмещение же хищничества с почти исключительным поглощением жидкой пищи стало возможным благодаря тому, что паукообразные приобрели способность к внекишечному пищеварению.

В составе пищеварительного тракта сохраняется и получает дальнейшее развитие предротовая полость, стенки которой образованы основными члениками передних конечностей (в том числе и сохраняющимися у скорпионов гнатобазами). В более примитивных случаях схваченную добычу (обычно это мелкие наземные членистоногие) хищник «пережевывает», используя для этого хелицеры (чаще всего клешневидные) и снабженные гнатобазами коксы педипальп, а иногда гнатобазы первой пары ходных ног. Одновременно с этим из ротового отверстия в предротовую полость в изобилии выделяются жидкость, содержащая широкий набор пищеварительных ферментов, продуцируемых в пищеварительной железе средней кишки. В результате подобной механической и химической обработки пища превращается в бесформенную массу, в которой активно протекают процессы пищеварения. Жидкие продукты переваривания всасываются через ротовое отверстие в кишечный тракт. Непереваренные же остатки из предротовой полости выбрасываются наружу.

Подобный способ питания сопровождался приобретением соответствующих адаптаций. Для засасывания жидкости нужны специальные «насосы». Кроме того, необходимо фильтровать поглощаемую жидкость. Хелицеровые приобретают и то, и другое. Первый, грубый фильтр у них присутствует в самой предротовой полости — это массивные щетинки, которые у пауков, например, располагаются на гнатобазах педипальп. Второй, очень тонкий фильтр залегает уже непосредственно в глотке.

Функцию насоса берет на себя передняя кишка. Первый, так называемый глоточный насос формируется за счет усиления мышечной обкладки самой глотки. У некоторых форм в насос превращается и самый задний отдел передней кишки. По сути дела, жевательный желудок мечехвостов у паукообразных преобразуется в сосательный желудок.

У более специализированных форм фактически полностью выпадает акт «разжевывания» пищи — гидролитические ферменты, производимые «печенью» и

поступающие в предротовую полость, тем или иным способом непосредственно вводятся в тело жертвы. Последняя переваривается внутри собственных покровов. Жидкая фракция засасывается хищником через рот, а пустая шкурка отбрасывается.

Последующие отделы пищеварительного тракта в целом дифференцируются по общей для всех хелицеровых схеме. Прямая средняя кишка в своей начальной части принимает протоки «печени», в узких трубочках которой осуществляется не только секреция пищеварительных ферментов, но и протекают завершающие этапы полостного пищеварения. У ряда хелицеровых (и примитивных, и крайне специализированных) в «печени» имеет место внутриклеточное пищеварение. У некоторых форм (в частности у паразитиформных клещей) «печень» как оформленное тело отсутствует — от переднего отдела средней кишки отходит лишь несколько пар достаточно массивных трубчатых выростов.

Задний отдел средней кишки, отделенной от передней части узкой перетяжкой, преобразуется в ректальный пузырь. Именно в него открываются специализированные органы выделения наземных членистоногих — мальпигиевые сосуды (см. с. 000, 000). Последние у наземных хелицеровых имеют энтодермальное происхождение, в отличие от «Mugilopoda» и Hexapoda, у которых мальпигиевы сосуды формируются из эктодермы (см. с. 000).

Последний отдел пищеварительного тракта — задняя кишка — короткая и узкая. Она изнутри выстлана кутикулой и оканчивается анальным отверстием, расположенным на заднем конце тела. Иногда, как, например, у паразитиформных клещей, оно может располагаться на вентральной поверхности опистосомы.

Кровеносная система устроена по общей для всех членистоногих схеме, однако степень ее развития довольно сильно различается у разных хелицеровых. Представители наиболее архаичных группировок (мечехвосты, скорпионы) обладают сложной распределительной системой, включающей хорошо развитое сердце и систему сосудов — артерий и венозных синусов. Однако в пределах рассматриваемого таксона отчетливо выражена тенденция к упрощению кровеносной системы. Исходно трубчатое сердце, правда, не разделенное на отдельные камеры, снабжено несколькими парами остий (у скорпионов их 7 пар). Залегает оно в хорошо выраженном перикардальном синусе, тянущемся вдоль значительной части опистосомы. От сердца отходят передняя и задняя арты и несколько пар боковых артерий. В перикардальный синус, из которого гемолимфа (кровь) и поступает в сердце, открываются четко обособленные легочные синусы, по которым кровь направленно движется от легких (см. ниже) непосредственно в область расположения сердца. В литературе их часто называют венозными синусами.

У представителей более продвинутых групп сердце укорачивается, а количество остий сокращается. Так, у высших пауков их всего три пары. В связи с исчезновением легких и заменой их трахейной системой заметно упрощается и система транспортных путей — сосудов и венозных синусов, обеспечивающих канализированное перемещение гемолимфы. Миниатюризация, свойственная не-

которым группам хелицеровых, лишь усиливает эти тенденции. У паразитиформных клещей сердце, несущее всего 2 пары остий, становится мешковидным, а отходящий от него вперед сосуд (аорта) в области нервного узла расширяется. Из этого расширения, называемого *нервным синусом*, гемолимфа изливается непосредственно в полость тела — *гемоцель*. Лишь в ходные ноги от синуса отходят 4 пары узких сосудов. У многих имеющих микроскопические размеры акариформных клещей кровеносная система редуцируется полностью.

Органы дыхания хелицеровых представлены образованиями двух типов. С одной стороны это органы, обеспечивающие строго локальное поступление кислорода в организм, что у крупных форм делает необходимым последующую его транспортировку к органам-потребителям. Это обстоятельство, в свою очередь, предопределяет наличие хорошо развитой распределительной системы, обеспечивающей в той или иной степени канализированный перенос кислорода. К таким органам дыхания относятся *жабры* и *легкие*. Первые имелись у вымерших ныне эвриптерид и самых древних, еще обитавших в море скорпионов. Из современных форм они сохранились лишь у *Xiphosura* (мечехвостов). Выход на сушу обусловил замену органов водного дыхания органами воздушного дыхания — легкими. И жабры, и легкие у хелицеровых имеют одно и то же происхождение. Это крайне модифицированные мезосомальные конечности, устроенные по типу «книжек». Их уплощенная поверхность несет многочисленные тонкие листочки, упакованные как страницы в книге (см. рис. 40, Ж). Соответственно различают *жаберные книжки* (мечехвосты) и *легочные книжки* (скорпионы, жгутоногие, телифоны, пауки). Жаберная книжка представляет собой свободную конечность, которая со всех сторон омывается водой. Легочная книжка — это, по сути дела, такая же ножка, только сильно отогнутая назад, к вентральной поверхности мезосомы. Ее края за исключением небольшого участка срастаются с поверхностью тела. При этом все листки «книжки» оказываются внутри небольшого кармана, в который ведет щелевидное отверстие, или *легочная стигма*.

Однако более эффективной в наземных местообитаниях оказалась трахейная система, представляющая собой систему трубок, выстланных тонкой кутикулой, через которую легко осуществляется газообмен. Сами эти трубки уходят глубоко в тело животного. Наружу трахеи открываются *трахейными стигмами*.

Трахеи хелицеровых и по своему происхождению, и по выполняемым ими функциям не соответствуют трахеям других наземных членистоногих, и в первую очередь трахеям *Hexapoda* (подробнее см. с. 000 и 000). В целом трахеи паукообразных еще достаточно просто устроены. Чаще всего стигма ведет в небольшую полость, от которой в разные стороны расходятся относительно короткие, неветвящиеся либо слабо ветвящиеся трахейные трубки (см. рис. 67, E). Такие *трахеи* называются *ситовидными*. Наряду с этим трахейная система может быть представлена хорошо развитыми *продольными стволами*, как это имеет место у сольпуг (*Solifugae*) и сенокосцев (*Opiliones*). При этом вся трахейная система несколько напоминает трахеи *Hexapoda* (см. с. 000 и рис. 113).

Долгое время считалось, что трахейная система у хелицероных возникла независимо от легких и, соответственно не гомологична им. По-видимому, в ряде случаев так оно и есть. Однако некоторые исследователи сравнивают упоминавшиеся выше ситовидные трахеи с легочными книжками, у которых на поверхности компактного воздушного мешка вместо листовидных складок формируются расходящиеся в разные стороны короткие трубки. И в функциональном отношении трахеи такого рода очень напоминают легкие. В транспорте кислорода в этом случае обязательно участвует гемоцель. Поступающий в организм кислород сначала растворяется в гемолимфе и уже дальше по распределительной системе транспортируется в разные участки тела.

Таким образом, есть все основания думать, что трахеи наземных хелицероных имеют разное происхождение. В одних случаях — ситовидные трахеи — они представляют собой модифицированные легкие и располагаются на тех же мезосомальных сегментах, которые у предковых форм несли легочные книжки. В других же — трахеи действительно в своем происхождении не связаны с легкими. Морфологически они приближаются к совершенным трахейным системам, которые независимо приобрели Hexapoda (см. с. 000), хотя посредническая роль гемолимфы в транспорте кислорода сохраняется и в этих случаях.

Объяснить разную природу трахей паукообразных можно лишь одним — освоение суши и переход к воздушному дыханию осуществлялся предками современных групп несколько раз и совершенно самостоятельно.

Несомненно, вторичную природу имеют не очень многочисленные случаи перехода паукообразных к кожно-дыханию. Это характерно для некоторых миниатюрных форм, ведущих паразитический или скрытный образ жизни в почве или подстилке, где постоянно поддерживается высокая влажность (кеннии — Palpigradi, некоторые микроскопические акариформные клещи).

Экскреторную функцию Chelicerata реализуют разными способами и с помощью очень различающихся по своему происхождению структур. Для ведущих водный образ жизни мечехвостов характерен аммонотелический тип экскреции, при котором продукты азотистого обмена выводятся из организма за счет диффузии. Конечным продуктом в этом случае является легкоподвижные катионы аммония, которые диффундируют через тонкие покровы жаберных крышек. Таким же способом из организма удаляются и другие метаболиты. Что же касается так называемой «выделительной системы», представленной парой сложно устроенных коксальных желез, то у мечехвостов в экскреции она участия практически не принимает. По своему происхождению — это видоизмененные целомодукты, сохраняющие признаки метамерного строения. Каждая коксальная железа включает по 4 последовательно расположенных друг за другом целомических мешочка — саккулы (это дериваты соответствующих сегментарных целомов). Последние соединены с общим протоком — модифицированным целомодуктом, который открывается наружу нефропором, расположенным на вентральной стороне просомы у основания конечностей — кокс (Pd<sub>4</sub>). Это обстоятельство и определило название рассматриваемых органов. Считается, что у

мечехвостов они активно участвуют в процессах осморегуляции и поддерживают постоянство ионного состава гемолимфы.

У паукообразных коксальные железы в количестве одной или двух пар сохраняются. Правда, иногда они фактически представлены лишь рудиментами (например, у некоторых пауков). Как и у мечехвостов, они часто выполняют осморегуляторную функцию (подробнее см. с. 000).

Переход к наземному существованию сделал невозможным использование аммонотелии и обусловил приобретение современными паукообразными мальпигиевых сосудов — специализированных органов выделения, позволяющих выводить из организма в значительной мере обезвоженные продукты азотистого обмена (гуанин и др.). Одна или две пары сосудов, имеющих энтодермальное происхождение, открываются, как уже было сказано выше, в задний отдел средней кишки — ректальный пузырь.

В реализации экскреторной функции участвуют и другие образования. Это, прежде всего, различные клетки, способные накапливать в своей цитоплазме гуанин. К их числу относятся: особые мигрирующие клетки — нефроциты, специализированные клетки стенок ректального пузыря, особые интерстициальные клетки и, наконец, входящие в состав эпителия «печени» гуаноциты.

Нервная система всех ныне живущих хелицеровых отчетливо демонстрирует тенденцию к продольной концентрации ганглиев. Фактически лишь у мечехвостов и скорпионов в опистосоме сохраняются элементы настоящей брюшной нервной цепочки. У мечехвостов это 5 ганглиев мезосомальных сегментов, несущих жаберные ножки, а у скорпионов 7 ганглиев — 2 мезосомальных и 5 метасомальных (подробнее см. с. 000 и рис. 45). Помимо этого только у сольпуг (Solifugae) несколько задних опистосомальных ганглиев сливается в небольшой нервный узел, который сохраняет свою обособленность и локализуется в передней части опистосомы. У всех остальных паукообразных помимо мозга, занимающего надглоточное положение, формируется общая подглоточная (субэзофагальная) нервная масса, в составе которой и интегрируются все ганглии брюшной нервной цепочки. У паразитиформных клещей, продольная концентрация нервных элементов заходит настолько далеко, что фактически возникает единый нервный узел, сквозь который и проходит пищевод.

Отдельного упоминания заслуживает вопрос о составе мозга (надглоточного ганглия) хелицеровых.

Как уже было сказано ранее, долгое время в зоологической литературе господствовала точка зрения, согласно которой в составе мозга хелицеровых полноценно представлены только два отдела — протоцеребрум, иннервирующий глаза, и тритоцеребрум, иннервирующий хелицеры (подробнее см. с. 000). Что же касается дейтоцеребрума, то он, по общему мнению, оставался недоразвитым в связи с утратой хелицеровыми конечностей, гомологичных А I остальных членистоногих. Современные исследования показали ошибочность подобной трактовки.

Согласно новым данным у всех хелицеровых (Xiphosura, Arachnida и, несомненно, родственной им группы Pantopoda — морские пауки) мозг включает все

три отдела — протоцеребрум, дейтоцеребрум и тритоцеребрум, причем дейтоцеребрум, как и тритоцеребрум, относится к числу сегментарных ганглиев. Исходно эти два ганглия входили в состав брюшной нервной цепочки и занимали посторальное положение.

Органы чувств хелицерowych представлены обычным для членистоногих набором — органами зрения, разнообразными механорецепторами, хеморецепторами и т. д. В отличие от большинства других Arthropoda хелицеровые относительно плохо видят. Настоящие сложные глаза, имевшиеся у трилобитов (см. с. 000), эвриптерид и, вероятно, у некоторых древних, обитавших в воде скорпионов, из ныне живущих форм сохранились только у мечехвостов (см. с. 000). Правда, устроены они иначе, чем у «ракообразных» (Crustacea) и шестиногих (Hexapoda) (см. с. 000). У всех паукообразных (Arachnida) органы зрения внешне выглядят как простые глаза, расположенные дорсально на передней половине просомы в количестве 1–6 пар. В действительности же по своим морфологическим и функциональным особенностям, а, главное, по своему происхождению, глаза современных Arachnida отчетливо разделяются на две группы. Одна представлена всего двумя глазами, получившими название медиальных, или главных глаз. Они действительно чаще всего располагаются ближе к мидсагиттальной плоскости и по своему строению представляют собой простые глазки (ocelli).

Другую группу составляют так называемые латеральные глаза, количество которых у разных форм варьирует от 2 до 5 пар. По своему происхождению латеральные глаза представляют собой крайне упростившиеся сложные глаза предковых форм. Сложные глаза распались на несколько фрагментов. Сверху каждый такой фрагмент одевает общая роговица, иногда утолщенная в виде корнеагенной линзы, отчего глаз и выглядит как простой глазок. Но под этой линзой еще сохраняются обособленные группы рецепторных клеток, образующие вполне характерные омматидии. Из современных паукообразных наиболее полно омматидиальное строение латеральных глаз сохранилось у скорпионов. У представителей других групп границы омматидиев постепенно стираются и, в конце концов, все клетки ретины располагаются более или менее равномерно. У представителей некоторых таксонов паукообразных латеральные глаза исчезают полностью — органы зрения в таких случаях представлены только медиальными (главными) глазами.

Есть среди Arachnida и формы лишенные глаз — Palpigradi, Ricinulei<sup>40</sup>, многие клещи. Слепые формы иногда встречаются и в группах, которые в норме обладают глазами (например, некоторые скорпионы).

Пожалуй, наиболее разнообразны и совершенны у хелицерowych механорецепторы, выступающие в роли органов осязания. Они крайне специализированы и приспособлены для восприятия сигналов самого разного рода: движение воздуха, колебания грунта, вибрации разной частоты и т. д., и т. п. Механорецепторы представлены как относительно простыми чувствительными щетинками, так и сложно устроенными и специализированными образованиями. Это могут быть т р и -

хоботри и, чаще всего расположенные на педипальпах, (см. с. 000 и рис. 55), различные модификации щелевидных органов, включая и сложные лировидные органы пауков, тарзальные органы и т. д. Считается, что именно с их помощью хелицеровые получают наиболее полную и важную информацию из окружающего пространства.

Восприятие химических сигналов осуществляется с помощью контактных (органы вкуса) и дистантных (органы обоняния) хеморецепторов. Прежде всего, это многочисленные полые щетинки, расположенные на педипальпах и лапках первой пары ходных ног пауков, гребневидные органы скорпионов (см. с. 000 и рис. 44, Ж), тарзальные органы пауков, имеющие вид небольших чашевидных углублений на поверхности лапок, органы Галлера на лапках иксодовых клещей (Parasitiformes) (см. с. 000 и рис. 66) и др.

Очень часто местом концентрации многочисленных и разнообразных сенсилл становятся те или иные специализированные придатки — педипальпы, одна из пар ходных ног, упоминавшиеся выше гребневидные органы скорпионов и т. п. (подробнее см. ниже). К сожалению, далеко не всегда мы можем достоверно установить функции тех или иных сенсилл, которые к настоящему времени описаны у хелицеровых.

Chelicerata — раздельнополые животные, причем многим из них присущ отчетливо выраженный половой диморфизм. Самцы достаточно часто уступают самкам в размерах и отличаются от них строением некоторых конечностей, степенью склеротизации покровов и т. п. (конкретные примеры будут приведены ниже при описании отдельных объектов).

Исходно половая система и самцов, и самок представлена парными гонадами (яичниками или семенниками), от которых отходят парные гонодукты (яйцеводы или семяпроводы). Дистальные концы этих протоков объединяются и дают начало одному непарному протоку. С гонодуктами и непарным протоком связаны различного рода дополнительные железы, а у самок и парные семенные пузырьки. Иногда короткий непарный проток самцов расширяется и сам превращается в семенной мешок, выполняющий функции семенного пузырька. Наружу проток открывается непарным гонопором, который у всех хелицеровых расположен на VIII сегменте тела ( $O_2$ , или 2-й сегмент мезосомы). Считается, что в некоторых случаях рудиментарные конечности этого сегмента превращаются в специализированные половые крышки (см. с. 000).

Отклонения от этой схемы обычно сводятся к тому, что гонады в той или иной степени объединяются друг с другом. У иксодовых клещей срастаются свободные концы гонад, так что половая система принимает вид замкнутого кольца. Каждая гонада скорпионов напоминает веревочную лестницу, ибо представлена парой длинных трубочек, соединенных поперечными перемычками. У самцов они чаще всего полностью сохраняют свою обособленность — лишь изредка между внутренними ветвями правой и левой гонад формируются короткие поперечные мостики. А вот у самок обе гонады сливаются по всей длине

своими внутренними ветвями. В результате образуется одна сетчатая структура, в которой три продольных ветви соединены поперечными перемычками (средняя ветвь и возникает в результате объединения внутренних ветвей двух яичников).

Хелицеровые демонстрируют все три существующих способа оплодотворения яиц. *Xiphosuga* сохранили наиболее архаичный вариант — наружное оплодотворение (подробнее см. с. 000). У паукообразных же этот способ уже не встречается. Им свойственно наружно-внутреннее или настоящее внутреннее оплодотворение.

В первом случае оплодотворение осуществляется с помощью сперматофоров. В дистальных отделах половых протоков самца формируется сперматофор — иногда весьма сложно устроенная плотная капсула, содержащая порцию спермы. При передаче сперматофора от самца к самке он на какое-то время оказывается во внешней среде. Для сокращения этого периода и гарантированного осеменения самки паукообразные приобрели сложную систему полового поведения, отдельные примеры которого будут рассмотрены ниже. После того как сперматофор оказался в тесном контакте с женским половым отверстием или, чаще, непосредственно в половых путях самки, содержащаяся в нем сперма выводится из него и накапливается в семяприемниках. Завершающий этап этой цепочки событий — внутреннее оплодотворение яйцеклетки, поступающей в гонодукт (яйцевод) из яичника. Осеменение самок с помощью сперматофоров свойственно представителям нескольких таксонов паукообразных: *Scorpiones*, *Uropygi*, *Amblypygi*, *Pseudoscorpiones*, *Parasitiformes* и многие *Acariformes*. Остальные перешли к внутреннему оплодотворению, причем этот переход осуществлялся независимо в разных таксонах. Только этим можно объяснить разнообразие копулятивных аппаратов и форм полового поведения. Фактически только у самцов сольпуг и сенокосцев появились настоящие копулятивные органы — пенисы, непосредственно связанные с дистальным отделом выводных протоков мужской половой системы. Это обеспечивает прямой перенос спермы из половой системы самца в половую систему самки, минуя внешнюю среду. Однако настоящие пенисы приобрели далеко не все. Некоторые паукообразные используют в процессе спаривания для переноса спермы придатки, непосредственно с половой системой не связанные — специализированные педипальпы (пауки) (см. ниже, с. 000), специализированные ходные ноги 3-й пары (рицинулеи).

Развитие яиц в подавляющем большинстве случаев протекает во внешней среде, хотя у некоторых паукообразных (в частности, у скорпионов) имеет место живорождение (см. ниже, с. 000). Часто самки паукообразных в той или иной форме демонстрируют заботу о потомстве.

Постэмбриональное развитие осуществляется двумя разными способами. У одних форм имеет место метаморфоз. В этом случае из яйца вылупляется личинка (*larva*), которая морфологически может отличаться от взрослого организма. Следы анаморфного развития сохраняются только у мечехвостов (подробнее см. с. 000).

Классический анаморфоз характерен и для небольшой группы Pantopoda, или морских пауков. Эту группу первичноводных членистоногих многие исследователи включают в состав Chelicerata в качестве сестринской по отношению ко всем остальным таксонам.

Личинки с неполным набором ходных ног характерны для акариформных и паразитиформных клещей, однако, это результат вторичного изменения онтогенеза. Никакого отношения к анаморфозу морфогенез «клещей» не имеет (см. с. 000).

Для подавляющего большинства современных паукообразных характерно прямое развитие — из яйца вылупляется ювенильный организм, который отличается от взрослой особи лишь размерами и неполовозрелостью. Последующее развитие может растягиваться на весьма длительный промежуток времени. При этом количество линек варьирует в зависимости от конкретных условий существования организма. Тем не менее, есть группы, постэмбриональное развитие которых характеризуется строго ограниченным числом сменяющих друг друга фаз. В этом случае первую фазу в литературе называют *личиночной* (larva). После линьки личинка превращается в *н и м ф у*. Обычно имеют место три сменяющие друг друга нимфальные стадии — прото-, дейто- и тритонимфа. По этой схеме протекает развитие ризинулей и некоторых клещей. У псевдоскорпионов фаза личинки выпадает и остаются только три нимфальные стадии.

## «MEROSTOMATA»

Как уже говорилось выше, в зоологической литературе группа «Merostomata» традиционно рассматривается как самостоятельный таксон, включающий два подтаксона — Xiphosura (мечехвосты) и Eurypterida (эвриптериды, или ракоскорпионы). В разных сводках ранги этих группировок варьируют. Учитывая, что мечехвосты и эвриптериды очень рано и далеко разошлись в процессе своей эволюции и образуемая ими группировка явно искусственна, мы сохраняем за этими двумя таксонами ранг самостоятельных классов. Мечехвосты обладают таким же планом строения, как и все остальные хелицеровые, объединяемые в группу «Arachnida», но при этом демонстрируют ряд совершенно уникальных признаков (подробнее см. ниже), которые не позволяют сближать их с эвриптеридами. Последние, напротив, чрезвычайно близки к типичным паукообразным, а именно, к скорпионам (см. с. 000).

### **Xiphosura, или мечехвосты (класс)**

Среди ныне существующих членистоногих животных мечехвосты — один из самых древних таксонов. На протяжении всего палеозоя они сосуществовали с трилобитами. Но последние в конце палеозоя вымерли, а мечехвосты, давно пережив пик своего расцвета, тем не менее, представлены и в современной фауне.

Первые достоверные находки мечехвостов относятся к ордовику. Правда, наибольшего разнообразия они достигают в силуре. Именно на этот отрезок времени приходится появления форм, которых долгое время объединяли в группу «Synziphosura».

Вторую «вспышку» формообразования мечехвосты продемонстрировали в самом конце девона и нижнем карбоне, когда происходит формирование таксона Xiphosurida. Подавляющее большинство его представителей бесследно исчезает на границе каменноугольного и пермского периодов, и лишь одна маленькая веточка — сем. Limulidae благополучно сохранилась до наших дней. Ныне существует лишь 4 вида, относящиеся к трем родам: *Limulus polyphemus*, *Tachypleus gigas*, *T. tridentatus* и *Carcinoscorpius rotundicaudatus*. Первый вид распространен вдоль восточного побережья Сев. Америки, включая Мексиканский залив, а три остальные — в восточной и юго-восточной Азии, включая Индонезию.

Тело мечехвостов сильно уплощено в дорсо-вентральном направлении. Его дорсальная поверхность отчетливо выпуклая, тогда как вентральная, наоборот, вогнута. В этом углублении, и располагаются в той или иной мере специализированные сегментарные придатки — конечности. В продольном направлении тело разделено на три хорошо обособленные части (рис. 38, 39, А, Б). У всех представителей рассматриваемого таксона, включая самых архаичных, передний отдел образован полностью слившимися сегментами. По форме он напоминает след лошадиного копыта — его передний край плавно закруглен, а задний почти прямой. Лишь заднебоковые участки оттянуты назад и чаще всего заострены — это так называемые щёчные углы.

Более узкий задний отдел имеет форму перевернутой трапеции, вершина которой обращена назад. Задний отдел древних форм был представлен свободными, подвижно сочлененными сегментами. В его составе отчетливо выделялись две неравные по размерам части — образованная относительно широкими сегментами, массивная передняя, и состоящая всего из трех узких сегментов — задняя (подробнее см. ниже). Сегменты заднего отдела Xiphosurida сливаются в компактную тагму. У современных видов внешние признаки сегментации на ее поверхности едва сохраняются.

Замыкает тело хвостовая игла. У «Synziphosura» она короткая и относительно широкая. Напротив, Xiphosurida обладают длинной и узкой хвостовой иглой, длина которой может превышать длину остального тела (рис. 37).

Как и у трилобитов, тело мечехвостов также отчетливо подразделяется на продольно ориентированные участки (см. рис. 38, 39, А). На дорсальной поверхности переднего отдела медиально располагается относительно узкая кардиальная доля, вдоль границ которой отчетливо заметны метамерно расположенные отпечатки мышц. Снаружи от кардиальной доли почти параллельно ее границам тянутся так называемые глазные гребни, по ходу которых располагаются медиальные и латеральные глаза мечехвостов (см. ниже). Самое периферическое положение занимают две латеральные доли, которые смыкаются на фронтальном крае переднего отдела. Латеральные доли тела ме-

чехвостов в значительной мере соответствуют плевральным долям трилобитов (с. 000).

Задний отдел имеет более простое членение. Его срединную часть занимает аксиальная доля, по бокам от которой располагаются две латеральные доли. Для обозначения последних в литературе используются разные термины: плевротергиты, плевры, эпимеры.

Будучи весьма древней группой, по-видимому, очень рано отделившейся от общего ствола остальных хелицеровых, Xiphosura демонстрируют удивительную комбинацию крайне архаичных признаков и ряда уникальных особенностей, не встречающихся ни у эвриптерид, ни у паукообразных и явно свидетельствующих о вторичной специализации рассматриваемого таксона.

Сопоставление древних и рецентных форм позволяет проследить основные этапы морфологических преобразований, сопровождавших эволюцию мечехвостов, которая протекала совершенно независимо от остальных хелицеровых. Об этом напрямую свидетельствуют особенности тагмозиса и дифференциации конечностей Xiphosura. Наиболее древние, обитавшие в кембрии и нижнем ордовике формы (например, *Paleomerus*, *Lemoneites*<sup>41</sup>) (рис. 37, А) обладали широким и уплощенным в дорсо-вентральном направлении телом, которое, однако, уже не содержало полного набора сегментов — 19, по-видимому, исходно свойственного хелицеровым. Максимальное количество сегментов, которое удается обнаружить у самых древних предшественников современных мечехвостов, — 17. У этих ископаемых организмов хорошо выражен передний отдел, прикрытый с дорсальной стороны общим щитом, который в литературе часто называют карапаксом (см. с. 000). По своему сегментарному составу — это обычная просома, за которой располагаются свободные сегменты опистосомы. Из сказанного несомненно следует, что начальные этапы продольной региональной дифференциации сегментов — тагмозис были реализованы на самых ранних этапах эволюционного становления рассматриваемой группы. Тагмозис сопровождался нарастающей интеграцией сегментов в пределах каждой тагмы и отчетливо выраженной дифференциацией сегментарных придатков — конечностей. Одновременно происходило дальнейшее сокращение количества сегментов, начиная с заднего конца тела. Эти процессы в той или иной форме сопровождают эволюцию абсолютного большинства членистоногих животных, однако, у представителей разных крупных групп наблюдаются весьма существенные различия в конкретных деталях. Подобная ситуация сложилась и в пределах Chelicerata — тагмозис мечехвостов протекал не совсем так, как у остальных представителей этого таксона.

По современным представлениям, основанным, в том числе, и на анализе обширного палеонтологического материала (Anderson, Seldon), граница между передним и задним отделами тела у современных мечехвостов не соответствует границе между просомой и опистосомой остальных хелицеровых (эвриптерид и всех паукообразных). Она смещена назад, так как в состав этого переднего отдела полностью интегрирован VII сегмент (1-й сегмент опистосомы, или  $O_1$  остальных хелицеровых). Более того, от этого сегмента фактически остается лишь вентраль-

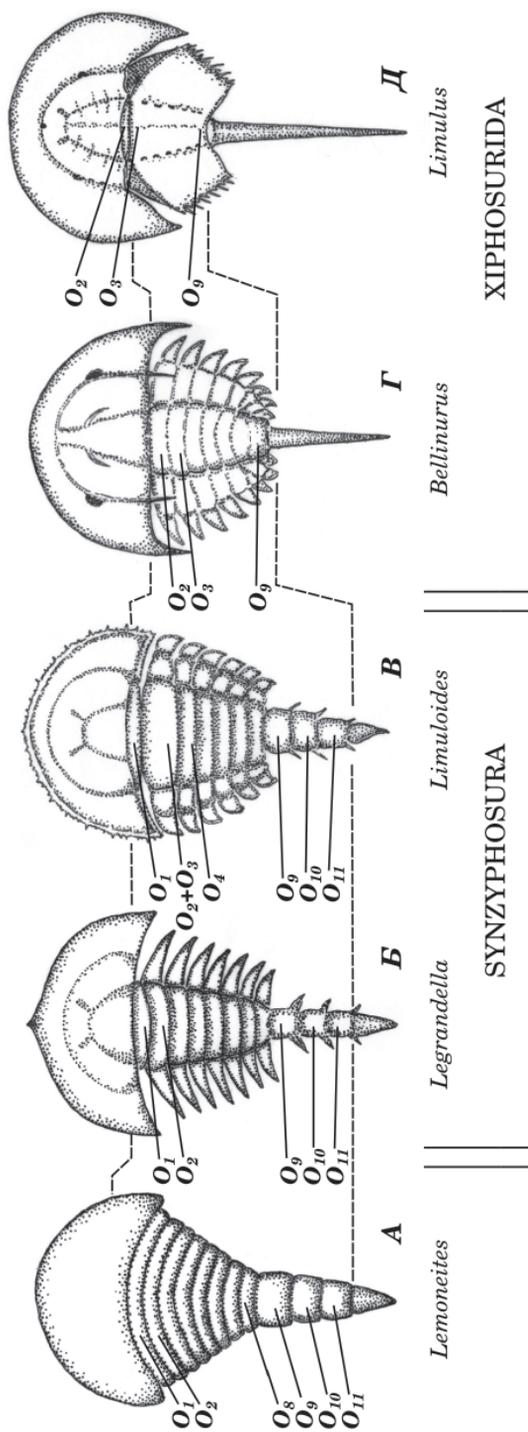


Рис. 37. Сегментарный состав тела ископаемых и современных Xiphosura. А — *Lemoneites*, ордовик; В — *Legrandella*, девон; С — *Limuloides*, силур; Д — *Bellimurus*, карбон; Е — *Limulus*, современная фауна. Горизонтальные пунктирные линии показывают изменение пропорций тела мечехвостов. Рисунок составлен по материалам: Anderson и Selden (1997), с изменениями.

ная часть с сильно видоизмененными конечностями — хилляриями (см. ниже). Все эти изменения протекали в пределах самой группы Xiphosura. У предковых форм тергит VII сегмента хорошо развит и подвижно сочленен как с просомой, так и с последующими свободными сегментами (рис. 37, А). У Synzyphosura тергит этого сегмента превращается в так называемый «микротергит» (рис. 37, Б). Последний сохраняется еще и у самых примитивных Xiphosurida. Однако у более специализированных представителей этой группы, в том числе и у всех современных видов, микротергит полностью исчезает.

VIII сегмент, или 2-й сегмент опистосомы ( $O_2$ ), у мечехвостов, как и у остальных хелицеровых, несет гонопоры. Последние располагаются на основании конечностей этого сегмента, которые у мечехвостов обычно называются жаберными крышками. Отсюда и часто используемое название VIII ( $O_2$ ) сегмента — оперкулярный сегмент. Его судьба столь же сложна, как и судьба VII ( $O_1$ ) сегмента. У архаичных форм он хорошо развит и четко обособлен от предшествующего (VII- $O_1$ ) и последующего (IX- $O_3$ ) сегментов. За немногочисленными исключениями (приуроченные к карбону ископаемые формы *Bellinurus* (рис. 37, Г) и *Euproops*) он и остается свободным, сохраняя подвижное сочленение с IX- $O_3$  сегментом, который у Xiphosurida сливается со всеми остальными сегментами опистосомы в единый постоперкулярный отдел — торацетрон (thoracetrone) (рис. 37, Д). У «поздних» мечехвостов, в том числе и у представителей современной фауны, аксиальная часть тергита VIII- $O_2$  вообще исчезает, а его латеральные доли (свободные доли, или плевротергиты) срастаются с латеральными долями торацетрона. Граница, по которой произошло это срастание, остается отчетливо различимой как у молодых (рис. 42, В, Г), так и у взрослых особей (рис. 38, 39, А). Иногда эти остатки тергита VIII называют шиповидными отростками.

Таким образом, передний отдел тела современных Xiphosura больше, чем просома остальных хелицеровых, а задний отдел — торацетрон меньше чем их опистосома (см. рис. 38 и табл. 3). Строго говоря, сочленовная граница между сегментами проходит не между сегментами, а по VIII сегменту, т. е. интрасегментно. Объединение оставшихся постоперкулярных сегментов опистосомы в компактный цельный отдел тела — торацетрон произошло очень рано, еще в палеозое, и рассматривается как важная синапоморфия Xiphosurida.

Количество сегментов в составе торацетрона и, соответственно, всей опистосомы постепенно сокращалось. Тело самых древних форм, предшествовавших появлению настоящих Xiphosura, было образовано преантеннальным отделом (ПО) и всего 17 сегментами, т. е. их опистосома состояла из 11 сегментов, а не из 13, как это исходно свойственно эвриптридам и остальным хелицеровым. Еще у некоторых более специализированных Synzyphosura оно сокращается до 10, а у всех Xiphosurida, в том числе и у современных форм — до 9 (см. рис. 38). Соответственно у ныне существующих видов торацетрон образован пятью мезосомальными сегментами (IX- $O_3$ —XIII- $O_7$ ) и двумя метасомальными (XIV- $O_8$ —XV- $O_9$ ) (см. табл. 3)<sup>42</sup>.

В отечественной учебной литературе, в том числе и в современной, широко распространена и другая более традиционная точка зрения на сегментарный состав тела мечехвостов, которая, как считается, восходит к В. Н. Беклемишеву. В соответствии с этими взглядами граница между просомой и мезосомой проходит по VII сегменту. Его вентральная часть с расположенными на ней конечностями (хиляриями — см. ниже) входит в состав просомы, к которой этот сегмент долгое время и относили (см. Примечание<sup>38</sup>), аксиальная доля участвует в образовании подвижного соединения между про- и опистосомой, а боковые доли, или плевротергиты, отделяются от просомы и прирастают к переднему краю плевротергитов опистосомы<sup>43</sup>.

Состав самого заднего конца тела мечехвостов также трактуется по-разному в старых работах и в современных исследованиях. Согласно традиционной точке зрения задний отдел тела современных мечехвостов образован только мезосомальными сегментами. Однако у палеозойских представителей рассматриваемого таксона, входивших в упоминавшуюся выше группу Synzyphosura, между трапециевидным участком и короткой хвостовой иглой (производное тельсона) располагались еще 3 сегмента «метасомы». По мнению многих исследователей, именно эти три сегмента вошли в состав хвостовой иглы, которая, таким образом, у современных форм представляет собой сложное образование — его передняя часть соответствует редуцированным сегментам метасомы, а задняя — тельсону. Однако в настоящее время эту точку зрения почти никто не разделяет.

Таким образом, подводя итог сказанному выше, можно констатировать, что задний отдел, или торацетрон включает не только последние пять сегментов мезосомы, о чем свидетельствует наличие на них специализированных конечностей (жаберных ножек), но и два метасомальных сегмента: «широкий» — XIV-O<sub>9</sub> и «узкий» — XV-O<sub>9</sub>. Этот последний сегмент утратил исходно присущие морфологические особенности и мало чем отличается от предшествующих (см. рис. 38).

Своеобразно протекавший тагмозис мечехвостов сопровождался дифференциацией сегментарных придатков. Конечности I сегмента превратились в хелицеры, которые у мечехвостов сохраняют клешневидное строение, что, несомненно, должно рассматриваться как плезиоморфное состояние признака. Обычно считается, что остальные просомальные конечности практически не претерпели никакой дифференцировки, ибо придатки II сегмента, которые у остальных хелицеровых превращаются в пару педипалпы, у мечехвостов остаются типичными ходными ногами. Однако заметно специализируются придатки последнего просомального сегмента — VI. Они сохраняют за собой локомоторную функцию, но при этом меняется характер их участия в движении. Это так называемые толкательные конечности, которые используются для отталкивания от субстрата подобно тому, как плотогонны используют шесты. Соответственно некоторыми деталями строения эти конечности отличаются от типичных ходных ног (подробнее см. с. 000 и рис. 40, Г). Но самое заметное отличие этих ножек от остальных просомальных придатков не только мечехвостов, но и всех остальных хелицеровых заключается в том, что их основной членик несет не один, а два придатка — кроме собственно ножки на коксе латерально располагается довольно крупная, плоская и нерасчлененная лопасть — ф л а б е л л ю м (см. рис. 40, Г). По современным представлениям, это крайне видоизмененный и специализи-

рованный экзоподит. Таким образом, признается, что эта пара сегментарных придатков мечехвостов сохранила двуветвистость<sup>44</sup>.

Непосредственно между основаниями толкательных ножек располагаются х и л я р и и — придатки сегмента VII-O<sub>1</sub>. У мечехвостов, как уже было сказано выше, остатки этого сегмента полностью интегрированы с просомой.

Конечности VIII, т. е. оперкулярного сегмента O<sub>2</sub> в литературе обозначаются по-разному. Так как непосредственно на их основаниях располагаются парные гонопоры, их часто называют п о л о в ы м и к р ы ш к а м и. Но эта же пара уплощенных ножек прикрывает собой, действительно как крышка, жаберную камеру, в которой расположены следующие 5 пар опистосомальных придатков — ж а б е р н ы х н о ж е к, устроенных по типу ж а б е р н ы х к н и ж е к. Эти конечности принадлежат IX-O<sub>3</sub>—XIII-O<sub>7</sub> сегментам. Таким образом, мечехвосты обладают полным набором мезосомальных конечностей — 7-ю парами, что кардинально отличает их от эвриптерид и всех паукообразных, у которых на мезосоме, в лучшем случае, сохраняются лишь 6 пар сегментарных придатков.

И половые крышки, и жаберные ножки так же, как и последние просомальные конечности (см. выше), двуветвисты. Общее относительно узкое основание несет 2 придатка — медиальное положение занимает узкий, состоящий из трех члеников, уплощенный эндоподит (телоподит), тогда как латеральное положение занимает очень широкий и расчлененный на две части экзоподит (см., однако, Примечания<sup>34</sup> и <sup>44</sup>). Проксимальная часть последнего (самый большой отдел конечности) на своей задней поверхности несет многочисленные «листья» жаберной книжки. Короткая дистальная часть экзоподита полностью лишена жаберных лепестков<sup>45</sup>.

Самые последние два сегмента, также вошедшие в состав торацетрона, но относящиеся к метасоме, конечностей лишены.

Внутреннее строение современных мечехвостов характеризуется рядом очень архаичных особенностей. Выше уже было сказано, что мечехвосты и ныне сохраняют древний тип питания — детритофагию, что подразумевает поглощение достаточно плотной оформленной пищи, которая требует предварительной механической обработки. Этому в полной мере соответствует организация самого переднего отдела пищеварительного тракта — п и щ е в о й б о р о з д ы, или предротовой полости, которая представляет собой щелевидное пространство между основаниями конечностей (рис. 39, Б). Спереди она ограничена двумя маленькими хелицерами и расположенной между ними небольшой верхней губой (лабрумом). Боковые стенки предротовой полости образованы мощно развитыми гнатобазами (коксоэндитами) кокс первых 5 пар ходных ног (см. рис. 40, Б, В). Сзади ее границу определяют небольшие, но очень мощные коксоэндиты конечностей 6-й пары (рис. 40, Г) и вплотную приближенные к ним придатки VII сегмента — хиларии (рис. 40, Д). Мощные, несущие многочисленные зубцы гнатобазы выполняют несколько функций — они и подбирают пищу, и измельчают ее, и передают по пищевой борозде вперед, к подогнутым назад хелицерам, расположенным как раз под ротовым отверстием.

Рот ведет в сложно дифференцированную эктодермальную переднюю кишку (см. с. 000), в которой продолжается механическая обработка пищи. Общая схема строения пищеварительной системы современных мечехвостов описана выше — см. с. 000).

К числу архаичных особенностей организации мечехвостов следует отнести наличие длинного трубчатого сердца, несущего 9 пар остий. Сердце залегает в хорошо выраженном перикардальном синусе, который в литературе иногда обозначается как «перикардий». Хорошо развита у мечехвостов и артериальная система сосудов. Кроме направленной вперед аорты от сердца отходят несколько пар боковых артерий.

В качестве органов дыхания мечехвосты используют уже упоминавшиеся выше жаберные книжки, развивающиеся на специализированных опистосомальных конечностях IX-O<sub>3</sub>—XIII-O<sub>7</sub> сегментов — жаберных ножек. Последние залегают в жаберной камере. Ток воды через камеру создается работой самих жаберных ножек, снабженных для этого хорошо развитыми мышцами. Кроме того, в создании этого тока принимают определенное участие и флабеллулы, расположенные непосредственно у входа в камеру.

Явным свидетельством большой древности мечехвостов могут служить и особенности организации их так называемой «выделительной» системы (см. с. 000). По своему строению это достаточно типичные целомодукты. Особенность, присущая только мечехвостам, заключается в том, что взрослые животные сохраняют 4 пары целомических мешочков (саккулюсов). В процессе же эмбрионального развития закладываются 6 пар зачатков этих структур, то есть во всех сегментах просомы. Правда, в дальнейшем саккулюсы 1-й и 6-й пар редуцируются. У всех остальных хелицеровых, как уже было сказано ранее, количество саккулюсов сокращается до 1 или 2 пар.

Признаки архаичности можно обнаружить и в строении ЦНС мечехвостов. Свойственная всем хелицеровым продольная концентрация ганглиев брюшной нервной цепочки имеет место и у современных представителей рассматриваемой группы. Ганглии, иннервирующие хелицеры и ходные ноги первой пары (дейто- и тритоцеребрум, соответственно) входят в состав сложного надглоточного, или точнее, супраэзофагального ганглия — мозга. Все остальные ганглии переднего отдела тела, то есть ганглии 2–5-й пар ходных ног, ганглии VII O<sub>1</sub> сегмента и ганглий VIII-O<sub>2</sub> оперкулярного сегмента сливаются в вытянутую в продольном направлении массу — подглоточный, или субэзофагальный ганглий. Что же касается постоперкулярных сегментов (O<sub>3</sub>–O<sub>15</sub>), то ганглии первых пяти из них образуют вполне типичную брюшную нервную цепочку в торацетроне.

Из органов чувств, имеющих у мечехвостов, особого упоминания и заслуживают глаза. Традиционно в учебной литературе у взрослых животных упоминаются лишь парные сложные латеральные глаза, расположенные по ходу глазных гребней и тоже парные, но тесно сближенные и сильно смещенные вперед простые медианные глазки. В действительности же у

мечехвостов фоторецепторные структуры представлены значительно богаче. Кроме только что упомянутых органов зрения на дорсальной поверхности щита, прикрывающего передний отдел тела, исходно располагаются, как минимум, еще три органа зрения. К задним краям сложных латеральных глаз тесно примыкают парные простые глазки. Они рудиментарны и у сформированных особей при внешнем осмотре не различимы. Впереди же, в тесном соседстве с медианными глазками, а фактически под ними залегает непарный эндопариетальный простой глазок. Считается, что он возник в результате объединения второй пары подвергшихся рудиментации медианных глаз. Но передний отдел несет еще одну пару простых глазков. Они расположены на вентральной поверхности, непосредственно перед основанием лабрума. У взрослых мечехвостов они подвергаются сильной редукции и практически неразличимы, а вот у ювенилей, они развиты очень хорошо (см. рис. 42, Г) и активно функционируют (подробнее см. с. 000).

Сложные глаза мечехвостов заметно отличаются от сложных глаз ракообразных и шестиногих (насекомых). В первую очередь, это касается строения омматидиев. Каждый омматидий построен из большого и варьирующего количества разных клеток. Одних только корнеагенных клеток, которые формируют кутикулярный «хрусталик» над омматидием насчитывается около 100. Количество пигментных клеток (инфраомматидиальных и проксимальных), окружающих омматидий, в сумме может превышать 200. Варьирует от 4 до 20 и количество собственно ретинальных клеток. Однако чаще всего их бывает 10–13. Есть еще и разного рода дополнительные клетки, в частности так называемые эксцентричные, которые вклиниваются между клетками ретикулы. Рабдом, образуемый рабдомерами клеток ретикулы, у мечехвостов на поперечном срезе имеет характерную звездчатую форму. Важной особенностью организации омматидиев мечехвостов является и полное отсутствие в их составе дополнительной светопреломляющей структуры — хрустального конуса, являющегося обязательным элементом сложных глаз ракообразных и шестиногих (подробнее см. с. 000). Кроме того, в сложных глазах мечехвостов достаточно часто нарушается строгая гексагональная упаковка омматидиев, которая свойственна сложным глазам шестиногих и ракообразных.

Помимо перечисленных структур у мечехвостов на хвостовом шипе располагаются многочисленные фоторецепторы, которые не собраны в компактный орган зрения, а расположены поодиночке.

По-видимому, функции сложных органов чувств играют и упоминавшиеся ранее флабеллумы — латеральные придатки просомальных конечностей 6-й пары. Они залегают у самого входа в жаберную камеру, снаружи прикрываемую, как уже говорилось выше, половыми (жаберными) крышками. По мнению некоторых исследователей, они выступают в роли органов химического чувства, контролирующего состав воды, которая поступает к жаберным книжкам.

Мечехвосты раздельнополы, причем у них хорошо выражен половой диморфизм. Самцы уступают самкам по размерам. У двух видов (*Tachypleus gi-*

*gas*, *T. tridentatus*) различия между самцами и самками проявляются и в форме спинного щита переднего отдела тела. У самцов вдоль всего переднего края щита тянется неглубокая вырезка. Но наиболее отчетливо половой диморфизм проявляется в строении ходных ног 1-й пары. У самок эти придатки оканчиваются вполне типичной клешней, тогда как у самцов их концевые членики преобразованы в мощный «крюк». С помощью этих «крюков» самцы удерживаются на спине самок, мигрирующих на прибрежные пляжи для откладки яиц (подробнее см. ниже — с. 000). Мечехвосты относятся к числу немногих современных членистоногих, полностью сохранивших типичное наружное оплодотворение.

Парные гонады сильно ветвятся. Их многочисленные трубчатые выросты тесно переплетаются со столь же многочисленными трубочками «печени». Гонодукты открываются наружными половыми отверстиями (гонопорами) у самого основания на задней поверхности конечностей оперкулярного сегмента (VIII-O<sub>2</sub>) — половых (жаберных) крышек.

Развитие мечехвостов сохраняет некоторые признаки анаморфоза. Из яйца вылупляется личинка, получившая название трилобитной (см. рис. 42, Б, В). Внешне она уже немного напоминает взрослого мечехвоста, однако лишена длинного хвостового шипа. Тело этой личинки содержит полный набор сегментов (15), а вот конечности частично остаются недоразвитыми. Их всего 9 пар: Представлены все сегментарные придатки просомы (хелицеры и 5 пар ходных ног) и первые 3 пары опистосомальных ножек (хилирии, половые крышки и жаберные ножки первой пары). Остальные конечности добавляются в процессе 1-й постэмбриональной линьки. Одновременно с этим постепенно удлиняется и хвостовая игла.

Растут мечехвосты медленно. Половой зрелости они достигают лишь к 9–12 годам жизни. Но и после этого линьки и, соответственно, рост не прекращаются (подробнее см. с. 000). При благоприятном стечении обстоятельств они могут достигать 19–20-летнего возраста.

### **ОБЪЕКТ — мечехвост *Carciniscorpius rotundicauda*, самец** (рис. 38, 39)

*Методические указания.* Названный вид может быть заменен любым другим видом мечехвостов. Студентам на занятиях выдают препараты музейного типа, изготовленные из половозрелых животных. Объект следует зарисовать со спинной и с брюшной стороны.

Тело мечехвоста отчетливо разделено на две тагмы — *передний и задний отделы*, которые лишь частично соответствуют традиционно выделяемым просоме и опистосоме. Обе тагмы образуются в результате полного слияния входящих в их состав сегментов. В результате образуются два сплошных щита (передний и задний), на которых, тем не менее, сохраняются отчетливо выраженные признаки метамерии. Это и упорядоченно расположенные отпечатки мышц, и элементы скульптуры панциря (бугорки, шиповидные отростки, подвижные шипы — см. ниже). Щит, одевающий передний отдел, в литературе очень часто называют карапаксом (см. выше, с. 000).

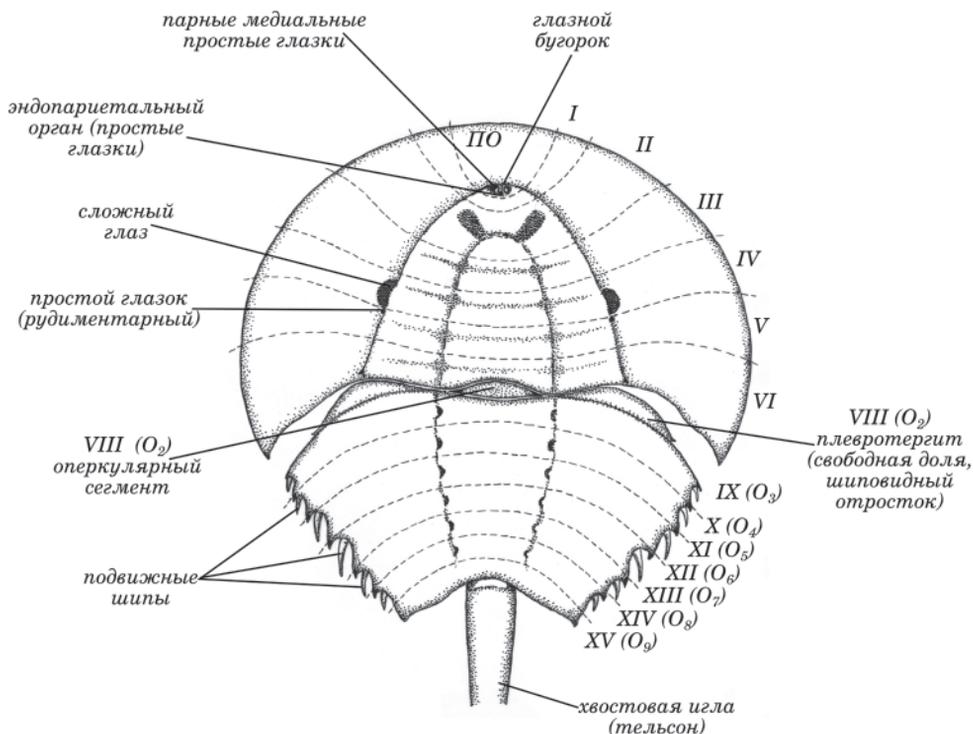


Рис. 38. Схема сегментации мечехвоста (по образцу комбинированного рисунка В. Н. Беклемишева, с изменениями).

Фронтальный край переднего щита закруглен и плавно переходит в боковые края. Задний край имеет более сложный контур — на значительном протяжении он почти прямой, и лишь в его средней части имеется небольшой, направленный вперед изгиб. В этой «вырезке» залегает сочленовный элемент, обеспечивающий подвижное соединение переднего и заднего отделов тела мечехвоста. Латеральные же участки круто отогнуты назад. В местах их соединения с боковыми краями образуются острые, направленные назад *щёчные углы*, или щёчные шипы. Дорсальная поверхность переднего отдела выпуклая, вентральная — заметно вогнута. В области фронтального и боковых краев они, соединяясь, образуют острый кант, который используется мечехвостом для передвижения в поверхностном слое рыхлого грунта (см. с. 000).

На дорсальной поверхности отчетливо выделяются три продольно ориентированные доли. Медиальное положение занимает узкий и самый короткий участок — *кардиальная доля*. Вдоль нее медиально тянется невысокий гребень, несущий несколько слабо заостренных на вершинах бугорков, с боков она ограничена двумя невысокими гребнями, по ходу которых располагаются мета-

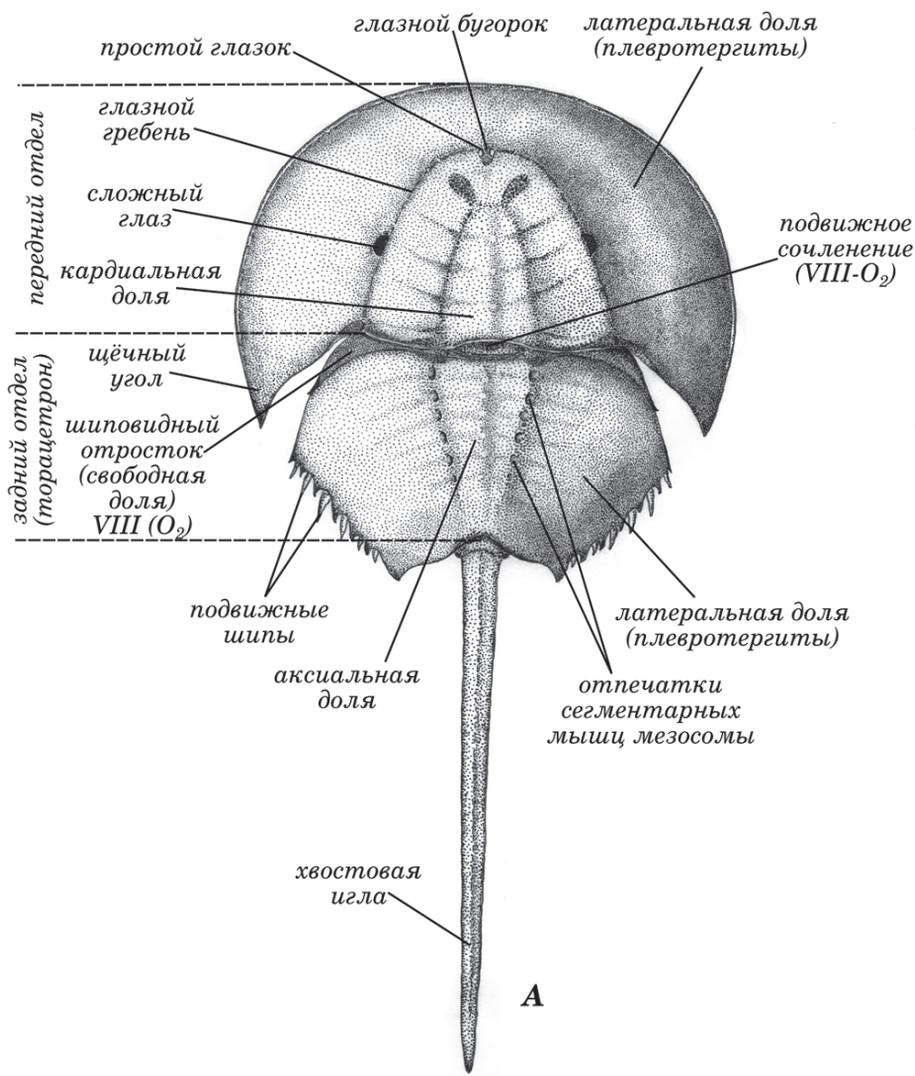


Рис. 39. Мечехвост *Carcinoscorpius rotundicauda*, самец.

А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны.

мерно расположенные отпечатки ножных мышц. Особенно хорошо выражены отпечатки мышц конечностей первой пары.

На некотором расстоянии от кардиальной доли и фактически параллельно ее краю проходит еще один невысокий кант — это так называемый *глазной гребень*. Он представлен двумя боковыми ветвями, которые сходятся к средней линии тела в области небольшого бугорка и, соответственно, не достигают

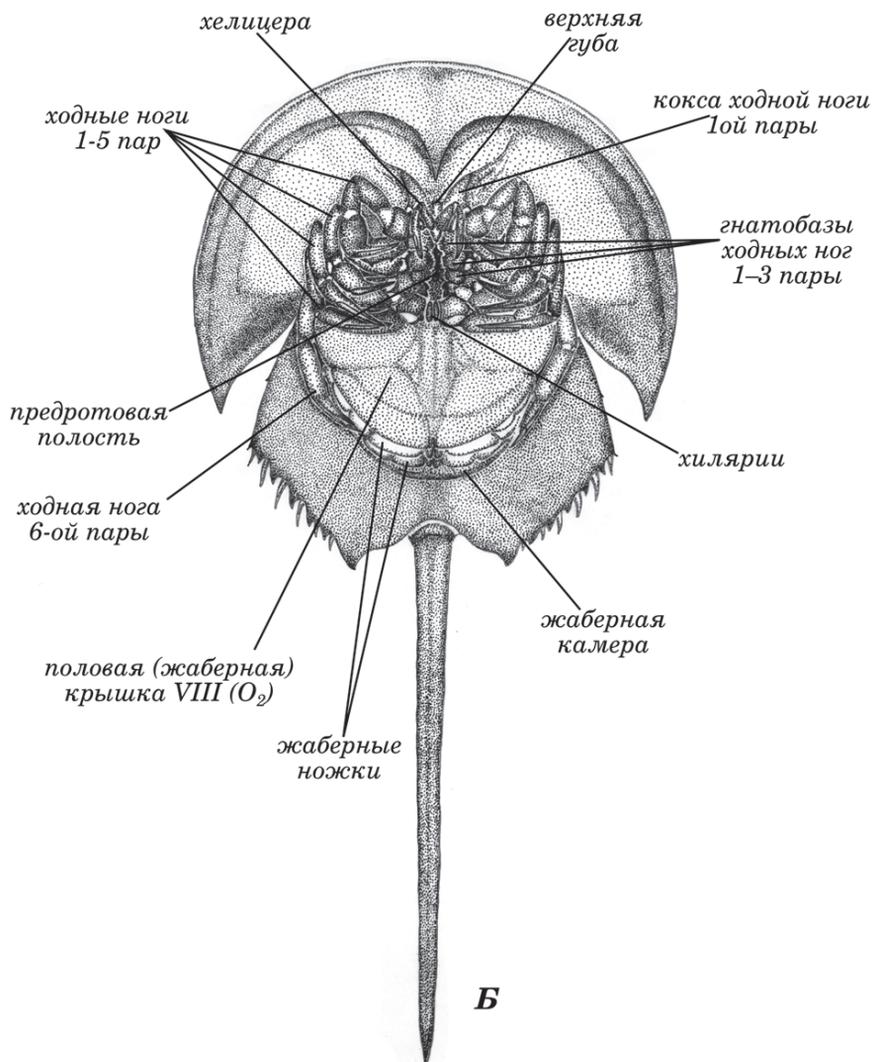


Рис. 39. Продолжение.

фронтального края переднего щита. Так как на упомянутом только что бугорке расположены простые глазки, его часто называют *глазным бугорком*.

Фактически глазной гребень, положение которого маркирует границы собственно тела животного, соответствует аксиальным бороздам, тянущимся вдоль спинной поверхности тела трилобитов и отделяющих рахис (туловище) от плевральных долей (см. с. 000 и рис. 33 и 34).

Спереди и снаружи от ветвей глазного гребня располагаются обширные *латеральные доли*, представляющие собой результат слияния плевротергитов сегментов просомы, целиком вошедшей в состав переднего отдела тела. Считается, что от VII сегмента (1-го сегмента опистосомы, или  $O_1$ ), также интегрированного в передний отдел, на дорсальной стороне последнего ничего не сохраняется.

На переднем щите отчетливо различимы две пары глаз, причем обе тесно связаны с ветвями глазного гребня. В передней части щита на глазном бугорке, в области которого и сходятся глазные гребни, расположены два медианных *простых глазка*. Непарный эндо-париетальный глазок, расположен здесь же, но глубже под покровами, и при наружном осмотре объекта его рассмотреть не удается.

Примерно по середине глазных гребней, снаружи от них расположены два относительно крупных *сложных* (фасетированных) *глаза* почковидной формы.

Задний отдел, или *торацетрон* подвижно соединен с передним отделом. Материалом, из которого формируется это сочленение служит оперкулярный сегмент (*VIII*, или  $O_2$ ). С дорсальной стороны из склеритов этого сегмента сохраняются лишь *свободные* (латеральные) *доли*, т. е. плевротергиты. Они прирастают к переднему краю щита торацетрона, но следы этого срастания отчетливо различимы у взрослых мечехвостов. Иногда они фигурируют под названием *шиповидные отростки*. Собственно тергит, прикрывавший этот сегмент сверху, или его аксиальная доля, редуцирован.

Щит, одевающий *торацетрон*, имеет характерную форму. Его широкое основание, несущие по бокам только что упомянутые шиповидные отростки, сильно выгнуто вперед, латеральные края расположены под углом к продольной оси тела, а относительно узкий задний край заметно изогнут — его боковые участки оттянуты назад и заострены, а средняя часть выгнута вперед. Именно в этом углублении и крепится основание хвостовой иглы.

Спинальный щит торацетрона разделен на три продольно ориентированные доли. Медианное положение занимает относительно узкая *аксиальная доля*. Вдоль нее по середине тянется невысокий гребень, на котором слабо выдаются небольшие приостренные бугорки, расположенные строго по сегментно. Боковые края аксиальной доли отчетливо маркируют два ряда неглубоких ямок — *отпечатки сегментарных мышц*.

На *латеральных долях*, образованных *плевротергитами* сегментов торацетрона, признаки сегментации выражены не столь отчетливо. Исключение составляет лишь граница между шиповидными отростками и щитом собственно торацетрона. На последнем метамерное расположение демонстрируют лишь краевые *подвижные шипы*. Их 6 пар. Первые 5 принадлежат сегментам мезосомы ( $IX-O_3$ — $XIII-O_7$ ), шипы же последней 6-й пары относятся к 1-му метасомальному сегменту ( $XIV-O_8$ ). Самый же последний сегмент опистосомы ( $XV-O_9$ , или 2-й метасомальный сегмент) краевых шипов лишен. Сзади же к

этому сегменту подвижно причленяется длинная *хвостовая игла*, представляющая собой сильно модифицированный тельсон.

С вентральной стороны по краю переднего отдела проходит хорошо выраженный довольно широкий плоский кант. Он ограничивает два полукруглых впячивания, в которых располагаются просомальные конечности — *хелицеры* и *ходные ноги 1–5-й пар*. У фиксированных объектов они часто подгибаются к средней линии тела (см. рис. 39, Б), тогда как у живых мечехвостов они расставлены широко в стороны и занимают почти весь объем этих углублений.

По середине вентральной поверхности переднего отдела тянется щелевидная *предротовая полость* (пищевая бороздка). Спереди ее ограничивает *верхняя губа*, или лабрум. Лабрум имеет вид направленной назад небольшой треугольной лопасти. «Боковые стенки» предротовой полости образованы основаниями (коксами) просомальных конечностей II–VI сегментов. Расположенные на коксах *гнатобазы* (эндиты), собственно, и ограничивают её с краёв.

На задней границе переднего отдела, между основаниями конечностей 6-й пары расположены два продольно ориентированных лопастевидных придатка. Это так называемые *хилярии* — видоизмененные конечности первого опитосомального сегмента (VII- $O_1$ ), который своей вентральной частью вместе с сегментарными придатками вошел в состав переднего отдела (см. с. 000).

Задний отдел, или торацетрон с боков и сзади окаймлен широким плоским кантом. Его передняя часть глубоко вогнута и преобразована в значительную по объему *жаберную камеру*. В последней и располагаются специализированные придатки пяти задних мезосомальных сегментов (IX- $O_3$ —XIII- $O_7$ ) — *жаберные ножки*. Однако обычно удается рассмотреть лишь задние концы 2–3 пар жаберных ножек, ибо практически вся площадь жаберной камеры спереди и снизу прикрыта *половой* (жаберной) *крышкой*. Эта непарная довольно плотная пластинка полукруглой формы сформировалась в результате слияния конечностей VIII- $O_2$  оперкулярного сегмента. Сам этот сегмент, как уже говорилось выше, представлен лишь шиповидными отростками, спереди приросшими к щиту торацетрона, и материалом связки, обеспечивающей подвижное сочленение переднего и заднего отделов.

Вентрально, на мягкой сочленовной поверхности между задним краем торацетрона и основанием иглы расположено анальное отверстие.

## **ОБЪЕКТ — конечности мечехвоста *Carciniscorpius rotundicauda* (рис. 40, 41)**

*Методические указания.* Студентам выдают учебные препараты музейного типа с отпрепарированными конечностями мечехвоста. Необходимо зарисовать хелицеру, одну или две ходные ноги (ниже приведено описание ходных ног 1-й и 3-й пар), толкательную ножку 6-й пары, хилярию, половую крышку и одну из жаберных ножек. Последнюю следует зарисовать с задней стороны (со стороны жаберной книжки).

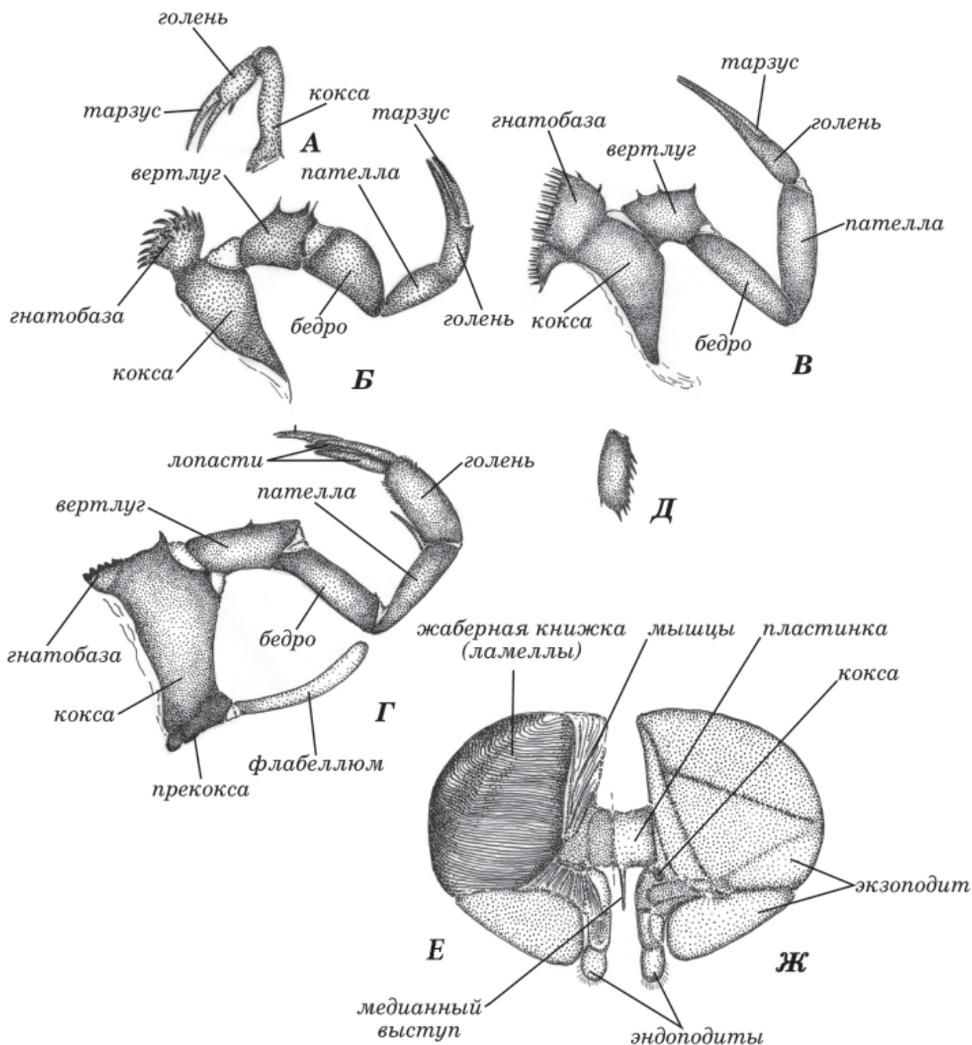


Рис. 40. Конечности самки *Carcinoscorpilus rotundicauda*.

*A* — хелицеры; *B* — ходная нога 1-й пары; *V* — ходная нога 3-й пары; *Г* — толкательная конечность 6-й пары; *Д* — хилирии, конечности VII сегмента; *Е* — жаберная ножка XI сегмента (5-го опистосомального), вид сзади; *Ж* — то же, вид спереди.

Конечности первой пары — *хелицеры* (рис. 40, *A*) далеко отодвинуты от фронтального края переднего отдела тела. Их основания расположены перед ротовым отверстием, по бокам от верхней губы. Каждая хелицера состоит всего из трех члеников. *Кокса* несет направленную назад, в сторону ротового отверстия маленькую клешню, образованную двумя последовательно расположенными члениками — *голенью* и нерасчлененным *тарзусом* (см. с. 000).

Непосредственно за хелицерами следуют 5 пар ходных ног, обладающих полным набором члеников. Правда, эти конечности морфологически и функционально несколько отличаются друг от друга. Сказанное, в первую очередь, относится к ножкам первой и последней пар.

Ножки первой пары (рис. 40, Б), изредка обозначаемые в литературе как педипальпы, начинаются мощными *коксами*. Последние несколько смещены вперед и залегают по бокам от ротового отверстия и верхней губы (см. рис. 40, Б). По отношению к средней линии тела они располагаются под острым углом и направлены вперед и в стороны.

На дистальном конце кокса несет отделенную узким пережимом массивную *гнатобазу* (эндит). Свободный край последней вооружен несколькими рядами мощных, слегка отогнутых назад зубцов. Далее следуют два относительно коротких и вздутых членика — *вертлуг* и *бедро*. С бедром сочленена *пателла*, или коленный членик (колени). В составе конечностей 1-й пары он тоже не очень длинный, но и не столь массивный как 2 предшествующих членика. С дистальным концом пателлы подвижно соединена клешня, образованная *голенью* и нерасчлененным *тарзусом*. За счет голени формируется неподвижный палец клешни, а тарзус функционирует как подвижный палец.

План строения ходных ног 1-й пары сходен у всех четырех современных видов мечехвостов, а вот детали строения заметно различаются не только у форм, относящимся к разным видам, но и у самцов и самок одного вида. У самок всех видов ноги первой пары оканчиваются прямой или очень слабо изогнутой клешней. У самцов же клешни на этих конечностях сохраняются лишь у описанного выше *Carcinoscorpis rotundicauda* (рис. 39, Б; 41). Правда, сама клешня сильно модифицируется. Неподвижный палец голени расположен почти под прямым углом по отношению к её продольной оси. Такое же положение, соответственно, занимает и подвижный палец — тарзус. В результате клешни 1-й пары ног превращаются в мощные крюки-зажимы, с помощью которых самцы удерживаются на самке во время откладки яиц (см. ниже — с. 000). У других видов (*Limulus polyphemus*) клешни заменяются простым зажимом, напоминающим псевдоклешню (см. с. 000). Кроме того, самцы азиатских видов мечехвостов отличаются от атлантического *Limulus polyphemus* еще и тем, что у них модифицируются не одна, а две первые пары ходных ножек (см. рис. 39, Б). У последнего же вида изменены только ножки первой пары.

Ходные ноги трех последующих пар (III–V) имеют практически сходное строение (рис. 40, В). Крупная, вытянутая в длину *кокса* несет мощную двураздельную *гнатобазу*, по свободному, обращенному в предрото-

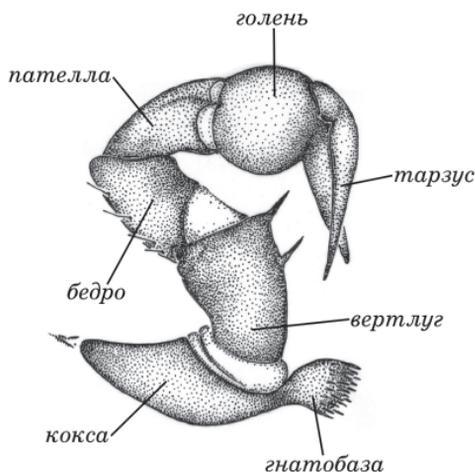


Рис. 41. Половая ножка самца *Carcinoscorpis rotundicauda*.

вую полость краю которой в несколько рядов располагаются мощные и острые зубцы. Сбоку от гнатобазы, на вершине коксы прикрепляется короткий и массивный *вертлуг*. В отличие от ног первой пары *бедро* и *пателла* узкие и вытянуты в длину. Оканчивается конечность прямой и узкой клешней, состоящей из *голени* и *тарзуса*.

Ножки 6-й пары (рис. 40, Г), получившие название толкательных, характеризуются рядом специфических особенностей и по своему строению заметно отличаются от всех предшествующих конечностей. Во-первых, они двуветвисты. Их основной членик поперечным швом отчетливо разделен на две неравные части — собственно *коксу* и расположенную проксимально маленькую *прекоксу*. Расположенная на коксе *гнатобаза* маленькая и несет один ряд коротких зубчиков. Она явно недоразвита. *Вертлуг* ножки 6-й пары относительно узкий и длинный. По своим размерам он почти не уступает трем последующим членикам — *бедру*, *пателле* и *голени*. К последней терминально прикрепляется длинный и узкий *тарзус*, разделенный на два членика. К основаниям этих члеников подвижно прикреплены вытянутые листовидные *лопасты*. Последние широко расходятся в сторону, когда тарзус погружается в мягкий грунт.

Кроме этой главной ветви, соответствующей эндоподиту двуветвистой конечности (см. с. 000), на прекоксе располагается еще одна нерасчлененная и более короткая ветвь — *флабеллум*. В современной литературе он трактуется как видоизмененный экзоподит (см. также Примечание <sup>34</sup>). Флабеллумах приписывают функции органов химического чувства.

Следующая пара сегментарных придатков принадлежит уже опистосоме. Это конечности первого опистосомального сегмента ( $O_1$ ), который, как уже было сказано выше, у мечехвостов сильно редуцирован (с. 000). Фактически от него остается лишь небольшой вентральный фрагмент, полностью вошедший в состав переднего отдела тела. Тем не менее, мечехвосты (единственная группа среди Chelicerata) сохранили конечности этого сегмента — *хиллярии* (рис. 40, Д). Это небольшие нерасчлененные придатки, замыкающие предротовую полость сзади. Край, обращенный в сторону предротовой полости несет небольшие острые зубчики.

Далее располагается серия из шести пар мезосомальных конечностей (сегменты VIII- $O_2$ —XIII- $O_7$ ), которые очень резко отличаются от предшествующих по форме. Все они листовидно уплощены и располагаются в жаберной камере подобно пластинкам черепицы. Самая первая пара (конечности оперкулярного сегмента VIII- $O_2$ ) вообще представлена единой пластинкой, так как придатки этого сегмента срастаются по средней линии тела практически по всей длине. Это *половая крышка*. У мечехвостов ее часто называют жаберной.

Половая крышка (рис. 39, Б) имеет вид неправильно полукруглой пластинки, разделенной продольным швом (линия срастания) на две половинки, соответствующие правой и левой конечностям. Еще несколько пар продольно и поперечно ориентированных швов разделяют переднюю поверхность крышки на отдельные

участки. Сами эти швы маркируют положение бывших границ члеников, из которых состояла исходно членистая ножка (подробнее о составе жаберных ножек см. ниже). Лишь самый дистальный поперечно расположенный шов сохраняет подвижность. По нему жаберная крышка может изгибаться. В расправленном состоянии ровная жаберная крышка расположена горизонтально и почти достигает заднего конца жаберной полости — из-под нее наружу выступают лишь самые задние кончики жаберных ножек. Однако иногда мечехвост отводит жаберную крышку вниз, при этом ее основание располагается под углом к фронтальной плоскости, а дистальный отдел, соответствующий концевым участкам экзоподитов жаберных ножек (см. ниже), по отмеченному выше шву отгибается назад и сохраняет горизонтальное положение. При этом края жаберной крышки отходят от краев жаберной полости, открывая расположенные в последней жаберные ножки.

В строении половой крышки отчетливо проявляются различия между атлантическим *Limulus polyphemus* и тремя азиатскими видами. У первого медиально, между дистальными отделами экзоподитов сохраняются небольшие, нерасчлененные, рудиментарные эндоподиты, границы которых маркируются лишь неглубокими швами. У азиатских видов эти придатки практически полностью редуцируются (см. рис. 39, Б).

На задней поверхности половой крышки, в естественном положении обращенной к вентральной поверхности опистосомы, рядом с ее основанием залегают парные гонопоры.

Следующие пять пар мезосомальных придатков — конечности IX-O<sub>3</sub>—XIII-O<sub>7</sub> сегментов — представлены крайне специализированными жаберными ножками (рис. 40, Ж, З) Каждая такая ножка состоит из небольшой, узкой *кокс*ы, на которой располагаются фактически рудиментарный, правда, еще сохраняющий членистость *эндоподит* и крупный уплощенный *экзоподит* (см. Примечания<sup>34, 44 и 45</sup>). Последний расчленен на две доли — массивную проксимальную и небольшую имеющую вид гладкой пластинки — дистальную. На задней поверхности проксимальной доли расположены многочисленные очень тонкие пластинки — *ламеллы*. В совокупности они образуют так называемую *жаберную книжку*. На задней же поверхности ножки, на коксе, как правило, хорошо заметны мощные *мышцы*, собранные в несколько пучков, обеспечивающие подвижность жаберной ножки и ее отдельных частей. Медиально жаберные ножки каждого сегмента соединены относительно узкой непарной *пластинкой*, от которой назад отходит также непарный *медианный выступ*. Последний имеет вид узкого заостряющегося к свободному концу шиповидного отростка. Сама непарная пластинка, по-видимому, представляет собой стернит соответствующего мезосомального сегмента.

### **ОБЪЕКТ — яйца, поздний эмбрион и трилобитная личинка мечехвоста (рис. 42)**

*Методические указания.* Студентам выдают учебные препараты музейного типа, в которых смонтированы разные стадии развития мечехвостов — от яиц до поздней трилобит-

ной личинки. Желательно, чтобы на препарате присутствовали объекты, расположенные как вентральной, так и дорсальной поверхностью в сторону наблюдателя. При изучении таких препаратов следует использовать бинокуляр.

Только что отложенные яйца имеют неправильно округлую форму и одеты плотной непрозрачной оболочкой — хорионом. Живые яйца окрашены в светло-зеленый цвет, фиксированные приобретают коричневатый оттенок. Размеры яиц обычно не превышают 1,5 мм (рис. 42, А).

Все развитие мечехвостов, начиная с момента оплодотворения, протекает во внешней среде. Первичная оболочка яйца (хорион) сохраняется очень недолго. Развивающийся зародыш быстро растет и претерпевает первую линьку, еще находясь в яйце. Хорион при этом лопается и сбрасывается. Роль новой яйцевой оболочки берет на себя отслоившаяся личиночная кутикула, т. е. первый эмбриональный экзувий. Он тонок и прозрачен. Через него хорошо видны некоторые детали строения развивающегося организма, размеры которого к этому времени увеличиваются в несколько раз (рис. 42, Б). В дальнейшем зародыш линяет еще раз, но второй экзувий лопается, и его остатки долго сохраняются внутри первой зародышевой кутикулы. В последующем линька повторяется еще раз, и зародыш сбрасывает третий экзувий. Образовавшиеся в этом случае покровы становятся дефинитивной (четвертой, по счету) кутикулой личинки, завершившей свое эмбриональное развитие и переходящей к активному существованию во внешней среде.

Еще находясь под защитой *зародышевой кутикулы*, развивающийся организм приобретает ряд признаков, свойственных взрослым мечехвостам (рис. 42, Б). Тело такого зародыша отчетливо разделено на *передний отдел* и содержащий полный набор сегментов *задний отдел (торацетрон)*. На переднем отделе со спинной стороны хорошо выделяется центральная (аксиальная) часть, по границе которой уже заметен *зачаток глазного гребня*. Намечаются, правда, еще слабо границы кардиальной доли. Очень хорошо выражены и латеральные доли. На глазном гребне, как правило, отчетливо различимы *простые глазки*, рядом с которыми позднее, уже в процессе постэмбрионального развития будут формироваться сложные глаза. Пигментные клетки этих глазков (гуанофоры) содержат белый пигмент.

За счет *VIII-О<sub>2</sub>* сегмента начинает формироваться *подвижное сочленение* между передним отделом тела и торацетроном. Правда, шиповидные отростки (свободные доли) этого сегмента пока не выражены.

*Зачаток аксиальной доли* торацетрона еще очень короток, а вот *латеральные доли* (плевротергиты) доминируют в его составе. По их свободным краям уже различимы 6 пар очень коротких зачатков подвижных шипов. Терминально на заднем конце зародыша располагается несколько более массивный, но, по сути дела, столь же короткий *зачаток хвостовой и глы*.

После 3-й линьки развивающегося организма защищавшая его зародышевая кутикула лопается, и сформированная личинка переходит к активному существо-

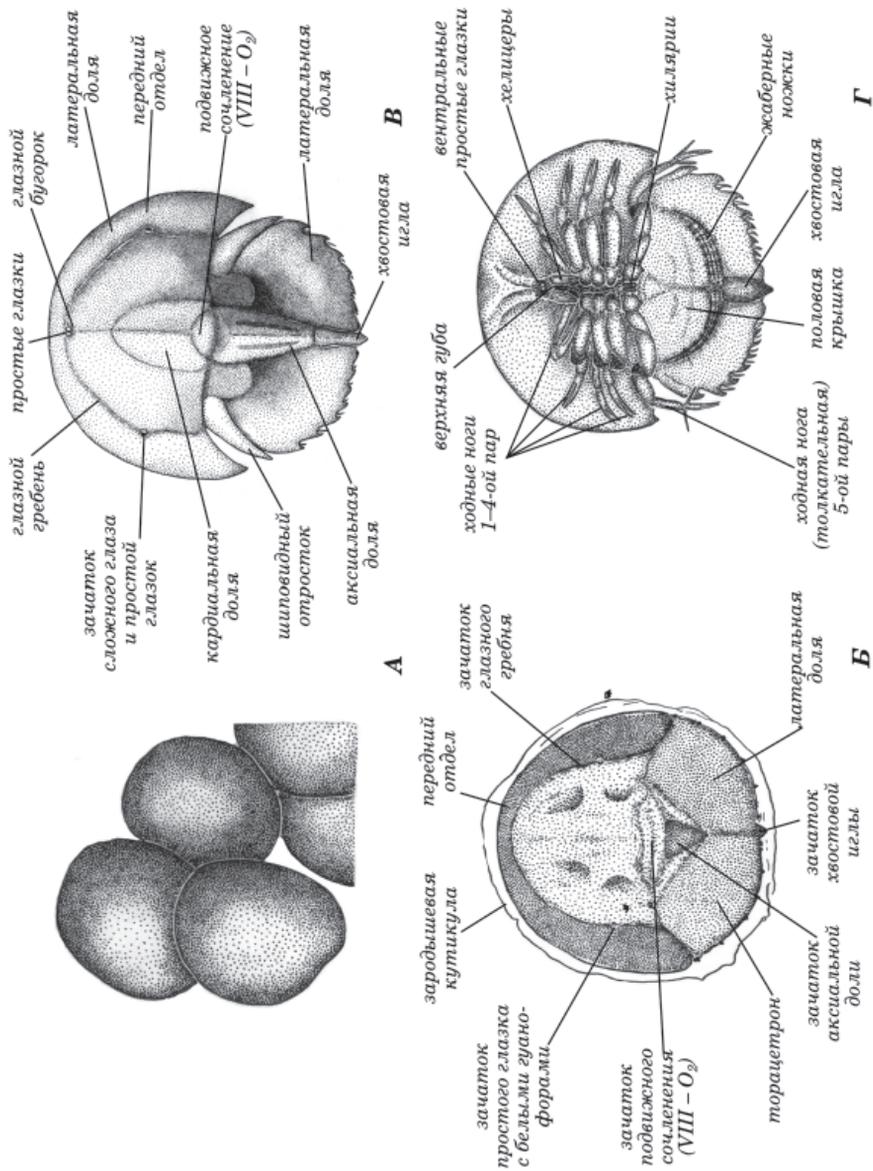


Рис. 42. Развитие мечехвоста (рисунок с препарата П. П. Иванова).  
 А — фрагмент кладки мечехвоста; Б — поздний зародыш в зародышевой оболочке (вид со спинной стороны); В — сформированная трилобитная личинка, вид со спинной стороны; Г — ювениль I, вид с брюшной стороны.

ванию во внешней среде. Личинка эта называется «трилобитной», ибо внешне она действительно напоминает фазу раннего мерасписа, характерную для постэмбрионального развития трилобитов (см. с. 000). Тело трилобитной личинки мечехвоста (рис. 42, В, Г) как и у мерасписа, отчетливо разделено на два отдела, которые, однако, по своему сегментарному составу ни в коей мере не соответствуют членению мерасписа (см. с. 000). *Передний отдел* тела трилобитной личинки — это полностью сформированная просома с уже инкорпорированным в ее состав сильно редуцированным 1-м сегментом опистосомы (VII-O<sub>1</sub>). Дорсальная поверхность, как и у взрослых особей, одета сплошным пельтидием. Его поверхность разделена хорошо выраженными гребнями на соответствующие доли: *кардиальную и латеральные*. Спереди, в точке соединения *глазных гребней* расположен *глазной бугорок* с медиальными *простыми глазками*, пигментные клетки которых представлены белыми гуанофорами. По ходу *глазных гребней*, в их средней части также присутствуют глаза. У только что вылупившихся личинок — это *простые глазки* с белым пигментом в гуанофорах. У взрослых мечехвостов латерально расположенные *простые глазки* сильно редуцируются.

Что же касается *зачатков сложных латеральных глаз*, то у только что вылупившихся трилобитных личинок они при рассмотрении снаружи еще практически не различимы. Только к концу этой личиночной стадии (да и то не у всех особей) в тесном соседстве с латеральными простыми глазками, а фактически на их месте появляются первые омматидии, максимальное количество которых, по данным разных исследователей может колебаться от 9 до 19. Эти зачатки сложных глаз имеют форму узкого неравностороннего треугольника, вершина которого обращена назад. По переднему краю зачатка (основанию треугольника) располагается своего рода «зона роста», в которой последовательно закладываются новые ряды омматидиев.

На вентральной поверхности передний отдел несет уже полный набор присущих ему конечностей: *хелицеры*, *5 пар ходных ног* и крошечные *хилирии*. Здесь же, непосредственно перед основанием *верхней губы* располагается пара *вентральных простых глазков*, которые у взрослых особей после оседания на субстрат перестают функционировать. Они, как дорсальные простые глазки, окрашены в белый цвет.

Что же касается заднего отдела тела, то процесс его формирования еще не завершен. С дорсальной стороны это выражается в том, что *аксиальная доля* торацетрона заметно укорочена, тогда как *латеральные доли* развиты уже практически полностью и несут по полному набору подвижных шипов. На заднем конце аксиальной доли располагается уже четко обособленная, но еще короткая *хвостовая игла* — ее свободный конец практически не выступает за уровень задних концов латеральных долей. VIII-O<sub>2</sub> сегмент представлен *подвижным сочленением* и двумя свободными долями — *шиповидными отростками*. Последние еще не так тесно интегрированы с торацетроном, как это имеет место у взрослых мечехвостов.

С вентральной стороны явное отставание в развитии торацетрона выражено еще сильнее. Конечности оперкулярного сегмента (VIII- $O_2$ ) — половая, или жаберная крышка уже хорошо сформирована. Следующий сегмент (IX- $O_3$ ) несет жаберные ножки, снабженные жаберными книжками. А вот на остальных мезосомальных сегментах (X- $O_4$ —XIII- $O_7$ ) жаберные ножки пока еще отсутствуют. Таким образом, последующее развитие, сопровождающееся формированием недостающих конечностей и постепенным удлинением хвостовой иглы, приобретает характер несколько подавленного анаморфоза.

Трилобитную личинку в результате первой постэмбриональной линьки сменяет 1-я ювенильная стадия. У ювенили I (рис. 42, Г) уже имеется полный набор мезосомальных конечностей — *жаберных ножек*, что сопровождается изменением пропорций тела. Несколько удлиняются аксиальная доля торацетрона и расположенная на ее заднем конце хвостовая игла. Увеличивается и количество омматидиев в сложных глазах. Вторая ювенильная стадия по своим пропорциям еще больше становится похожей на взрослого мечехвоста.

*Limulus polyphemus*, *Tachypleus gigas*, *T. tridentatus* и *Carcinoscorpius rotundicauda* [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Xiphosura (кл.): Xiphosurida (отр.): Limulidae (сем.)].

Четыре ныне существующих вида мечехвостов, как уже говорилось ранее, приурочены к двум регионам — восточному побережью Северной Америки, включая Мексиканский залив, и побережья Юго-Восточной Азии. Все 4 вида, несмотря на незначительные морфологические различия (средние размеры, форма пельтидия самцов, строение половой крышки, форма поперечного сечения хвостовой иглы, особенности строения 1-й, а иногда и 2-й пар ходных ног самцов и т. д.) характеризуются глубоким анатомическим и биологическим сходством. Мечехвосты относятся к числу крупных беспозвоночных животных. Из четырех упомянутых выше видов самых больших размеров может достигать *Tachypleus tridentatus* — общая длина тела часто составляет 81–85 см, а максимальная зарегистрированная масса тела колеблется от 5 до 8 кг. *Carcinoscorpius rotundicaudatus*, напротив самые миниатюрные из мечехвостов. Средняя длина тела самок этого вида не превышает 34, а самцов — 31 см. Средняя масса тела самцов составляет всего 225, а самок — 360 г.

Все мечехвосты обитают в прибрежных участках моря, на относительно небольших глубинах — от 3–4 до 40–45 метров. *Limulus polyphemus*, северная граница распространения которого проходит в зоне умеренного климата (Мейн, США), в зимние месяцы мало активен. По большей части животные почти неподвижно лежат полузарывшись в ил. В теплое время года взрослые мечехвосты большую часть времени ползают по дну в поисках пищи. При этом они часто используют острый кант фронтального края пельтидия как лемех плуга, вспахивая им мягкую поверхность грунта — за движущимся мечехвостом остается неглубокая борозда. Придатки 1-й пары — хелицеры используются двояким образом. Прежде всего, это комплексные «органы» чувств, ибо на их поверхности располагаются многочисленные и разнообразные сенсиллы, преимущественно механо- и хеморецепторы. По-видимому, именно химические сигналы в первую очередь позволяют мечехвосту ориентироваться в поисках добычи.

С помощью клешневидных хелицер мечехвост не только нащупывает добычу в толще грунта, но и захватывает ее. Пищей мечехвостам служат различные черви, небольшие, преимущественно переднежаберные моллюски, мертвая рыба и другая разлагающаяся органика. Схваченная клешнями добыча передается в упоминавшуюся ранее предрото-

вую полость (пищевую борозду), ограниченную с боков коксами ходных ног, снабженными мощными гнатобазами. Частично измельченная и размятая с их помощью пища передается непосредственно к ротовому отверстию, расположенному под верхней губой в передней части предротовой полости. Окончательное «пережевывание» пищи протекает в жевательном, или мускульном желудке (см. с. 000), в котором постоянно присутствуют песчинки и мелкий гравий, превращающие этот отдел пищеварительного тракта в настоящий дробильный аппарат.

Перемещаясь в поисках пищи, мечехвосты используют разные способы локомоции. По поверхности более или менее плотного субстрата мечехвосты «ходят» на своих широко расставленных в стороны просомальных конечностях. В более мягкие, илистые грунты мечехвосты в поисках пищи погружаются так, что над субстратом остаются лишь самые выступающие участки дорсальной поверхности. Вспахивая такой грунт, мечехвост использует главным образом последнюю, 5-ю пару ходных ног (придатки VI просомального сегмента) — толкательные ножки (см. с. 000, рис. 40, Г), работая ими как лыжник палками.

Взрослые мечехвосты могут и всплывать. Правда, в толще воды они перемещаются тяжело и держатся недолго. При плавании они переворачиваются вентральной стороной вверх. В качестве гребных конечностей они используют уплощенные жаберные ножки (рис. 40, Ж, З), вдоль ряда которых пробегает настоящая метахрональная волна.

Очень своеобразно протекает размножение мечехвостов. У хорошо изученного в этом отношении *L. polyphemus* период генеративной активности растянут с апреля по декабрь, однако наибольшее количество животных размножается в конце мая и первой половине июня. Как и у некоторых полихет (см. с. 000), размножение связано с определенными фазами луны. Пик активности размножающихся мечехвостов приходится на полнолуние и начальный период новолуния, т. е. в период самых высоких приливов. Половозрелые самцы и самки мигрируют на литораль. Первыми к песчаным пляжам приползают самцы, а через 1,5–2 недели здесь же появляются и самки. Последние целенаправленно движутся на берег, а самцы при этом буквально патрулируют береговую линию, пытаясь обнаружить проползающих мимо самок. Для этого они используют зрение и дистантную хемоцепцию (обоняние), ибо готовые для спаривания самки выделяют специфические феромоны.

Обнаружив самку, самец пытается забраться ей на спину и удержаться там. Для этого он использует упоминавшиеся выше модифицированные ходные ноги 1-й и 2-й пар (см. с. 000 и рис. 41), которыми как крюками цепляется за передний край торацетрона. Собственно на берег самки выносят самцов у себя на спине. Найдя подходящее место, самка выкапывает небольшую, глубиной всего 20–25 см ямку, в которую и откладывает яйца. Удерживающийся на ней самец осеменяет их. В этом процессе могут участвовать и находящиеся рядом «свободные» самцы. После этого самка забрасывает ямку с осемененными яйцами песком. Обычно за время нахождения на берегу самка оставляет 5–7 таких кладок, которые в совокупности содержат несколько десятков тысяч яиц. Общее количество откладываемых яиц главным образом зависит от видовой принадлежности и размеров каждой конкретной особи. Так, самки *Limulus polyphemus* за один нерестовый период могут отложить от 15 000 до 64 000 яиц, а *Tachypleus* — 60–120 тыс.

Особенности полового поведения мечехвостов во многом определяются структурой формируемых ими популяций. У всех трех азиатских видов, для популяций которых характерны не очень высокая плотность и примерно равное соотношение полов (1:1), как правило, поддерживается отчетливо выраженная моногамия — на протяжении всего нерестового периода одну самку сопровождает один самец. Напротив, атлантический *Limulus polyphemus*, в некоторых районах (например, в Делавере) образующий очень плотные

популяции часто демонстрирует полигамность, в частности разные формы полигинандрии — до 60 % кладок, оставляемых самками осеменяется не одним, а несколькими самцами.

Размеры только что отложенных яиц невелики (до 1,5 мм), а сами яйца, как уже упоминалось выше, одеты очень плотной пигментированной оболочкой. Постоянно повторяющиеся приливы поддерживают влажность песка, в толще которого сохраняется кладка, а во время отливов под ярким солнцем этот песок хорошо прогревается. В таких условиях развитие личинки *Limulus polyphemus*, включающее 2 эмбриональные линьки занимает около двух недель. Первичный хорион заменяется тонким и прозрачным личиночным экзувием, а размеры «яйца» к концу периода развития увеличиваются иногда более чем в 2 раза. Показано, что еще находясь под защитой прозрачного зародышевого экзувия, развивающаяся личинка, у которой уже сформировались простые глазки, реагирует на изменения освещенности.

В процессе третьей линьки сбрасывается не только очередной, но и самый первый зародышевый экзувий, до этого момента выполнявший функцию яйцевой оболочки. Освободившаяся трилобитная личинка вынуждена преодолеть 20–25-сантиметровый слой песка. Естественно, что вылупление молоди может происходить только тогда, когда яйца залиты водой, т. е. во время самых высоких приливов. А это совпадает с определенными фазами луны и приходится на ново- и полнолуние. Именно в этот период и имеет место массовый выход молоди. Считается, что трилобитные личинки мечехвостов демонстрируют положительную реакцию на свет (фототаксис или фотокинез), т. е. перемещаются в сторону источника света. Эта поведенческая реакция и позволяет им подниматься из глубины к поверхности дна, в чистую воду. Возможно, именно это обстоятельство и предопределяет раннее формирование и начало функционирования органов зрения (простых глазков) у мечехвостов.

Покинувшие грунт трилобитные личинки на какое-то время становятся настоящими планктонными организмами — они активно плавают в толще воды, используя для того имеющиеся у них первые опистосомальные ножки. Во время движения они располагаются так, что их вентральная поверхность обращена вверх, к поверхности моря. Повидимому, в этот период в качестве основных фоторецепторных структур они используют упоминавшиеся ранее вентральные простые глазки, расположенные у основания лабрума.

Трилобитные личинки, по сути дела, являются лецитотрофными организмами — они существуют за счет «запасов», полученных еще во время развития. Ограниченность энергетических ресурсов не исключает, однако, продолжения морфогенетических преобразований. Именно в этот период у большинства личинок становятся заметными сложные глаза. Формирование последних у мечехвостов характеризуется рядом специфических особенностей. Первая заключается в том, что увеличение количества омматидиев происходит постепенно. Новые омматидии закладываются последовательно целыми рядами на переднем конце растущего глаза. Этот процесс продолжается и после завершения личиночного этапа развития у растущих juveniles. В конечном счете, глаза взрослых мечехвостов, завершивших свое развитие, состоят более чем из 1000 омматидиев. Но при этом растут и сами омматидии. Омматидии, только что появившиеся в составе сложного глаза, имеют небольшие размеры и состоят из меньшего числа клеток, чем крупные полностью сформированные, составляющие сложные глаза взрослых мечехвостов (см. с. 000).

Последующее развитие мечехвостов сопровождается многочисленными линьками и растягивается на долгие годы. Так, *Limulus polyphemus* достигает возраста генеративной зрелости лишь на 9–10-й год жизни. За это время самки лимулюсов линяют по меньшей мере 17 раз, причем во время каждой линьки размеры растущего организма увеличиваются в среднем на 25–30 %. По достижении половозрелости темп роста и, соответственно,

частота линек заметно снижаются. Линяют старые мечехвосты не чаще, чем 1 раз в год. Точные данные о продолжительности жизни мечехвостов в литературе отсутствуют, однако считается, что возраст самых крупных и старых особей может достигать 30, а то и 40 лет.

За последние 15–20 лет мечехвосты (в первую очередь, *Limulus polyphemus*) превратились в объект многочисленных исследований в самых разных областях биологии. Это и физиология сенсорных систем, и нейроморфология, и эмбриология, и ряд других. Мечехвосты привлекают внимание и как хозяйственный объект. Однако характер их использования заметно изменился. В середине прошлого века велась массовая добыча мечехвостов для изготовления кормовой муки для скота и птицы, но товарные свойства готового продукта оказались низкими, и сейчас от него практически полностью отказались. Ныне же мечехвосты привлекают внимание медиков и фармацевтов. Широко используется получаемый из их хитина хитозан. Гемолимфа мечехвостов служит источником LAL (*Limulus amoebocyte lysate*), без которого ныне не обходится производство некоторых медицинских препаратов и диагностика ряда заболеваний.

## Arachnida, или паукообразные (класс)

Паукообразные, или Arachnida традиционно рассматриваются как таксон высокого ранга — класс. В действительности же эту группировку вряд ли можно считать монофилетическим таксоном. Под названием «паукообразные» объединяются все представленные в современной фауне группы наземных хелицеровых — от скорпионов (*Scorpiones*) до паразитиформных клещей (*Parasitiformes*) включительно. По сути дела, их связывает наземный, а зачастую, и настоящий сухопутный образ жизни. Таким образом, это, скорее, не систематическая, а «биологическая» группировка, представителей которой роднит, кроме относительного единства происхождения — все они потомки каких-то древних водных хелицеровых, общность морфологических и физиологических адаптаций к жизни на суше в воздушной среде, т. е. в условиях острого дефицита капельной влаги. Этот переход потребовал приобретения целого комплекса приспособлений, позволяющих максимально экономно использовать запасы воды в организме. Необходимо было минимизировать потери влаги в результате испарения через поверхность тела, что потребовало соответствующей специализации хитиновой кутикулы. Очень серьезной перестройке подверглась система органов дыхания — органы водного дыхания (жабры) заменяются органами воздушного дыхания — сначала легкими (легочными книжками), а позднее и трахеями. Последний шаг позволил еще больше сократить потери влаги при дыхании.

Выход на сушу обусловил и коренное преобразование выделительной системы. Практически невозможным стало удаление продуктов азотистого обмена через покровы в результате диффузии. Дефицит воды резко ограничил возможности использования целомодуктов, как органов выделения. Правда, у многих паукообразных они сохраняются, но при этом заметно изменяют свои функции. Основными органами выделения становятся энтодермальные мальпигиевы сосуды, позволяющие выводить в значительной мере «обезвоженные» продукты обмена.

С выходом на сушу было связано и еще одно направление изменений, свойственных современным паукообразным. Это полный отказ от наружного оплодотворения, еще сохраняющегося у мечехвостов, и переход к наружно-внутреннему (сперматофорному) или настоящему внутреннему оплодотворению.

То, что нынешние Arachnida — это когорта в достаточной мере родственных таксонов, особых сомнений не возникает. Об этом свидетельствуют и некоторые общие тенденции их морфологической и биологической эволюции. Все они характеризуются сходным характером дифференциации туловищных конечностей, хотя в деталях конечные результаты этого процесса у представителей разных таксонов оказываются чрезвычайно различными. У многих паукообразных в той или иной мере выражена тенденция к подавлению и частичной или почти полной редукции VII (1-го опистосомального,  $O_2$ ) сегмента и полная утрата им конечностей. Еще одна общая эволюционная тенденция, свойственная многим представителям Arachnida, — переход к поглощению полужидкой и даже жидкой пищи, с чем было связано приобретение способности к внекишечному пищеварению.

Однако эти, да и некоторые другие несомненные признаки родства всех паукообразных не исключают возможности того, что вся эта группа является сборной. Возможно, предки современных таксонов Arachnida осваивали сушу как среду обитания несколько раз и совершенно независимо друг от друга. Нельзя исключать и того, что внешне и функционально сходные структуры возникали соответственно тоже несколько раз и, строго говоря, не гомологичны друг другу. Сказанное, прежде всего, относится к трахеям (подробнее см. с. 000).

Детальный анализ особенностей тагмозиса и внешней морфологии представителей разных таксонов паукообразных приведен ниже.

## SCORPIONES (отряд)

### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология скорпиона (*Heterometrus* sp.)**

(рис. 43, А, Б)

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые скорпионы, представленные в учебных или музейных коллекциях. Наиболее доступны часто встречающиеся в южных регионах (Закавказье, государства Средней Азии) *Mesobuthus eupeus*, *Buthus caucasicus* и др.) — сравнительно не крупные скорпионы (длина тела — около 5 см) со слабо скульптурированной, почти гладкой кутикулой, окрашенные в характерный желтоватый цвет. В течение нескольких месяцев они хорошо выживают в неволе, что позволяет на занятиях продемонстрировать живых особей, в том числе и процесс питания. Кормить скорпионов можно «мучными червями» (личинки жуков *Tenebrio*), мухами и даже мелкими дождевыми червями. Студенты работают с предварительно зафиксированном в спирте раздаточным материалом. При этом следует использовать бинокляры.

Обычными компонентами фауны Центральной и Южной Европы, в том числе и Крыма, являются виды р. *Euscorpis*. Размеры представителей этих таксонов также не превышают 4–5 см, но окрашены они значительно темнее. Доминируют красно-коричневые особи, но часто встречаются и практически черные экземпляры. Все они более влаголюбивы,

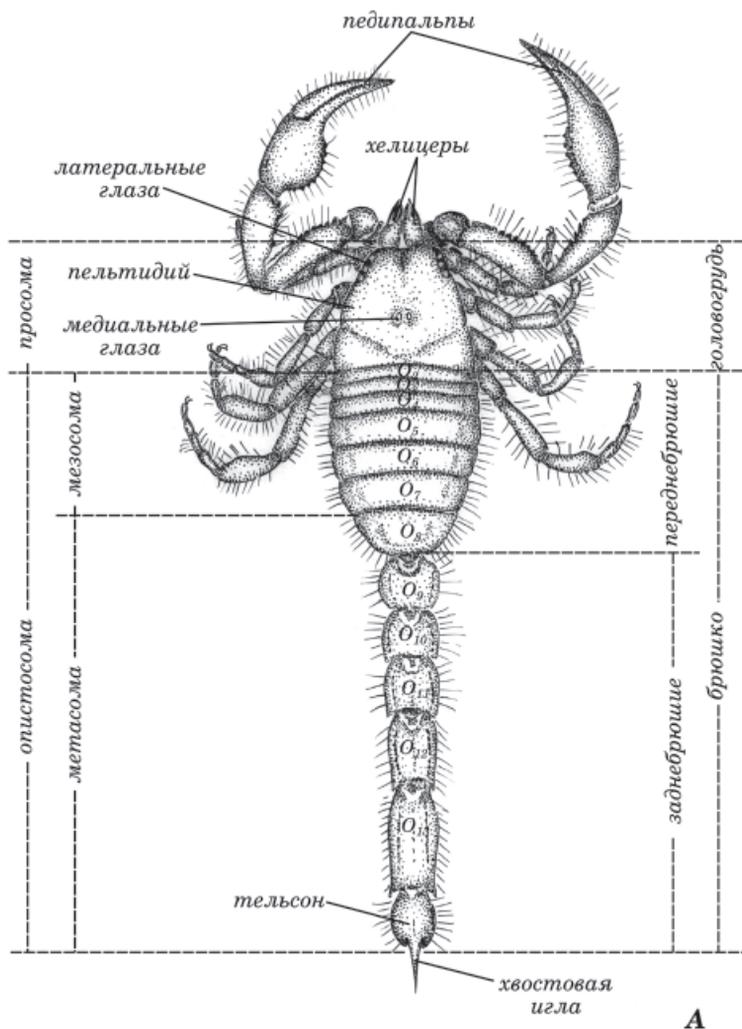


Рис. 43. Скорпион. Внешний вид.

А — со спинной стороны, Б — с брюшной стороны.

чем *Buthus* и хуже содержаться в лабораторных условиях. Небольшие размеры и темная окраска, скрывающая некоторые детали строения (например, расположение глаз на пельтидии), делают необходимым использование бинокля с осветителями при изучении раздаточного материала.

Если в учебных коллекциях в достаточном количестве присутствуют крупные субтропические и тропические формы, достигающие в длину 10 и более сантиметров, то их для лучшей сохранности материала, следует смонтировать в виде музейных препаратов. Также в виде музейного препарата следует на занятии продемонстрировать вскрытого скорпиона, у которого хорошо отпрепарированы легочные мешки и ЦНС.

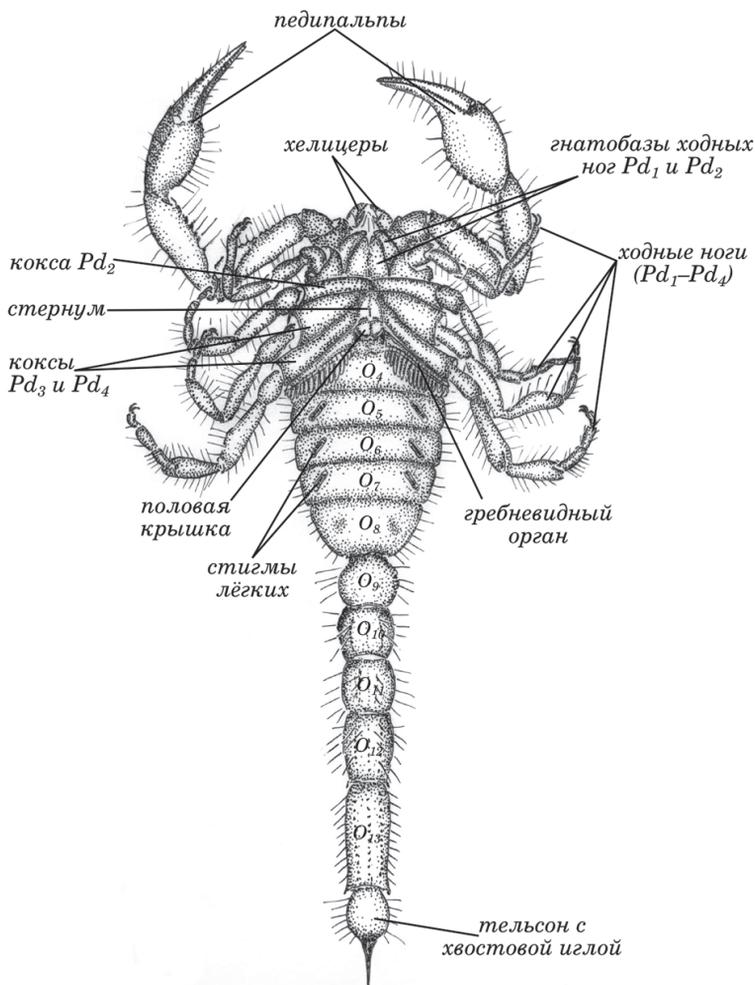
**Б**

Рис. 43. Продолжение.

Студентам на занятии следует зарисовать внешний вид скорпиона со спинной и брюшной сторон.

Вытянутое в длину тело скорпиона отчетливо подразделено на упоминавшиеся ранее отделы: *просому* и *опистосому*. Последняя, в свою очередь, разделена на *мезосому* и *метасому*. Просома и мезосома несут в разной степени специализированные конечности (см. ниже), тогда как метасома их полностью лишена.

Тело скорпионов содержит наибольшее количество сегментов среди всех известных паукообразных — 19, которые по отделам тела распределены в соответ-

ствии с формулой: 6–7–6 (см. с. 000 и табл. 3 и 5). Просома включает преантенальный отдел (ПО) и 6 сегментов (I–VI). С дорсальной стороны она прикрыта единым, хорошо развитым щитом — *пельтидием*, на котором в передней и средней его части располагаются глаза. Латерально спереди, фактически на передне-боковых углах пельтидий несет две группы *латеральных глазков*. Их количество различно у разных видов (3–5 пар). Мидсагиттально, ближе к середине пельтидия, на небольшом бугорке расположены два тесно сближенных *медиальных глазка*.

Вентральная поверхность просомы практически полностью перекрыта *коксами* (основными члениками) ходных ног  $Pd_1$ – $Pd_4$  — сегментарных придатков III–VI сегментов. В самой передней части в формировании вентральной поверхности просомы принимают участие *гнатобазы* (коксоэндиты), сохраняющиеся на коксах ходных ног 1-й и 2-й пар. Плотнo прилегая друг к другу, они образуют нижнюю стенку предротовой полости, в заднем конце которой расположен рот. Лишь медиально, у заднего конца просомы между коксами ходных ног 3-й и 4-й пар, в срединной части вентральной поверхности залегает небольшая треугольная пластинка — *стернум*, или грудина.

Оπισсосома образована 13-ю сегментами. Мезосома включает 7 сегментов, а метасома — 6, правда, выражены они далеко не в одинаковой степени. Считается, что первый опистосомальный сегмент VII- $O_1$  у скорпионов практически полностью редуцирован, и на поверхности тела от него ничего не сохраняется. В силу этого обстоятельства снаружи на опистосоме отчетливо различимы лишь 12 сегментов. Передняя группа включает 6 сегментов *мезосомы* — VIII- $O_2$ —XIII- $O_7$ , каждый из которых несет парные придатки — сильно видоизмененные, специализированные конечности (см. ниже). Все мезосомальные сегменты примерно одинаковой ширины, соответствующей ширине просомы. А вот длина их заметно различается — первые два очень короткие и с дорсальной стороны прикрыты вытянутыми в поперечном направлении и, соответственно очень короткими тергитами. Последующие 4 сегмента заметно длиннее, а их тергиты имеют вид крупных прямоугольников.

Соотношение размеров стернитов, прикрывающих вентральную поверхность мезосомы примерно такое же. Боковые участки короткого стернита VIII- $O_2$  (полового сегмента) на значительном протяжении прикрыты направленными назад и вбок мощными коксами ходных ног четвертой пары. Центральную же его часть занимает слабо расчлененная пластинка — *половая крышка*, прикрывающая непарный гонопор. Почти такой же короткий стернит IX- $O_3$  сегмента. В своей центральной части он перекрыт основаниями и проксимальными отделами *гребневидных органов* (см. с. 000 и рис. 43, Б и 44, Ж). На стернитах следующих 4 самых крупных мезосомальных сегментов (X- $O_4$ —XIII- $O_7$ ) по краям располагаются косые щели. Это *стигмы легких* (легочных книжек) (см. с. 000 и рис. 43, Б и 45).

Вторую группу составляют метасомальные сегменты (XIV- $O_8$ —XIX- $O_{13}$ ), полностью лишённые конечностей. Последние не закладываются даже у за-

родышей. Сегменты *метасомы* имеют разное строение. Первый сегмент (XIV-O<sub>8</sub>) своим широким передним концом неподвижно соединен с последним легочным сегментом мезосомы. Задний же конец этого сегмента заметно сужен, так что рассматриваемый сомит напоминает низкий конус с широким основанием. Дорсально и вентрально сегмент XIV-O<sub>8</sub> прикрыт еще хорошо развитыми и обособленными друг от друга тергитом и стернитом соответственно.

Последующие пять метасомальных сегментов (XV-O<sub>9</sub>—XIX-O<sub>13</sub>) имеют вид заметно более узких и подвижно сочлененных жестких хитиновых «трубок». Склеротизованные элементы наружного скелета каждого сегмента прочно сливаются между собой, так что образуют сплошное кутикулярное кольцо. Оканчивается этот отдел тела скорпиона небольшим, но отчетливо вздутым сомитом, который на своем дистальном конце несет слегка изогнутую и острую иглу с отверстием протока ядовитой железы на свободном конце. Традиционно этот сомит рассматривается как тельсон.

Приведенная выше схема членения тела скорпиона наиболее близка к традиционному варианту, который воспроизводится в большинстве отечественных учебников (В. Н. Беклемишев. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1. Проморфология. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Наука, 1964; В. А. Догель. Зоология беспозвоночных: учебник для университетов. Ред. проф. Ю. И. Полянский. 7-е изд., перераб.; и др.) (подробнее см. с. 000). От классических представлений Снодграсса, Беклемишева и др. она принципиально отличается лишь трактовкой природы и положения хелицер и определением положения границы между просомой и опистосомой (табл. 5, колонки I и V; подробнее см. также с. 000).

Однако в современной литературе встречаются и другие варианты трактовки тагмозиса скорпионов (см. табл. 5). Различия между ними касаются нескольких существенных моментов. Признавая принадлежность хелицер тритоцеребральному сегменту, эти исследователи подчеркивают, что существовал, по крайней мере, 1, а то и 2 сегмента, предшествовавших сегменту хелицер. Соответственно общее число сегментов в теле скорпиона возрастает до 20 или даже 21 (см. табл. 5, колонки II, IV; соответствующие разделы таблицы составлены с учетом добавления лишь одного антеннального [A I] сегмента). Естественно, что это увеличение происходит за счет просомы. Однако при этом часто не учитывается судьба VII сегмента. Традиционно, на основе результатов эмбриологических исследований, считается, что этот сегмент не просто закладывается в теле зародыша, но на нем формируются и зачатки конечностей. Тем не менее, в ходе последующего развития происходит практически полная редукция этого сегмента, от которого остается лишь первая пара боковых артерий, отходящих от сердца. В ряде современных учебных пособий этот сегмент и его судьба вообще не упоминаются. В этом случае может сложиться впечатление, что гонопор располагается непосредственно на 1-м сегменте опистосомы (O<sub>1</sub>). Но это в корне противоречит утвердившемуся в литературе мнению о том, что половым сегментом у всех хелицеровых является второй опистосомальный сегмент (O<sub>2</sub>).

Но и в тех случаях, когда существование предполового (O<sub>1</sub>) сегмента признается, очень по-разному трактуется его судьба. Одни исследователи допускают, что этот сомит подвергается практически полной редукции, другие же считают, что редуцируется только его тергит.

Еще более серьезные расхождения имеют место в трактовке природы придатков полового и следующего за ним сегмента (VIII-O<sub>2</sub> и IX-O<sub>3</sub>, соответственно) и их положения на теле скорпиона. Традиционно и половая крышка, и гребневидные органы рассматривались как сегментарные гомологи, т. е. настоящие, хотя и сильно модифицированные конечно-

сти этих двух сегментов. Тем не менее, некоторые исследователи рассматривают половую крышку всего лишь как вырост покровов, в своем происхождении с конечностями никак не связанный. Более того, иногда и половые крышки, и гребневидные органы относят к одному сегменту ( $O_2$ ), в котором выделяют две зоны — половую и сенсорную (табл. 5, колонка III).

Таблица 5

Варианты (I–V) трактовки тагмозиса скорпионов, встречающиеся в учебной литературе

	I	II	III	IV	V
А или ПО	Глаза (A I)	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза
I	Prs <sub>1</sub> Ch	Prs <sub>1</sub> (A I)	Prs <sub>1</sub> (A I)	Prs <sub>1</sub> (A I)	Prs <sub>1</sub> Ch
II	Prs <sub>2</sub> Pdp	Prs <sub>2</sub> Ch	Prs <sub>2</sub> Ch	Prs <sub>2</sub> Ch	Prs <sub>2</sub> Pdp
III	Prs <sub>3</sub> Pd I	Prs <sub>3</sub> Pdp	Prs <sub>3</sub> Pdp	Prs <sub>3</sub> Pdp	Prs <sub>3</sub> Pd I
IV	Prs <sub>4</sub> Pd II	Prs <sub>4</sub> Pd I	Prs <sub>4</sub> Pd I	Prs <sub>4</sub> Pd I	Prs <sub>4</sub> Pd II
V	Prs <sub>5</sub> Pd III	Prs <sub>5</sub> Pd II	Prs <sub>5</sub> Pd II	Prs <sub>5</sub> Pd II	Prs <sub>5</sub> Pd III
VI	Prs <sub>6</sub> Pd IV	Prs <sub>6</sub> Pd III	Prs <sub>6</sub> Pd III	Prs <sub>6</sub> Pd III	Prs <sub>6</sub> Pd IV
VII	(Prs <sub>7</sub> )	Prs <sub>7</sub> Pd IV	Prs <sub>7</sub> Pd IV	Prs <sub>7</sub> Pd IV	(O <sub>1</sub> )
VIII	O <sub>1</sub> Go	O <sub>1</sub> Go	(O <sub>1</sub> )	(O <sub>1</sub> ) тергит	O <sub>2</sub> Go
IX	O <sub>2</sub> Cten	O <sub>2</sub> Cten	O <sub>2</sub>   Go Cten	O <sub>2</sub> Go	O <sub>3</sub> Cten
X	O <sub>3</sub> Pulm	O <sub>3</sub> Pulm	O <sub>3</sub> Pulm	O <sub>3</sub> Cten	O <sub>4</sub> Pulm
XI	O <sub>4</sub> Pulm	O <sub>4</sub> Pulm	O <sub>4</sub> Pulm	O <sub>4</sub> Pulm	O <sub>5</sub> Pulm
XII	O <sub>5</sub> Pulm	O <sub>5</sub> Pulm	O <sub>5</sub> Pulm	O <sub>5</sub> Pulm	O <sub>6</sub> Pulm
XIII	O <sub>6</sub> Pulm	O <sub>6</sub> Pulm	O <sub>6</sub> Pulm	O <sub>6</sub> Pulm	O <sub>7</sub> Pulm
XIV	O <sub>7</sub> —	O <sub>7</sub> —	O <sub>7</sub> —	O <sub>7</sub> Pulm	O <sub>8</sub> —
XV	O <sub>8</sub> —	O <sub>8</sub> —	O <sub>8</sub> —	O <sub>8</sub> —	O <sub>9</sub> —
XVI	O <sub>9</sub> —	O <sub>9</sub> —	O <sub>9</sub> —	O <sub>9</sub> —	O <sub>10</sub> —
XVII	O <sub>10</sub> —	O <sub>10</sub> —	O <sub>10</sub> —	O <sub>10</sub> —	O <sub>11</sub> —
XVIII	O <sub>11</sub> —	O <sub>11</sub> —	O <sub>11</sub> —	O <sub>11</sub> —	O <sub>12</sub> —
XIX	O <sub>12</sub> —	O <sub>12</sub> —	O <sub>12</sub> —	O <sub>12</sub> —	O <sub>13</sub> —
XX или тельсон	Тельсон с хвостовой иглой	Жало		O <sub>13</sub> —	Тельсон с хвостовой иглой
				Жало	

Примечание. А — акрон; ПО — преантеннальный отдел; I–XX — порядковые номера сегментов; (A I) — антенны I предковых форм, возможно исчезнувшие в процессе последующей эволюции хелицерных; Ch — хелицеры; O<sub>1</sub>–O<sub>13</sub> — сегменты опистосомы; (O<sub>1</sub>) — подвергшийся редукции первый сегмент опистосомы; Pd I–Pd IV — ходные ноги; Pdp — педипальпы; Prs<sub>1</sub>–Prs<sub>7</sub> — сегменты просомы; (Prs<sub>7</sub>) — подвергшийся редукции последний сегмент просомы; Pulm — легкие (легочные книжки). Двойными линиями показаны границы между тагмами.

В англоязычной учебной и научной литературе иначе трактуется и положение границы между мезо- и метасомой. Выше уже говорилось, что часто ее проводят между передними широкими и задними узкими сегментами опистосомы, т. е. точно так же, как в отечественной литературе разделяют переднебрюшие и заднебрюшие (см. рис. 43; табл. 5, колонки II, III, IV).

## ОБЪЕКТ — конечности скорпиона (рис. 44, А–Ж)

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы учебные или музейные препараты, изготовленные из полностью отпрепарированных конечностей скорпионов любого вида. Набор конечностей для детального изучения может варьировать в зависимости от цели и характера занятия. Рекомендуется зарисовать хелицеры, педипальпы, 1-ю или 2-ю ходные ноги, сохраняющие на коксах эндиты, ходную ногу 3-й пары, комплекс из половой крышки и гребневидных органов. Если для изготовления препаратов были использованы мелкие скорпионы, то при работе с объектами следует использовать бинокляры.

Первая пара сегментарных придатков скорпиона представлена маленькими клешневидными *хелицерами* (рис. 44, А). Они образованы всего тремя члениками. Основной членик — *кокса* небольшой, почти правильной цилиндрической формы. Более массивный членик, который расположен на его дистальном конце, обычно рассматривается как *голень* (tibia). Сбоку от его боковой поверхности отходит направленный вперед вырост — *неподвижный палец*. Параллельно ему располагается подвижно сочлененный с голенью *подвижный палец*. Последний соответствует нерасчлененному *тарзусу* (лапке) обычной ходной ноги. И подвижный, и неподвижный пальцы по сторонам, обращенным навстречу друг к другу, несут острые и твердые «зубы». Подвижный палец оканчивается характерной *«вилочкой»*, образованной заостренным окончанием самого пальца и крупным субтерминальным зубом.

Придатки 2-й пары — *педипальпы* — самые крупные конечности скорпиона (рис. 44, Б). Они содержат полный набор члеников и оканчиваются клешней<sup>46</sup>. Массивный основной членик — *кокса* — лишен каких-либо выростов. С ним подвижно сочленен столь же массивный и короткий *вертлуг*. И коксоподит, и вертлуг заметно уплощены. Следующие же два членика — *бедро*, и *пателла* (коленный членик) — напротив, имеют трубчатое строение и заметно вытянуты.

*Голень*, несущая массивный *неподвижный палец*, и нерасчлененный *подвижный палец* (*тарзус*) сильно модифицированы и образуют мощную клешню, которую скорпион использует и при охоте, и при обороне.

*Ходные ноги* I и II — Pd<sub>1</sub> и Pd<sub>2</sub> (рис. 44, В, Г) сохраняют важную архаичную особенность, свойственную далеким предковым формам арахнид. *Коксы* этих конечностей несут по одной уплощенной *гнатобазе* треугольной формы, которые, как уже говорилось выше (см. с. 000) в совокупности образуют нижнюю стенку предротовой полости. Сами коксоподиты еще относительно короткие. Далее следует обычный набор из трех члеников — массивного *вертлуга* и вытянутых, неправильно трубчатых *бедра* и *пателлы* (коленного членика). *Голень* тоже сохраняет трубчатое строение, но даже по сравнению с пателлой сильно укорочена. С голенью подвижно сочленена двучленистая лапка, разделенная на *базитарзус* и собственно *тарзус*.

*Ходные ноги* следующих двух пар — Pd<sub>3</sub> и Pd<sub>4</sub> — имеют сходные состав и строение (рис. 44, Д, Е). Отличия сводятся к тому, что коксы этих ножек заметно удлиняются и практически полностью (от средней линии до боко-

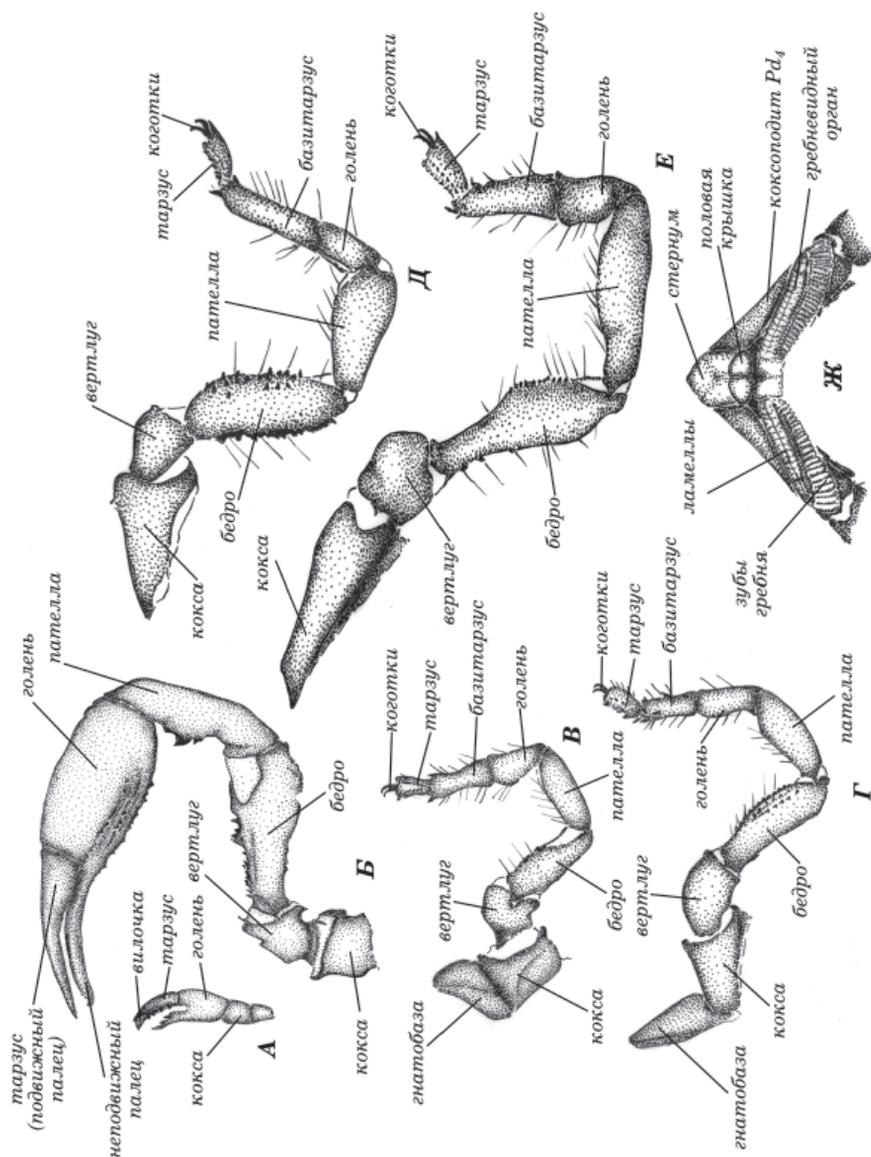


Рис. 44. Конечности скорпиона.

*A* — хелицера; *B* — педипальпа; *B* — ходная нога I; *Г* — ходная нога II; *Д* — ходная нога III; *Е* — ходная нога IV; *Ж* — половая крышка и гребневидные органы.

вых краев тела) прикрывают с вентральной стороны всю заднюю половину просомы. Да и размеры самих конечностей заметно увеличиваются.

Придатки опистосомы — сильно видоизмененные мезосомальные конечности у скорпионов по сравнению с другими паукообразными представлены наиболее полно. Отсутствуют лишь придатки фактически полностью редуцированного первого опистосомального сегмента — VII-O<sub>1</sub> (см. с. 000). Правда у зародышей, на ранних стадиях морфогенеза и сам сегмент, и зачатки его конечностей в виде небольших бугорков, судя по данным эмбриологии, хорошо выражены.

На половом сегменте VIII-O<sub>2</sub> над гонопором располагается *половая крышка* (рис. 40, Ж). Она представляет собой небольшую овальную или закругленно-прямоугольную пластинку парного происхождения. Причем у самцов обе половинки сохраняют обособленность, тогда как у самок они объединены в единую структуру.

Придатки следующего IX-O<sub>3</sub> сегмента представлены *гребневидными органами* (рис. 44, Ж). Основу каждого гребневидного органа составляют так называемые *ламеллы* — два ряда прочно связанных друг с другом узких пластинок. Передний край образуют маргинальные ламеллы, а задний — медиальные. К последним подвижно прикреплены направленные назад многочисленные *«зубы» гребня*. В настоящее время показано, что это сложные органы чувств, несущие на своей поверхности огромное количество специализированных сенсилл — хеморецепторов (см. с. 000).

## **ОБЪЕКТ — легкие и центральная нервная система скорпиона** (рис. 45)

*Методические указания.* На занятиях студентам предлагают препараты музейного типа со вскрытыми скорпионами, у которых полностью удалены пищеварительная и половая системы и значительная часть мышц. Если препараты изготовлены из не очень крупных объектов, то при работе с ними рекомендуется использовать бинокляры.

На хорошо отпрепарированных объектах отчетливо различимы четыре пары легких и все основные отделы ЦНС.

Легкие, или легочные книжки имеют вид компактных овальных мешков. Они попарно залегают по краям 10–13 сегментов. Снаружи рассмотреть внутреннее строение легочных книжек не удастся — для этого необходимо изготовить специальные препараты.

Между легкими, вдоль мидсагиттальной плоскости тянется центральная нервная система. Она начинается компактно расположенными *надглоточным ганглием* и *подглоточной нервной массой*. Первый представлен овальным телом, слегка вытянутым в поперечном направлении. В естественном положении надглоточный ганглий залегают непосредственно над передней частью крупной подглоточной нервной массы и тесно с ней интегрирован. Эти два отдела ЦНС связаны *окологлоточными коннективами*, имеющими вид очень коротких и широких мостиков. Коннективы с боков

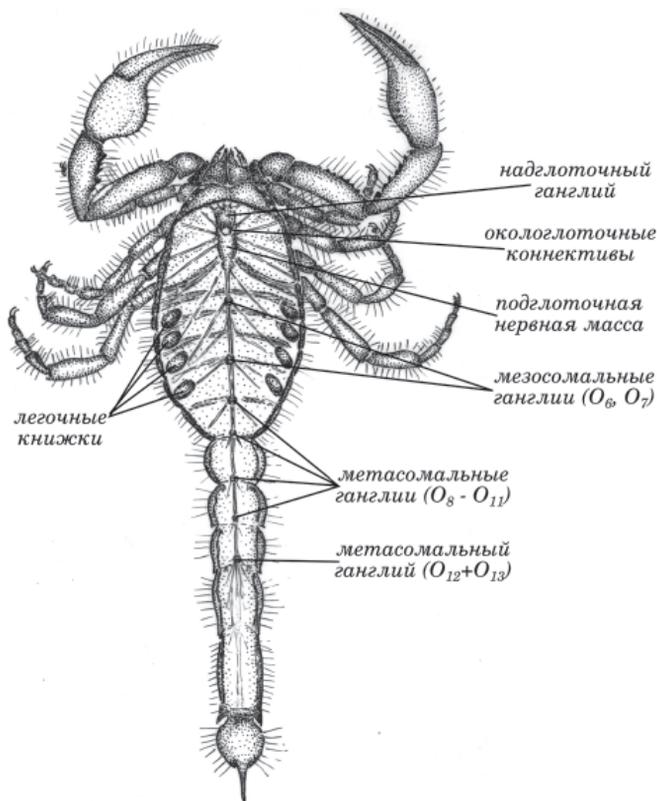


Рис. 45. Легкие и центральная нервная система скорпиона.

При изготовлении препарата мозг немного оттянут вперед для того, чтобы стали видны окологлоточные коннективы. Из-за этого и вся брюшная нервная цепочка также несколько сдвинулась вперед.

ограничивают отверстие, пронизывающее передний отдел ЦНС. Подглоточная нервная масса имеет вид массивного вытянутого в продольном направлении тела, которое залегает в срединной части просомы.

Для того чтобы отверстие, через которое проходит пищевод, стало заметно, на препарате, с которого сделан рис. 45, надглоточный ганглий сильно оттянут вперед.

И надглоточный ганглий и подглоточная нервная масса имеют сложный состав, так как формируются в результате слияния ганглиев разных сегментов. В состав надглоточного ганглия входят прото-, дейто- и тритоцеребрум (см. с. 000 и табл. 1). Протоцеребрум иннервирует глаза, дейтоцеребрум (ганглий I сегмента, по принятой в настоящем издании нумерации сегментов — см. с. 000 и табл. 1) — хелицеры, а тритоцеребрум (ганглий II сегмента) — педипальпы. Все эти три элемента надглоточного ганглия очень тесно объединены, так что никаких границ между ними снаружи проследить не удается.

Подглоточная нервная масса представляет собой результат слияния ганглиев всех остальных просомальных сегментов (III–VI) и четырех мезосомальных сегментов: VIII-O<sub>2</sub>—XI-O<sub>7</sub>. Соответственно от нее отходят 4 пары хорошо заметных нервов ходных ног, а от ее явно суженого заднего конца — более тонкие нервы полового (оперкулярного) сегмента (VIII-O<sub>2</sub>) и гребневидных органов (IX-O<sub>3</sub>). Две последние пары нервов иннервируют легочные книжки (X-O<sub>4</sub>; XI-O<sub>5</sub>).

Задний отдел ЦНС скорпионов представлен остатками достаточно типичной брюшной нервной цепочки. Первые три ганглия, несколько более крупные чем остальные, расположены непосредственно за подглоточной нервной массой в широкой части тела скорпиона — «переднебрюший». Два из них — это последние 2 ганглия *мезосомальных сегментов* (XII-O<sub>6</sub> и XIII-O<sub>7</sub>). От них отходят нервы к двум последним парам легочных книжек. Третий ганглий этой группы относится уже к *метасомальным сегментам* и иннервирует первый (широкий) сегмент метасомы — XIV-O<sub>8</sub>.

Продолжается брюшная нервная цепочка и в узкие сегменты «заднебрюшия». Здесь располагаются еще четыре маленьких ганглия, принадлежащие, соответственно, XV-O<sub>9</sub>—XVIII-O<sub>12</sub> сегментам (*метасомальные ганглии* O<sub>9</sub>—O<sub>11</sub> и сложный *метасомальный ганглий* O<sub>12+13</sub>). При этом обычно считается, что самый последний ганглий сформировался в результате объединения ганглиев собственно XVIII-O<sub>12</sub> и самого последнего XIX-O<sub>13</sub> сегментов тела.

*Buthus* sp., *Mesobuthus* sp., *Euscorpis* sp., *Androctonus* sp., *Heterometrus* sp. и др. [**Arthropoda** (тип): **Chelicerata** (подтип): **Arachnida** (кл.): **Scorpiones** (отр.)]. Современные скорпионы — не очень многочисленная по числу видов, хотя и достаточно широко распространенная группа наземных паукообразных. Интерес к этой группе обусловлен причинами двоякого рода. С одной стороны, скорпионы, по-видимому, ближе всего стоят к эволюционным корням паукообразных. Этим, вероятно, можно объяснить ряд присущих им уникальных особенностей организации и биологии. Вместе с тем, представители этой группы демонстрируют и некоторые явно вторичные признаки далеко зашедшей специализации (например, переход к настоящему живорождению — см. с. 000).

С другой стороны, в ряде регионов скорпионы, несомненно, имеют определенное медико-ветеринарное значение, ибо среди них есть, хотя и не столь многочисленные, как это приписывает им народная молва, ядовитые формы (см. с. 000).

Всего таксон Scorpiones, по последним данным, насчитывает немногим более 1900 видов. Правда, в некоторых источниках приводятся заметно меньшие цифры — 1500, 1700 и т. п. В настоящее время устоявшаяся и общепринятая система рассматриваемого таксона отсутствует.

Хотя скорпионы встречаются практически на всех материках за исключением Антарктиды, их распространение ограничено относительно узкой зоной субтропиков и тропиков. Так, в Северном полушарии их наибольшее разнообразие регистрируется в полосе 23° N—38° N. Севернее этой границы фауна скорпионов быстро беднеет, и лишь один вид *Paruroctonus boreus* достигает 50° N. Большинство скорпионов предпочитает районы, в которых годовые колебания температуры не выходят за пределы 20–35 °C. Но, наряду с этим есть виды, поселяющиеся в условиях умеренного климата с резкими колебаниями температуры. В Средней Азии, например, эндемичный вид *Pectinibuthus birulai* существует при перепадах температур от –31° до 50 °C. При наступлении зимы такие виды впада-

ют в состояние полного покоя, из которого выходят только весной, с возвращением благоприятных условий.

Круг наземных местообитаний, заселяемых скорпионами, достаточно широк. Есть виды, и их довольно много, приуроченные к аридным районам. Это типичные обитатели пустынь и полупустынь, великолепно адаптированные к существованию в условиях постоянного дефицита влаги. Наряду с этим некоторые скорпионы поселяются под пологом тропического леса в условиях, где столь же постоянно сохраняется высокая влажность. Практически на всех континентах скорпионы осваивают горы. И в Андах, и в Гималаях, и в Альпах они встречаются на высотах до 3500 м. Есть среди скорпионов и литоральные виды, и почти слепые обитатели пещер. Некоторые виды отчетливо демонстрируют приверженность к определенным типам субстратов. Литофильные формы держатся на камнях и скалах; псаммофилы предпочитают песок. Обитатели леса много времени проводят на деревьях. Правда, подобная узкая специализация свойственна не всем скорпионам. Среди них есть и настоящие эврибионты, легко адаптирующиеся к обитанию в самых разных условиях.

Биология и поведение изучены у сравнительно небольшого количества видов. Несмотря на отдельные видоспецифичные различия общая схема поведения разных видов оказывается достаточно сходной. Практически все изученные в этом отношении виды ведут ночной образ жизни. В дневные часы они скрываются. Для этого скорпионы используют разные укрытия. Очень многие (в первую очередь псаммофильные формы) роют норки. Некоторые прячутся в расщелинах скал, под камнями и стволами деревьев. В большинстве случаев они выбирают самые затененные места, ибо большинству скорпионов присуща фотофобия (отрицательная поведенческая фотореакция). По сути дела, скорпионы — это ночные охотники. С наступлением темноты они покидают норки или какие-то другие укрытия и отправляются на охоту.

Органы чувств скорпионов разнообразны. Глаза хорошо развиты (они отсутствуют только у ряда пещерных форм). Два медиальных глаза — это действительно настоящие простые глазки (ocelli), тогда как латеральные глаза, количество которых у разных видов варьирует от 3 до 5 пар, как уже говорилось выше, в организации сетчатки демонстрируют отчетливо выраженные признаки омматидиального строения.

Очень многочисленны и разнообразны у скорпионов механо- и хеморецепторы, которые особенно важны для животных, ведущих ночной образ жизни. К первым относятся многочисленные чувствительные волоски и, в том числе, крайне специализированные трихоботрии (см. с. 000 и рис. 55). Количество и расположение трихоботрий, которые приурочены к педипальпам, видоспецифичны. В среднем их бывает несколько десятков. Конструкция трихоботрий такова, что позволяет не только регистрировать сам факт колебания воздуха, но и определять направление на источник этих колебаний (подробнее см. 000).

Как показали исследования последних лет, очень сложными органами химического чувства являются уже неоднократно упоминавшиеся гребневидные органы. Обращенная к субстрату поверхность «зубчиков» каждого гребня несет многочисленные кольшкovidные сенсиллы (peg sensilla), имеющие вид коротких цилиндров с отверстием на свободном конце. Специальные подсчеты показали, что у *Paruroctonus utahensis*, например, на 1 мм<sup>2</sup> «рабочей» поверхности зубчиков приходится около 12 500 сенсилл. Кольшкovidные сенсиллы, по-видимому, относятся к числу контактных хеморецепторов. Скорпион периодически прижимает их к поверхности субстрата, причем время этого контакта занимает всего около 0,03 сек. Весь цикл от начала одного «прочесывания» субстрата до начала следующего занимает около 0,2 секунды.

Разнообразные хеморецепторы располагаются и на других частях тела скорпионов — хелицерах, в области ротового отверстия, лапках ходных ног.

С богатством и разнообразием сенсорных структур четко коррелирует сложность поведения скорпионов. Выше уже говорилось, что это преимущественно ночные охотники. Разным видам скорпионов, по-видимому, свойственны разные типы охотничьего поведения. Одни, по сути дела, относятся к категории поджидающих хищников. Большую часть времени они проводят в случайных укрытиях или у входа в вырытую ими предварительную норку в ожидании добычи. Информацию о приближении последней они получают, не просто улавливая колебания воздуха и грунта, но определяя направление, откуда исходят улавливаемые ими сигналы. При этом совершенно не обязательно, чтобы потенциальная жертва двигалась по поверхности грунта. Некоторые роющие скорпионы способны определить местоположение находящейся под землей добычи на расстоянии до полуметра. Для того чтобы ее локализовать и выкопать из грунта хищнику необходимо всего несколько минут.

Скорпионы, ведущие более открытый образ жизни, способны схватить в воздухе летящее насекомое. С помощью трихоботрий скорпионы не только обнаруживают приближающуюся жертву на расстоянии около 10 см, но определяют направление ее полета.

Наряду с такими формами есть виды, которые осуществляют поиск добычи на значительной территории — во время охоты скорпион удаляется от своей норки или какого-то другого укрытия на расстояние до 1 м и более. При этом он практически все время находится в движении и перемещается по сложной ломаной траектории. Широко расставленные и приподнятые вверх педипальпы с многочисленными трихоботриями позволяют сканировать воздушное пространство, улавливая малейшие колебания воздуха, а главное их направление. Информация, считываемая скорпионом с поверхности грунта, также весьма сложна и разнообразна — это многочисленные химические следы, и едва заметные колебания и толчки, которые могут свидетельствовать как о приближении жертвы, так и о присутствии потенциального врага.

Специальные эксперименты показали, что такие «блуждающие» скорпионы способны хорошо ориентироваться в пространстве и всегда возвращаются в район расположения своей норки.

На большом расстоянии скорпионы, по-видимому, не могут идентифицировать потенциальную добычу, но случайно приблизившись к ней или, тем более, наткнувшись на нее, они действуют очень целенаправленно и агрессивно. Набор поведенческих реакций, используемых в процессе охоты во многом определяется размерами и плотностью покровов жертвы. Свою добычу скорпион хватает и удерживает клешнями педипальп, которые, таким образом, совмещают функции весьма совершенных органов чувств, действующих и дистантно, и контактно, и очень эффективных органов нападения и защиты. Мелкую добычу с относительно мягкими покровами педипальпы передают маленьким, но сохраняющим клешневидное строение хелицерам, которые при этом слегка выдвигаются из буккальной полости, в которую в спокойном состоянии они обычно почти целиком погружены. Энергично работая хелицерами скорпион разминает и фактически пережевывает добычу. В этом процессе определенное участие принимают и гнатобазы первых двух пар ходных ног. Свою добычу скорпион обильно смачивает комплексом пищеварительных ферментов, поступающих в буккальную полость непосредственно из средней кишки и ее производных («печени»). Таким образом, в буккальной полости протекает начальный, и не к и ш е ч н ы й этап переваривания пищи. Образующаяся суспензия засасывается через узкое ротовое отверстие в пищеварительный тракт. При этом она пропускается через густой фильтр, образуемый многочисленными жесткими щетинками, густо покрывающими ротовые части в области буккальной полости. Более плотные и крупные частицы (в том числе и неперевариваемые остатки хитиновых покровов жертвы) позднее выбрасываются наружу.

В роли насоса выступает специализированная передняя кишка — ее передний отдел, преобразованный в мускулистую глотку, и снабженный специальными мышцами, способный попеременно расширяться и сужаться задний отдел. Между этими двумя отделами залегает узкий трубчатый пищевод, который и проходит через отверстие в переднем отделе ЦНС (см. с. 000). Окончательное переваривание пищевой массы, в том числе и внутриклеточно, имеет место в средней кишке, преимущественно в ее многочисленных слепых выростах, в совокупности составляющих так называемую «печень».

В размалывании и измельчении относительно крупной добычи, обладающей плотными покровами, активное участие принимают и педипальпы. Ими скорпион легко дробит самые жесткие панцири и как ножницами разрезает жертву на более мелкие кусочки.

Свое самое грозное оружие — хвостовую иглу, на конце которой открываются протоки расположенных в тельсоне ядовитых желез, скорпион пускает в ход не так уж часто, хотя во время охоты оно практически всегда готово к использованию. Охотящийся скорпион не только приподнимает и широко расставляет педипальпы, но поднимает и сильно отгибает вперед узкий задний отдел метасомы (заднебрюшие). При этом тельсон с хвостовой иглой оказывается направленным вперед, в сторону потенциальной жертвы. Обычно это вооружение скорпион использует, когда возникает необходимость обездвигнуть крупную и очень активную добычу. Удерживая жертву педипальпами, скорпион своей подвижной метасомой наносит несколько ударов жертве. Острая игла, как правило, легко пробивает даже самые плотные покровы. При этом каждый раз в ранку мгновенно впрыскивается небольшая порция яда, что приводит к обездвигиванию, либо даже к смерти жертвы.

Яд скорпионов — это сложная смесь самых разных веществ, но доминируют в его составе пептиды. Они представляют собой нейротоксины, и в большинстве своем обладают свойствами блокаторов ионных каналов. Действие этих токсинов, чаще всего, парализует жертву. Яд, продуцируемый скорпионами одного вида, содержит набор таких пептидов, каждый из которых обладает только ему присущими свойствами. Одни из них воздействуют только на беспозвоночных, преимущественно на насекомых, причем иногда вполне определенных видов. Их часто объединяют в группу «инсектотоксинов». Другие опасны для позвоночных животных.

Наряду с токсинами в составе яда скорпионов обнаружены и другие компоненты. Так некоторые пептиды обладают отчетливо выраженными антимикробными и антигрибковыми свойствами. Сравнительно недавно было показано, что еще два пептида, выделенные из яда *Mesobuthus eupeus* эффективно воздействуют на находящиеся в крови позвоночных возбудителей малярии, в том числе и злокачественной (*Plasmodium falciparum*), но при этом не повреждают клетки хозяина.

Яд подавляющего большинства скорпионов из числа 1900 известных видов не опасен для человека. Последствия укула скорпиона по своим проявлениям напоминают последствия укуса пчелы или крупной осы. Тем не менее, 25 видов, преимущественно относящихся к сем. Buthidae, действительно опасны для человека. Их яд может вызывать серьезные нарушения работы мозга, параличи, остановку работы сердца и т.п. Без экстренной и квалифицированной медицинской помощи человек может погибнуть.

Пищей для скорпионов служат самые разнообразные мелкие животные как беспозвоночные, так и позвоночные. Основной добычей, несомненно, являются разные насекомые. Нападают скорпионы и на других паукообразных (сольпуг, пауков и др.). В условиях искусственного содержания неоднократно отмечались случаи каннибализма. Жертвами скорпионов могут становиться и различные мелкие позвоночные животные: мелкие грызуны, ящерицы и т. д.

Очень своеобразно, как, впрочем, и у многих других паукообразных, протекает размножение скорпионов. Половой диморфизм у скорпионов выражен очень слабо, причем у

разных видов признаки, по которым можно более или менее достоверно отличать самцов от самок, оказываются разными. У одних форм — это количество зубцов на гребневидных органах (у самцов их может быть больше, чем у самок), у других же это просто размеры самих гребневидных органов, длина которых и форма могут несколько различаться у представителей разных полов. У самцов многих видов у заднего края половой крышки расположен небольшой пальцевидный вырост — половая папилла. Небольшие различия можно обнаружить и в строении клешней педипальп. Так, клешни педипальп самцов представителей таксона Vaejovidae более массивные и грубые, чем у самок, и несут хорошо развитые жесткие гребни.

Для скорпионов характерно сперматофорное, наружно-внутреннее оплодотворение. Откладке сперматофора самцом предшествует сложное брачное поведение — своего рода брачный танец, получивший название «*promenade à deux*», или «прогулки вдвоем». Самец удерживает педипальпы самки своими педипальпами и, пятясь, тянет ее за собой. Эта «прогулка» может продолжаться несколько часов. При этом самец постоянно обследует под собой поверхность грунта, используя для того, по-видимому, гребневидные органы. Найдя подходящее место, самец выделяет из полового отверстия и приклеивает к субстрату уже готовый сперматофор на длинной ножке. После этого действия самца становятся более энергичными. Отступая назад, он буквально затаскивает удерживаемую им самку на сперматофор. В результате серии последовательных действий, в которых активное участие принимают гребневидные органы самки, ее половая крышка, да и сам сложно устроенный сперматофор, содержащаяся в последнем сперма впрыскивается непосредственно в гонопор самки. Отсюда она поступает в семяприемник, где сохраняется до момента оплодотворения яиц.

У всех скорпионов яйца после оплодотворения остаются в половых протоках самки, правда, взаимоотношения развивающегося эмбриона с материнским организмом у разных видов складываются по-разному. В первую очередь, это определяется, количеством желтка в яйцах. У всех скорпионов яйца сначала одеваются слоем герминативного эпителия, который формирует настоящий фолликул. Но дальше как раз и начинают проявляться различия. У видов с макролецитальными яйцами, т. е. содержащими большие запасы желточного материала (в первую очередь, это представители сем. Buthidae), фолликул вскоре разрушается, и зародыш оказывается лежащим непосредственно в просвете овариальной трубки, где и протекает все его последующее развитие. Энергетические потребности зародыша фактически почти полностью покрываются его собственными запасами. Самка отрождает полностью сформированных ювенилей, заключенных в тонкую зародышевую оболочку, которая во внешней среде практически сразу же разрушается. Такой способ развития и отрождения потомства в литературе часто обозначают как **я и ц е ж и в о р о ж д е н и е**. Материнский организм в подобных случаях фактически используется как своего рода «инкубатор», защищающий развивающееся потомство от превратностей внешней среды.

Более сложные отношения между самкой и ее будущим потомством складываются у так называемых матротрофных видов (сем. Scorpionidae). Таким формам присущи алецитальные яйца, т. е. лишенные желтка. Естественно, что в этом случае все энергетические потребности развивающегося зародыша должны постоянно обеспечиваться материнским организмом. Эмбрион на протяжении всего срока развития остается заключенным внутри фолликула, а сами фолликулы оказываются расположенными на концах слепых выростов — дивертикулов, образующихся на овариальных трубках. От свободного конца каждого дивертикула отходит тонкий, но имеющий сложное гистологическое строение тяж (а п п е н д и к с), по которому и осуществляется поступление необходимых пищевых веществ к зародышу, у которого очень рано формируется специальный зародышевый рот.

И в этом случае половые пути самки покидает полностью сформированная ювенильная особь.

Плодовитость скорпионов, относящихся к разным видам, варьирует в очень широких пределах — от 1–2 до 90 и более ювенилей.

Отрождаемые молодые особи фактически сразу же освобождаются от одевающей их тонкой оболочкой. От взрослых животных они отличаются лишь полным отсутствием пигментации покровов и несколько иными пропорциями тела. Однако они уже обладают полным набором сегментов и их придатков. На концах лапок ходных ног у них вместо недоразвитых коготков располагаются небольшие присосочки. Но главное отличие заключается в том, что они неполовозрелы — их половая система находится в зачаточном состоянии.

Новорожденные особи слабы и беспомощны, самостоятельно существовать во внешней среде они еще не могут, так как неспособны охотиться и, главное, поддерживать необходимое содержание влаги в своем организме. Поэтому постоянным и хорошо защищенным прибежищем для них на первый период жизни становится спина матери. Появившись на свет, они сразу же пытаются туда вскарабкаться, а самка при этом подсаживает их своими задними ногами. Удерживаются на спине матери молодые скорпионы с помощью упомянутых выше присосок.

Ювенили не покидают самку, по крайней мере, до первой линьки, а иногда и дольше. В этот период они не питаются. Иногда эту стадию жизненного цикла называют *п р е д н и м ф о й*. Свалившиеся с матери преднимфы обречены на гибель. Они либо очень быстро погибают от потери влаги — высыхают, либо, будучи беззащитными, становятся легкой добычей самых разнообразных мелких хищников.

Сроки наступления первой линьки варьируют в очень широких пределах — от 1 недели до месяца. Вновь сформированные покровы оказываются более плотными и пигментированными. Молодые особи начинают покидать самку и самостоятельно охотиться. Достаточно быстро эта временная «семья» распадается, а инстинкт заботы о потомстве, долгое время проявляемый самкой, быстро угасает. Правда, у некоторых скорпионов, ведущих полусоциальный образ жизни (например, *Pandinus imperator*), связь между матерью и матерью может сохраняться относительно долго, при этом самка помогает своему потомству добывать себе пропитание.

Для достижения половой зрелости скорпионам требуется достаточно много времени и несколько линек. При этом самцы и самки даже одного вида должны перелинять разное количество раз. В среднем требуется от 4 до 9 линек. На это уходит от полугода до нескольких лет (3–6). Достигнув возраста половой зрелости, скорпионы перестают линять. Общая продолжительность жизни также сильно варьирует у скорпионов. Известно, что представители некоторых видов могут жить до 25 лет.

Скорпионы — очень древняя группа, своими корнями, по-видимому, тесно связанная с палеозойскими эвриптеридами (Eurypterida). Первые достоверные остатки скорпионов также появляются в палеозойских отложениях. Самые ранние — в силуре. Судя по местам находок, древние скорпионы были тесно связаны с водной средой. Считается, что они обитали на морских мелководьях, или в лагунах. Нельзя исключить и того, что некоторые формы вели амфибонтный образ жизни. Внешне они были весьма похожи на современных скорпионов, однако, вместо легочных книжек у них на соответствующих сегментах мезосомы располагались настоящие жаберные ножки, подобно тому, как это имело место у эвриптерид. Кроме того, они в целом были намного крупнее современных форм. Так, *Brontoscorpia anglicus*, подобно эвриптеридам достигал в длину около 1 м. По-видимому, уже в девоне появляются первые наземные формы, которые питались ногохвостками и многоножками. Но более активно формирование новых наземных таксонов протекало в карбоне.

Связи скорпионов с остальными современными группами паукообразных — предмет оживленных дискуссии. Долгое время бытовала точка зрения, согласно которой рассматриваемый таксон представляет собой сестринскую группу по отношению ко все остальным паукообразным. Однако некоторые современные данные позволяют предположить, что скорпионы возникли уже в пределах самой группы Arachnida и просто сохранили ряд очень примитивных особенностей.

## THELYPHONIDA (UROPYGI)<sup>47</sup> (отряд)

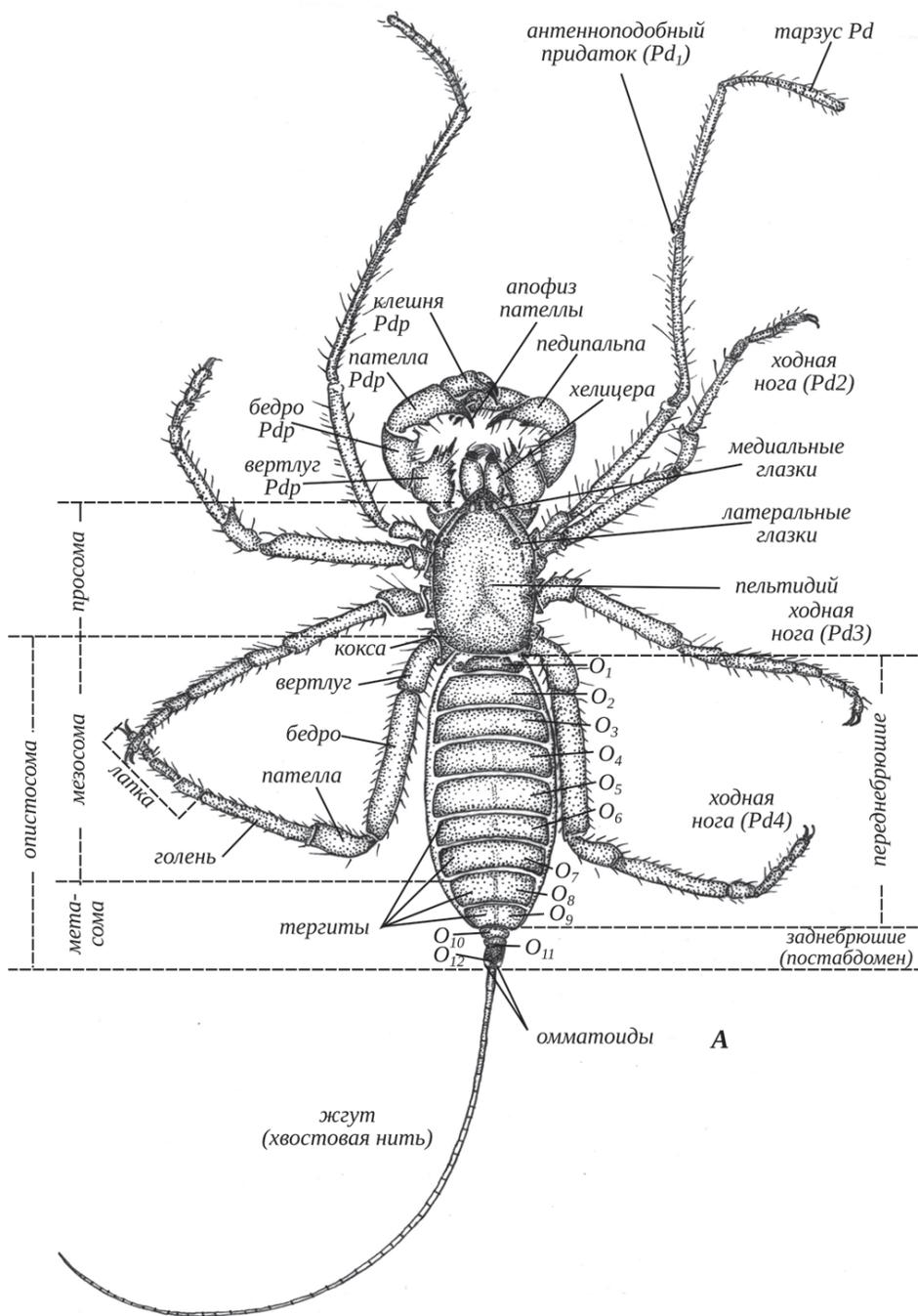
### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология телифона (*Thelyphonus* sp.)** (рис. 46–48)

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые телифоны, представленные в учебных или музейных коллекциях. При наличии раздаточного материала, учитывая труднодоступность последнего, из него следует изготовить специальные учебные препараты. Отобранные целые экземпляры помещают в стеклянные чашки Петри, приклеивают ко дну чашки в нескольких точках с помощью герметика, заливают до края 70°-ным спиртом, закрывают специально вырезанным круглым стеклом и край надежно промазывают герметиком. Такие препараты удобно использовать на занятиях. Их можно переворачивать и изучать объект с разных сторон. Кроме того, при работе с ними можно использовать бинокляры. Из хелицер следует изготовить тотальные препараты, которые можно выставлять демонстрационно.

Студенты должны зарисовать внешний вид телифона со спинной и с брюшной сторон, отметить отделы тела, сегментарный состав опистосомы. Следует обратить внимание на морфологическую и функциональную дифференциацию ходных ног, отдельно нужно зарисовать хелицеру.

Относительно узкое и вытянутое в длину тело телифонид отчетливо подразделено на цельную *просому* и сохраняющую внешнюю сегментацию *опистосому*. С дорсальной стороны просома полностью закрыта *пельтидием*. Он имеет форму вытянутого пятиугольника — его передняя треть резко сужается к переднему концу, а боковые края задней части практически параллельны друг другу. Задний же край почти прямой. Поверхность пельтидия часто скульптурирована. У рассматриваемого вида она несет невысокие, но острые гребни, тянущиеся параллельно краю щита от медиальных глазков до латеральных. Короткий медиальный гребень разделяет и медиальные глазки. Кроме того, на пельтидии часто бывают хорошо выражены углубления, имеющие форму борозд, округлых вмятин и т. п.

На пельтидии располагаются глаза. Два *медиальных глазка* смещены вперед и лежат у переднего «заостренного» конца пельтидия. В передних углах там, где начинаются боковые края, располагаются небольшие глазные бугорки, на которых двумя компактными группами расположены *латеральные глазки*. При использовании оптики отчетливо видно, что каждая группа включает по **три** относительно крупных глазка, о чем обычно и упоминают в любых описаниях телифонид. В действительности же в состав этих групп входит по пять простых глазков. Просто два глазка остаются недоразвитыми, очень малы и при внешнем осмотре их рассмотреть практически никогда не удается.

Рис. 46. Внешний вид телифона *Thelyphonus* sp.

*A* —самец, вид со спинной стороны; *B* —самец, вид с брюшной стороны.

В отличие от скорпионов (см. с. 000 и рис. 43, Б), с вентральной стороны просомы значительные участки ее поверхности в срединной части остаются свободными. Они не перекрываются тазиками педипальп и ходных ног. Правда, и нормальные стерниты просомальных сегментов здесь тоже отсутствуют. Вместо них между коксами сохраняются три фрагмента стернального щита (стернума) (рис. 46, Б). Самый крупный — *стернум 1* (*Stn<sub>1</sub>*) имеет форму вытянутого креста и залегает между коксами педипальп и конечностей первых двух пар (Pdp, Pd<sub>1</sub> и Pd<sub>2</sub>). Второй фрагмент — *стернум 2* (*Stn<sub>2</sub>*) сильно редуцирован. Он представлен едва различимой пластинкой, залегаящей между коксами ходных ног 3-й пары. *Стернум 3* (*Stn<sub>3</sub>*), напротив, хорошо развит. Эта треугольная пластинка с закругленными вершинами залегает между коксами ходных ног 4-й пары.

Просома имеет обычный сегментарный состав (см. табл. 3), т. е. включает преантеннальный отдел и первые шесть сегментов (ПО, I–VI) и несет, соответственно, кроме глаз, шесть пар сегментарных придатков. 1-я пара — *хелицеры*. Они направлены вперед и каждая состоит из двух члеников. Обычно их трактуют как подклешню (субхелла), однако в литературе иногда говорится о «маленькой клешне» (рис. 47).

Основание каждой хелицеры составляет мощная *кокса*, от переднего конца которой вперед и немного вниз (вентрально) отходит массивный вырост, или *апофиз*. Он когтевидно заострен, а по своему верхнему (дорсальному) краю несет два острых зубца. Над этим выростом, непосредственно на переднем конце коксы подвижно причленен концевой членик хелицеры — *тарзус*. Он также имеет форму острого когтя. Описанная конструкция фактически работает как настоящая клешня. При удержании и измельчении добычи подвижный палец отгибается вниз и очень сильно и плотно прижимается не к стволу хелицеры (коксе), как это имеет место в настоящих когтевидных хелицерах пауков (см. с. 000 и рис. 63, А), а к направленному вперед и вниз апофизу, как это и происходит в настоящей клешне. И подвижные палец, и передний конец коксы и ее вентральная поверхность сильно опушены. Они несут многочисленные тонкие волоски.

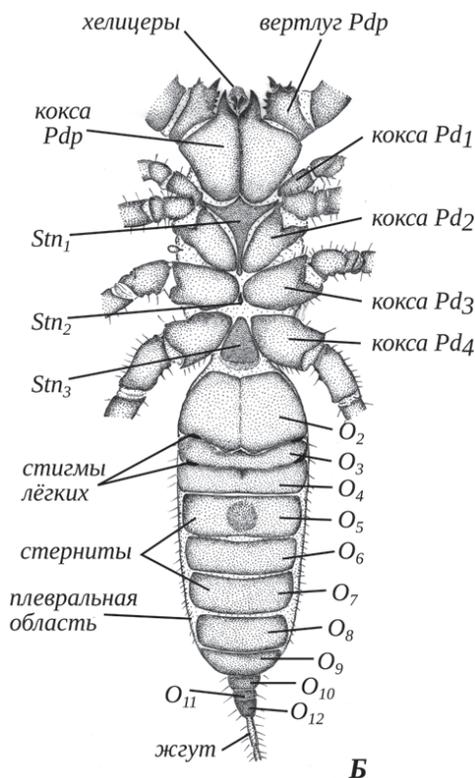


Рис. 46. Продолжение.

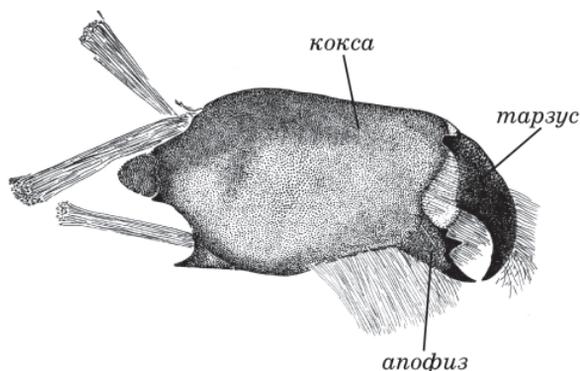


Рис. 47. Хелицера телифона (правая хелицера, вид со стороны боковой поверхности тела).

коксозндиты (видоизмененные гнатобазы) прочно срастаются друг с другом по средней линии тела. Фактически они формируют «дно» хорошо выраженной буккальной (предротовой) полости, которая у телифонов иногда обозначается как камаростом.

*Вертлуги педипальп* очень мощные и по своему внутреннему краю, обращенному в сторону хелицер и входа в камаростом, несут острые и грубые зубцы, что позволяет им дополнительно участвовать в раздавливании добычи. Относительно короткие и толстые *бедра* в целом мало изменены. Следующие за ними коленные членики — *пателлы*, напротив, модифицированы очень сильно. Их внутренний край несет хотя и короткие, но острые зубчики и многочисленные жесткие щетинки. На дистальных же концах этих члеников располагается направленный вбок и вперед длинный зубовидный вырост — *апофиз пателлы*. Здесь же, дистально, но сбоку от апофиза к пателле подвижно причленена голень. Последняя вместе с апофизом, по сути дела, образует дополнительную клешню. Заканчивается педипальпа настоящей *клешней*, которая формируется за счет неподвижного пальца — апофиза голени и нерасчлененного тарзуса (подвижного пальца)<sup>48</sup>.

Следующие четыре пары придатков — так называемые ходные ноги морфологически дифференцированы и несут разную функциональную нагрузку. Придатки 1-й пары ( $Pd_1$ ) непосредственно в локомоции не участвуют. Эти *антенноподобные придатки* выполняют функции комплексных органов чувств, подобно антеннам раков (см. с. 000) и сяжкам шестиногих (см. с. 000). Это самые тонкие и длинные сегментарные придатки телифонов. Короткими у них остаются лишь два проксимальных членика — очень маленькая и слабо развитая *кокса*  $Pd_1$  (см. рис. 46, Б) и такой же маленький вертлуг. Зато три последующих членика — бедро, коленный членик (пателла) и голень еще больше истончаются и сильно вытягиваются. Особенно отчетливо это проявляется в отношении пателлы, которая по своей длине даже немного превосходит

2-я пара придатков представлена очень крупными и мощно развитыми *педипальпами* (рис. 46). В отличие от хелицер, они имеют полный набор члеников, часть из которых сильно модифицирована. Мощные, но при этом уплощенные *кокссы педипальп*, несут по острому направленному вперед зубцу. Над этими зубцами вперед и выдаются хелицеры. Плоские медиальные участки кокс, которые часто трактуются как

голень, тогда как коленный членик остальных ходных ног остается относительно коротким.

Сильно модифицируется и *тарзус*. Он дополнительно расчленяется на вторичные кольца, количество которых достигает восьми. В строении колец тарзуса у представителей *Thelyphonus* так же, как и у некоторых других родственных таксонов, отчетливо проявляется половой диморфизм. У самцов все членики тарзуса не модифицированы и внешне имеют практически сходное строение (рис. 46, А). У самок, напротив, концевые кольца тарзуса резко гетероморфны и сильно отличаются от остальных..

Настоящими локомоторными органами являются следующие три пары *ходных ног* ( $Pd_2-Pd_3$ ). Так как на них ложится значительная механическая нагрузка, *коксы* этих конечностей развиты значительно сильнее, чем коксы антенноподобных придатков (ходных ног) 1-й пары ( $Pd_1$ ). Они занимают значительную часть вентральной поверхности просомы. Остальные подомеры ходных ног (*вертлуг, бедро, пателла, голень и лапка*) имеют достаточно типичное строение. Обращают на себя внимание лишь два момента. Во-первых, это заметно укороченная пателла (коленный членик) — у представителей других отрядов паукообразных она намного длиннее. Во-вторых, это формирование 4-члениковой лапки (рис. 46, А).

О *пистосоме* телифонов сильно вытянута в длину и отчетливо сегментирована. Сегментарный состав ее почти полон — 12 сегментов. Целиком исчезает лишь самый последний, XIX- $O_{13}$  сегмент. Т. о. общее количество сегментов в теле телифонов — 18. В отличие от скорпионов, телифоны сохранили первый мезосомальный сегмент — VII- $O_1$ , который лишь несколько сужен по сравнению с остальными (рис. 48). По сути дела, это начальная стадия формирования полноценного *петюлюса*, или *стебелька*, свойственного, например, паукам (см. с. 000).

Внешне разделение опистосомы на *мезосому* и *метасому* практически не выражено, ибо за исключением двух пар легочных книжек все остальные мезосомальные сегментарные придатки полностью утрачены. В то же время опистосома отчетливо разделена на два морфологически различающихся участка, граница между которыми лежит в пределах метасомы. Первый образован девятью передними крупными сегментами (VII- $O_1$ —XV- $O_9$ ), сохранившимися и *тергиты*, и *стерниты*. Между тергитами и стернитами располагается хорошо выраженная, широкая *плевральная область*. Второй участок составляют три задних маленьких сегмента (XVI- $O_{10}$ —XVIII- $O_{12}$ ). Они узкие и относительно короткие. Их одевают сплошные хитиновые кольца, в которых невозможно выделить отдельные склериты. К последнему XVII ( $O_{12}$ ) сегменту, на котором расположено анальное отверстие, терминально прикреплена длинная *хвостовая нить* (*жгут*).

Традиционно, подобно тому, как это делается по отношению к скорпионам, передний, более широкий отдел в литературе называют *переднебрюшием*, а узкий и короткий задний — *заднебрюшием*, или *постабдоме-*

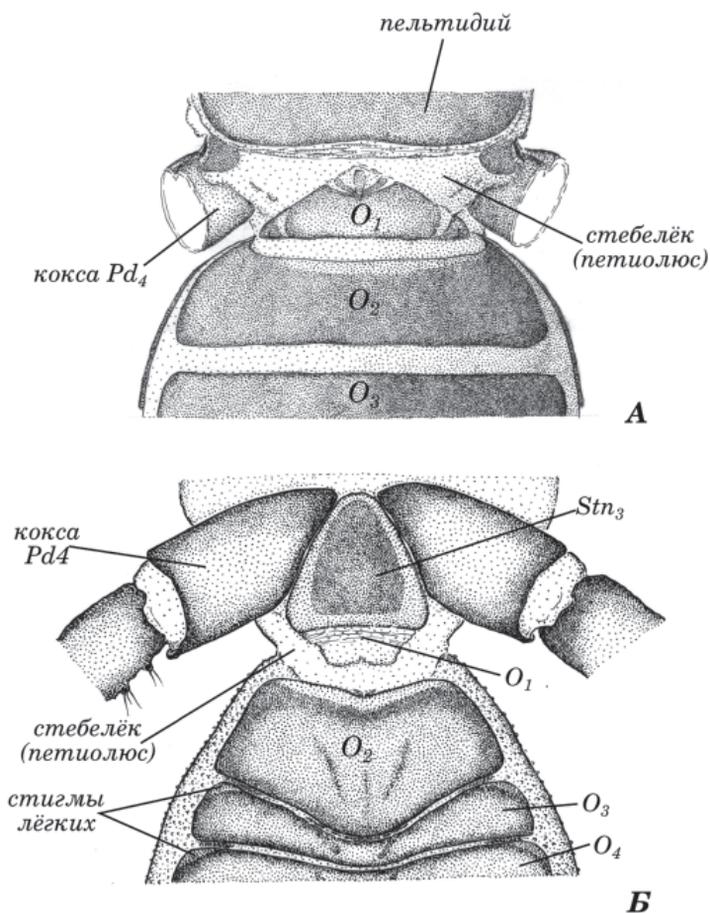


Рис. 48. Расположение тергитов и стернитов в области стебелька.

*A* — вид со спинной стороны, самка; *B* — вид с брюшной стороны, самка.

Объект, с которого сделан рисунок, специально немного растянут для того, чтобы стебелек оказался максимально расправленным.

*н о м.* Однако необходимо помнить, что переднебрюшие и заднебрюшие скорпионов не идентичны соответствующим отделам тела телифонов. У скорпионов граница между передне- и заднебрюшием проходит между XIV и XV сегментами и заднебрюшие, соответственно, состоит из пяти сегментов. У телифонов эта граница проходит между XV и XVI сегментами, а заднебрюшие вообще сокращается до трех сегментов.

Тергиты сегментов опистосомы отделены друг от друга узкими, но тем не менее отчетливо выраженными зонами несклеротизованной кутикулы. Они практически никогда не соприкасаются и не перекрывают друг друга. Все они, кроме тергита  $O_1$ , имеют простую прямоугольную или слегка трапециевидную форму

(см. рис. 46, А). Тергит первого опистосомального сегмента ( $O_1$ ), расположенный в области петиолюса, уступает остальным по своим размерам и имеет сложные расчлененные контуры (рис. 48, А).

Стерниты более гетерогенны по своему внешнему виду. Стернит  $O_1$  совсем маленький. Эта расположенная на петиолюсе тонкая полупрозрачная пластинка не всегда бывает видна при наружном осмотре. Сверху ее часто прикрывает задний край стернума 3 (*Stn*<sub>3</sub>). Для того, чтобы ее увидеть при работе с раздаточным материалом телифона следует слегка растянуть (см. рис. 46, Б; 48, Б).

Далее располагается самый большой стернит, принадлежащий генитальному сегменту ( $VIII-O_2$ ). В строении этого и следующего ( $O_3$ ) значительно уступающего по своим размерам стернита у видов рода *Thelyphonus* и некоторых других родственных таксонов достаточно отчетливо проявляется половой диморфизм (см. рис. 46, Б; 48, Б). У самцов описываемого *Thelyphonus* sp. задний край стернита  $O_2$  небольшой, медиально расположенной вырезкой разделен на две небольшие округлые лопасти. Из-под них выступают края полукруглых пластинок, связанных с мужской половой системой. Кроме того, вдоль сегмента, по его середине проходит неглубокая, но отчетливо выраженная борозда. У самок задний край стернита  $O_2$  плавно округлый, без вырезки и лопастей. Дополнительные пластинки в области гонопора отсутствуют. Нет и отчетливо выраженной продольной медиальной борозды. Вместо нее присутствуют две вытянутые в длину ямки, косо залегающие по отношению к срединной линии тела.

Стернит  $O_3$  по сравнению с предшествующим очень короткий и дугообразно изогнут, так как в какой-то мере повторяет контуры заднего края стернита  $O_2$ . Его боковые доли немного расширены по сравнению с медиальной частью. У самок задний край этого медиального участка ровный, а вот у самцов на нем располагается направленный назад небольшой треугольный вырост. Последний входит в соответствующую вырезку переднего края стернита  $O_4$ . Кроме того, у самцов описываемого вида в срединной части стернита  $O_3$  располагается крупное темноокрашенное пятно правильно округлой формы. Структура поверхности этого пятна заметно отличается от структуры поверхности окружающих покровов. У самок это образование отсутствует.

Латерально между стернитами  $O_2$ ,  $O_3$  и  $O_4$  располагаются узкие *стигмы легкие* (легочных книжек), приуроченных, соответственно, к  $VIII-O_2$  и  $IX-O_3$  сегментам (см. рис. 46, Б; 48, Б). Они часто бывают прикрыты задними краями соответствующих стернитов и не всегда легко различимы при осмотре телифона.

Как уже говорилось выше, три последних метасомальных сегмента ( $XVI-O_{10}$ — $XVII-O_{12}$ ) сильно отличаются по своему строению от предшествующих. Они заключены в сплошные хитиновые кольца. На самом последнем сегменте дорсолатерально, ближе к его заднему концу и у многих видов, в том числе и у описанного выше, располагаются два светлых округлых пятна — *омматоиды*<sup>49</sup>.

Кроме того, на заднем конце последнего сегмента, у самого основания хвостовой нити открываются парные протоки особых пахучих желез, выполняющих защитную функцию.

*Thelyphonus* sp. и др. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.): Thelyphonida (отр.): Thelyphonidae (сем.)].

Современные телифоны — маленький таксон, включающий по современным представлениям немногим более 100 видов (по уточненным данным — 108), которые распределяются по 18 родам. Их положение в системе паукообразных и по сей день является предметом серьезных дискуссий. Впрочем, как уже упоминалось выше, нет единого мнения и о границах самой группы (см. Примечание <sup>47</sup>). Все представители рассматриваемого таксона приурочены к тропикам и в меньшей степени — к субтропикам. Но даже в этой, относительно узкой полосе их распределение отчетливо дискретно и ограничено тремя районами. На Американском континенте они встречаются в Бразилии, Суринаме, Гвиане и поднимаются на север до южных штатов США. В этом регионе зарегистрировано 17 видов (здесь и далее данные 2002 г.). Всего один вид отмечен в Западной Африке. Наибольшего же разнообразия фауна телифонов достигает в Южной и Юго-Восточной Азии. На территории от Индии до Фиджи обитает свыше 85 видов телифонов.

Обитают телифоны преимущественно во влажных тропических лесах и ведут достаточно скрытный образ жизни. Как правило, они пугливы и значительную часть времени проводят в укрытиях. В одних случаях это могут быть любые расщелины, упавшие стволы деревьев, камни — т. е. любые относительно крупные предметы, под которыми можно надежно спрятаться. В других же — в местах своего постоянного обитания телифоны роют глубокие норки, используя для этого свои мощные педипальпы.

Охотятся телифоны на открытой поверхности. В поисках добычи они медленно передвигаются по грунту, используя для этого только **шесть** ходных ног подобно тому, как это делает абсолютное большинство Hexapoda. Что же касается крайне модифицированных ходных ног первой пары, то они выступают в роли настоящих антенн (сяжков) насекомых. При движении телефон постоянно исследует с их помощью находящееся впереди него пространство. Если тарзус этой ножки коснется потенциальной жертвы, телефон делает рывок и хватает ее широко расставленными и раскрытыми клешнями педипальп. Пойманная добыча подтягивается к направленным вперед хелицерам, которые начинают разминать и разрывать ее на мелкие куски. В измельчении пищи самое активное участие принимают и вооруженные острыми зубцами вертлуги педипальп. Пищевой рацион телифонов преимущественно включает мелких и средних насекомых — крупных, будучи осторожными и даже пугливыми существами, они избегают сами. Иногда они разнообразят свой стол, поедая многоножек, слизней — наземных легочных моллюсков, лишенных раковины, и даже земляных червей.

В случае опасности, например, при нападении хищников, телифоны активно используют упоминавшиеся выше защитные железы. Быстро развернувшись задним концом тела в сторону источника опасности, они приподнимают опистосому и выбрасывают значительную порцию секрета. Последний представляет собой довольно грозное химическое оружие, ибо содержит в высоких концентрациях ряд едких органических кислот. Больше всего там уксусной кислоты, из-за чего после атаки телефона вокруг распространяется устойчивый запах крепкого уксуса. Подвижное сочленение опистосомы с просомой и, особенно, трех последних сегментов между собой позволяет обороняющемуся животному вести «прицельный огонь» по «противнику». Сложный состав секрета защитных желез не случаен. Дополнительные органические кислоты, в частности каприловая, облегчают проникновение уксусной кислоты в тело жертвы через ее покровы. Для человека этот секрет не опасен, но при попадании на слизистые он может вызывать сильное жжение.

Подобно многим другим Arachnida, телефонам свойственно типичное наружно-внутреннее оплодотворение, сопровождающееся формированием и откладкой сперматофора.

Процессу осеменения самки предшествует сложный брачный ритуал, немного напоминающий «promenade a deux» скорпионов. Самец, обнаружив готовую к спариванию самку, долго водит ее в поисках подходящего места для откладки сперматофора. При этом они располагаются передним концами навстречу друг другу — самец удерживает передние антенноподобные ноги самки своими хелицерами. После выделения сперматофора самец становится впереди самки, а последняя педипальпами охватывает его за опистосому и вытягивает антенноподобные придатки (ходные ноги) 1-й пары ( $Pd_1$ ) прямо вперед так, чтобы самец снова получил возможность схватить их своими хелицерами. После этого самец, буквально, наводит ее на сперматофор. Обнаружив сперматофор, самка сама подбирает его своим специализированным генитальным отделом и вводит в гонопор.

Правда, у некоторых видов (*Mastigoproctus* sp., *Thelyphonellus* sp.) это вполне традиционное поведение заметно усложняется и совершенствуется. Самцы таких форм принимают самое активное участие в осеменении самки. Они подхватывают выделяемый сперматофор педипальпами, подносят его половому отверстию самки и либо вводят его туда целиком, либо впрыскивают находящуюся в нем семенную жидкость непосредственно в гонопор.

Для откладки и «высиживания» яиц осемененная самка либо использует уже готовую норку, либо выкапывает новую. Иногда ей в этом помогает самец. Размеры кладки варьируют, что, по-видимому, зависит как от видовой принадлежности самки, так и от ее физиологического состояния. В среднем количество яиц в кладке составляет 30–50.

Непосредственно в процессе кладки вокруг покидающих гонопор яиц формируется особая тонкая сумка, которая прикреплена к вентральной поверхности самки недалеко от гонопора. Внутри этой сумки яйца дополнительно погружены в слизистый секрет. Считается, что вся эта конструкция позволяет развивающимся эмбрионам эффективно сохранять влагу и надежно предохраняет их от высыхания.

Последующее развитие телифонов занимает довольно длительный промежуток времени. В деталях данные, приводимые разными авторами, существенно расходятся. Тем не менее, общая схема цикла развития телифонов выглядит следующим образом. Глубоко в норке (иногда ее называют выводковой камерой) через 2 недели, а иногда и более, вылупляется молодежь. Молодые особи и внешним видом, и пропорциями мало напоминают взрослых. Их тонкая и очень нежная кутикула еще не пигментирована, а на лапках имеются специальные приспособления, позволяющие забираться на спину матери и удерживаться на ее пельтидии. В этот период и самка, и ее потомство не питаются так как не покидают норку. Эта самая первая стадия развития телифонов в литературе часто обозначается как **п р е н и м ф а**.

Последующие разногласия касаются сроков прохождения отдельных стадий и количества разделяющих их линек. Возможно, что эти различия, с одной стороны, видоспецифичны, и детали развития у представителей разных таксонов действительно разнятся между собой. С другой же, — нельзя исключить и влияния внешних условий. У аргасовых клещей (*Parasitiformes*), например, количество сменяющих друг друга нимфальных стадий, в первую очередь, зависит от условий питания нимф на животном-доноре.

В любом случае первый раз пренимфы линяют здесь же в норке, на пельтидии самки и становятся нимфами. По одним данным, они сразу же приобретают способность вести самостоятельный образ жизни и покидают норку. По другим же, — требуется не менее двух линек, чтобы ювенильный организм смог самостоятельно существовать во внешней среде. Есть данные, что молодежь вообще должна перелинять несколько раз, прежде чем окончательно покинет норку. Но в любом случае, в какой-то момент молодые телифоны окончательно расстаются и с матерью, и с норкой и переходят к самостоятельному существованию.

Сроки наступления половой зрелости и общая продолжительность жизни также варьируют по разным источникам. Так, для достаточно хорошо изученных представителей р. *Mesoproctus* показано, что за весь период развития телифон линяет 5 раз, проходя в своем развитии стадию пренимфы и 4 стадии нимфы. После 5-й линьки он достигает возраста половой зрелости и живет после этого еще 2—4 года. Правда есть данные, что самки, отложившие яйца и выведшие молодь, вскоре после этого погибают.

## AMBLYPYGI (отряд)

### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология «жгутоногого паука», или фрины (*Phrynichus* sp.) (рис. 49–52)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые амблипиги в виде музейных препаратов или раздаточного материала. Из последнего желательно изготовить постоянные препараты, которые позволяют рассматривать объект с разных сторон и значительной мере гарантируют его сохранность (подробнее см. с. 000). При изучении объектов следует использовать бинокулярные лупы. Из отпрепарированных хелицер следует изготовить тотальные препараты, которые можно выставить на демонстрацию.

Студенты должны зарисовать объект с дорсальной и вентральной сторон и отдельно отпрепарированную хелицеру.

Для всех представителей рассматриваемого таксона характерно наличие укороченного, широкого и уплощенного тела, отчетливо разделенного на *просому* и *описотому*. Просома имеет форму почти правильного полукруга. Ее передний край плавно закруглен, тогда как задний — почти прямой или слегка изогнут. Посередине он образует небольшую, направленную вперед выемку, по бокам от которой лежат две короткие и широкие, направленные назад лопасти. Места соединения переднего и заднего краев просомы закруглены.

Дорсально просома покрыта сплошным *пельтидием*, который полностью лишен каких-либо следов сегментации (рис. 49). У самого переднего края пельтидия, непосредственно над основаниями хелицер располагается небольшой глазной бугорок, который несет два *медиальных глазка*. *Латеральные глазки* двумя группами (по три в каждой) смещены назад и вбок и тоже лежат недалеко от края пельтидия.

С вентральной стороны (рис. 50) значительная часть просомы перекрыта крупными *коксами педипальп* и *ходных ног*. Лишь в центральной части остается небольшое пространство, в котором лежат три деривата стернитов (стернумы) и мелкие дополнительные склериты. Первый дериват ( $Stn_1$ ) имеет вид небольшой треугольной пластинки, от которой вперед, между основаниями хелицер тянется длинный и узкий шип с зубчатыми краями. Залегает эта пластинка на уровне кокс педипальп и ходных ног первых двух пар. Вторым стернум ( $Stn_2$ ) — самый крупный — вытянут в поперечном направлении. Он залегает на уровне ходных ног 3-й пары. Сзади к нему почти вплотную примыкает третий стернум ( $Stn_3$ ) — маленькая полукруглая пластинка, также лежащая на уровне кокс 3-й пары. Между коксами 4-й пары ходных ног и первым стернитом

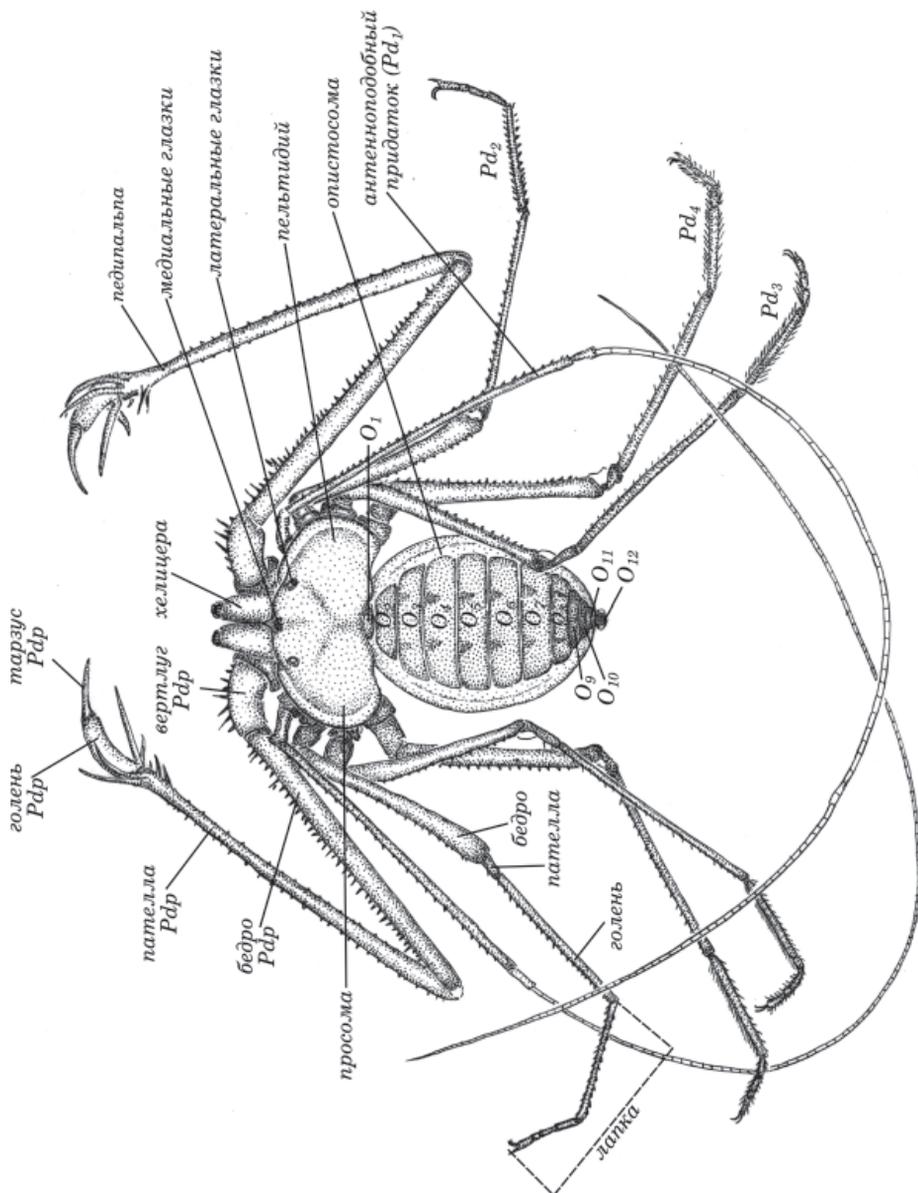


Рис. 49. Внешний вид амблипиги (*Phyulichius* sp.). Вид с дорсальной стороны.

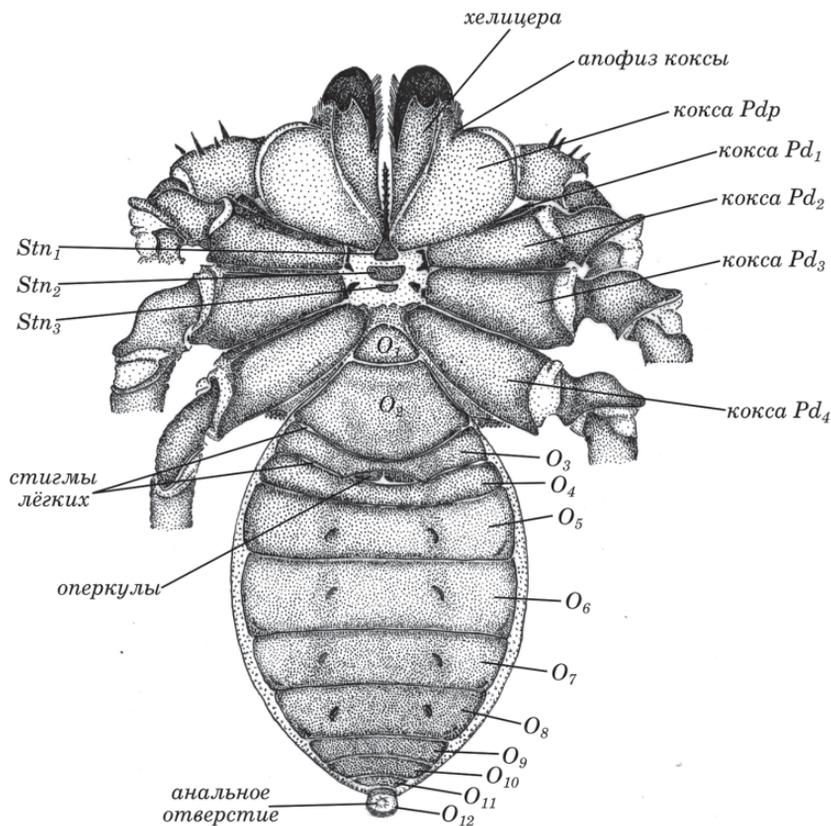


Рис. 50. Внешний вид амблипиги (*Phrynichus* sp.). Вид с вентральной стороны.

оπισсосомы располагается небольшой участок более плотно склеротизованных покровов, нежели остальная свободная вентральная поверхность просомы.

Просомальные конечности представлены 6-парами хорошо развитых придатков, причем некоторые из них подвергаются глубокой вторичной специализации. Мощные *хелицеры* ориентированы горизонтально и направлены прямо вперед. Они состоят из двух члеников и работают по принципу субклешни (рис. 51). Массивное основание — *коксы* почти на всем своем протяжении имеет форму не очень правильного цилиндра. Верхний участок его дистального конца служит местом подвижного сочленения с острым когтевидным *подвижным пальцем* — *тарзусом*. Ниже места сочленения основной членик косо срезан и несет несколько острых зубцов. Самый проксимальный и самый крупный зубец — непарный. Он расположен как раз на уровне заостренного конца подвижного пальца, когда тот отгибается вниз и назад. Дистальнее лежат два ряда более коротких, но не менее острых и твердых зубцов. Между ними остается желоб, в который и вкладывается при смыкании члеников подвижный палец. Прок-

симильный участок нижней поверхности последнего, как раз напротив желоба, также вооружен одним рядом острых зубцов. Верхняя поверхность хелицеры окрашена в темный цвет и грубо пунктирована, нижняя — более светлая и почти на всем своем протяжении густо опушена. Многочисленные, густо расположенные щетинки несет и подвижный палец.

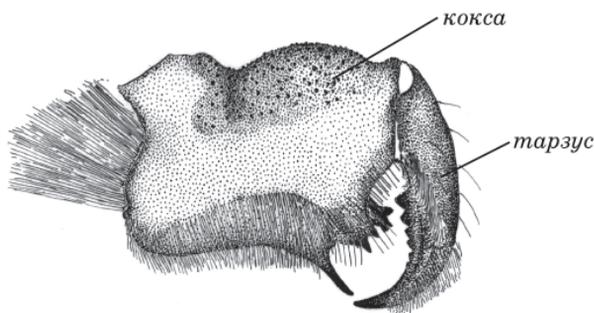


Рис. 51. Правая хелицера амблипиги (*Phrynychus* sp.). (вид со стороны боковой поверхности тела).

Еще более причудливо модифицированы *педипальпы* (рис. 49, 50). Состав этих конечностей не подвергается изменениям, а вот строение отдельных члеников и выполняемые ими функции свидетельствуют об их крайней специализации. *Коксы педипальп* фрин в отличие от телифонов широко расставлены и не соприкасаются друг с другом — между ними проходит направленный вперед длинный шип первой стеральной пластинки ( $Stn_1$ ) (см. выше). Каждая кокса несет направленный вперед короткий зубовидный эндит — *анофизкоксы*. За коксой следует короткий, но мощный *вертлуг*. А вот два следующих членика — *бедро* и *пателла* (коленный членик) сильно вытянуты. У описываемого вида длина каждого из них сопоставима с длиной всего тела, правда, есть формы, например африканская *Charinus milloti*, у которых эти членики заметно укорочены — их длина не превышает длину просомы. На передней поверхности и вертлуга, и бедра всегда располагаются острые шипы. Они могут быть относительно небольшими, но очень многочисленными. У видов с относительно короткими педипальпами шипов обычно не так много, но зато они более крупные и мощные. Пателла по своему переднему краю тоже несет многочисленные острые шипики, но меньших размеров. Лишь на дистальном конце пателлы имеется группа из двух длинных и трех более коротких когтевидных шипов, направленных в разные стороны. Между этими шипами к коленному членику причленена короткая, но массивная *голень*. Последняя проксимально, у самого своего основания тоже несет два длинных, смотрящих в разные стороны когтевидных шипа. Шипы на пателле и голени расположены так, что как будто формируют «стенку» невидимой, хотя и довольно объемистой «чаши». С дистальным концом голени подвижно соединен *тарзус*, который, однако, не может целиком подгибаться и прижиматься к голени, как это имеет место в настоящей подклешне. В рассматриваемом случае тарзус выполняет функцию всего лишь длинного и очень острого когтя.

В спокойном состоянии педипальпы плотно сложены пополам в области коленного сустава и располагаются практически перпендикулярно продольной оси тела. При этом голень и тарзус каждой педипальпы плотно прилегают к ее вертлу-

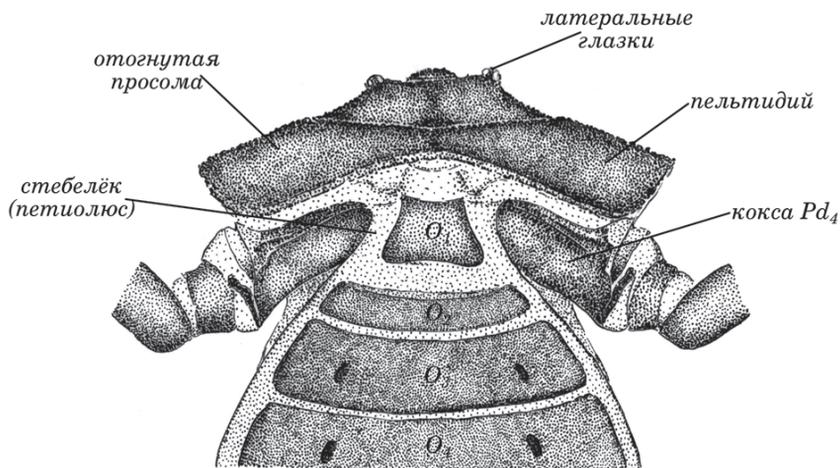


Рис. 52. Стебелек амблипиги (*Phrynichus* sp.). Вид с дорсальной стороны.

У экземпляра, с которого сделан настоящий рисунок, просома сильно отогнута на вентральную сторону и располагается почти под углом  $90^\circ$  по отношению к опистсосоме

гу, а комплекс острых, широко расставленных шипов, расположенных на границе пателлы и голени сверху и с боков в виде упомянутой «чаши» охватывает вертлуг.

Следующие четыре пары конечностей — *ходные ноги* ( $Pd_1-Pd_4$ ) дифференцированы подобно тому, как это имеет место у телифонов. Ноги первой пары ( $Pd_1$ ) превратились в *антенноподобные придатки*, длина которых намного превосходит длину остальных ходных ног и в разы превышает длину тела самой фрины. При этом базальные членики (кокса, вертлуг и бедро) практически не претерпевают каких-либо серьезных изменений. Лишь кокса развита очень слабо, и ее едва удастся рассмотреть между массивными коксами педпальпы и ходных ног 2-й пары ( $Pd_2$ ). Сильно укорочена, по сравнению с педипальпами, и пателла. В противовес этому тарзус разрастается неимоверно и превращается в кольчатый жгутовидный, гибкий придаток, несущий огромное количество разнообразных сенсилл.

Для локомоции амблипиги используют следующие три пары ходных ног ( $Pd_2-Pd_4$ ), т. е. функционально они фактически шестиноги. Ходные ноги длинные и широко расставлены в стороны. В строении этих конечностей у фрин есть свои специфические особенности. Мощные коксы, вертлуги и длинные *бедра* имеют вполне обычное строение. Что же касается *пателлы*, то она, напротив, очень коротка и неподвижно соединена с сильно вытянутой *голенью* (ситуация по сути своей обратная той, которая имеет место у телифонов — см. с. 000). Далее следует фактически пятичлениковая *лапка*, в составе которой самый первый, основной членик (metatarsus) — относительно длинный и хорошо обособлен. Остальные же четыре — короткие (особенно четвертый). Функционально они и образуют компактную и гибкую *лапку*.

Просома относительно узким *стебельком* (VII, или  $O_1$ ) соединена с опистосомой (рис. 52), включающей 12 сегментов (VII—XVIII, или  $O_1$ — $O_{12}$ ). Все сегменты опистосомы хорошо развиты, за исключением последнего (XVIII— $O_{12}$ ), на котором вентрально располагается анальное отверстие.

Дорсальная поверхность опистосомы почти целиком прикрыта тергитами (рис. 49, 52). Тергит первого опистосомального сегмента (VII— $O_1$ ) небольшой, трапециевидной формы и немного сдвинут вперед, в суженную часть стебелька. При этом он оказывается расположенным на уровне кокс ходных ног 4-й пары ( $Pd_4$ ). Следующий тергит, принадлежащий VIII— $O_2$ , т. е. половому сегменту, тоже меньше остальных. Это узкая, гладкая и слегка изогнутая пластинка, прикрывающая лишь самую переднюю часть опистосомы. Далее следуют шесть нормально развитых тергитов (IX— $O_3$ —XIV— $O_8$ ), из которых самые крупные располагаются в средней части опистосомы. Они имеют вид почти правильных прямоугольных пластинок, каждая из которых несет по две небольшие ямки — места прикрепления мышц к склериту. А вот следующие три тергита (XV— $O_9$ —XVII— $O_{11}$ ), прикрывающие задний конец опистосомы, выглядят совершенно иначе. Это узкие и короткие, слегка изогнутые полоски, резко уменьшающиеся в размерах. Упомянутые выше ямки на них отсутствуют. Еще сильнее модифицирован тергит самого последнего сегмента тела (XVIII— $O_{12}$ ). Дорсально его целиком закрывает маленькая неправильно-прямоугольная пластинка, на боковых краях которой располагаются два небольших но очень характерных округлых утолщения.

На вентральной поверхности опистосомы (см. рис. 50) отчетливо проявляется гетероморфность стернитов. Стернит петиолюса (VII— $O_1$ ) — маленький, имеет форму треугольника с закругленной вершиной. Он сильно смещен вперед, в самое начало стебелька, так что фактически оказывается зажатым между проксимальными концами *кокс*  $Pd_4$ .

Стернит полового сегмента VIII— $O_2$ , напротив, очень крупный с плавно закругленным задним краем. Лежащий за ним стернит IX— $O_3$  имеет форму узкой изогнутой пластинки, латеральные концы которой несколько шире, чем ее срединная часть. В области последней, по заднему краю стернита расположена широкая полукруглая вырезка, в которой залегают две небольшие пластинки — *оперкулы*. Они прикрывают мешковидные выпячивания, функции которых пока не очень понятны. Некоторые исследователи считают, что с их помощью фрины способны поглощать воду подобно тому, как это делают некоторые примитивные представители Nехарода (с. 000). Следующий стернит X— $O_4$  также еще имеет вид узкой слабо изогнутой пластинки с несколько расширяющимися боковыми долями.

Четыре стернита (XI— $O_5$ —XIV— $O_8$ ), занимающие самую широкую часть опистосомы, это крупные широкие пластинки, на поверхности которых отчетливо выражены парные небольшие углубления. Задний, суженный конец опистосомы прикрывают три узких слабо изогнутых стернита (XV— $O_9$ —XVII— $O_{11}$ ). Самый последний стернит сильно редуцирован. Он имеет вид узкого кутикулярного канта, окаймляющего передний край последнего XVIII— $O_{12}$  сегмента. Остальная вент-

ральная поверхность остается открытой — на ней располагается *анальное отверстие*.

В передней части опистосомы попарно залегают четыре легочные книжки. Первые две приурочены к половому сегменту VIII-O<sub>2</sub>. Их узкие *стигмы* расположены латерально на задней границе полового сегмента и могут быть частично или даже полностью прикрыты нависающим над ними стернитом.

Сходным образом, только уже позади стернита O<sub>3</sub> расположены стигмы второй пары легких, приуроченных к IX-O<sub>3</sub> сегменту.

*Phrynichus* sp. и др. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.): Amblypygi (отр.): Phrynichidae (сем.)].

Современные фрины представлены 158 видами, которые приурочены к тропикам. Для одного рода (*Charinus*) характерно циркумтропическое распространение. Вообще представители сем. Charinidae встречаются практически во всех местах, где амблипиги могут существовать. Однако большинство фрин демонстрирует в той или иной степени выраженную приуроченность к определенным регионам. В целом же они успешно освоили огромное пространство от Бирмы и Индонезии до Соломоновых островов, Северную Австралию, тропическую Африку и тропики Нового Света. Здесь они распространены от самых южных районов США до Бразилии.

Большинство фрин — типичные обитатели влажных тропических лесов, ведущие, чаще всего, ночной или сумеречный образ жизни. Дневные часы они, по большей части, проводят в укрытиях. Обычно, это какие-то узкие, щелевидные пространства. Фрин можно обнаружить в узких щелях растрескавшихся камней, под отслаивающейся корой деревьев, в подстилке, под опавшими листьями и т. п. Собственно, приобретение фринами уплощенного тела, в целом не очень характерного для паукообразных, некоторые специалисты и рассматривают как прямую адаптацию к освоению пространства, структурированного определенным образом. В настоящее время описано несколько видов — обитателей пещер. Один вид — *Paracharon caecus* — единственный современный представитель очень древней группы Paleoamblypygi — был обнаружен в термитниках в Гвинее-Биссау.

Все фрины — активные охотники. Питаются они, главным образом, насекомыми и другими мелкими беспозвоночными. В поисках добычи они почти все время перемещаются с места на место, используя для этого только три задние пары ходных ног (функциональная «шестиногость»). Передвигаются они вбок и немного вперед, т. е. под довольно значительным углом по отношению к положению продольной оси собственного тела. Антенноподобные ходные ноги 1-й пары используются как длинные щупальца. Придаток, расположенный со стороны, обращенной в сторону направления движения, постоянно сканирует поверхность грунта непосредственно по курсу перемещения животного. Противоположный придаток постоянно ощупывает грунт по сторонам от главного направления движения. Во время движения педипальпы, как уже говорилось выше, сложены пополам и расставлены в стороны. Общая длина расставленных педипальп иногда более чем в два раза превышает длину тела фрины. Может быть, именно это обстоятельство в какой-то степени объясняет, почему фрины, подобно крабам, предпочитают перемещаться боком — идти по заросшей местности, неся на плечах направленный в стороны длинный шест, занятие не самое простое.

Свою добычу фрины, по-видимому, преимущественно обнаруживают с помощью антенноподобных придатков. Нашупав жертву, охотник буквально бросается в ее сторону, одновременно выбрасывая вперед длинные педипальпы. Их действие немного напоминает действие сходных структур насекомых богомол (Hexapoda: Mantodea) и раков-богомол

лов («Crustacea»: Malacostraca: Stomatopoda). Добыча, как правило захватывается острым когтевидным придатком, которым оканчивается конечность. Последняя при этом снова мгновенно сгибается и жертва автоматически перемещается к ротовому отверстию. У амблипиг добыча, пронизанная когтевидным тарзусом и комплексом острых шипов на конце педипальпы, как в ложке сразу же подносится к переднему концу тела хищника и намертво прижимается к выпуклым и несущим многочисленные острые шипы вертлугам педипальпы. Но здесь же, рядом расположены мощные хелицеры, которые теперь, когда добыча зафиксирована, вступают в дело. Сначала с их помощью и участием вертлугов хищник разминает жертву, а затем хелицерами отрывает от нее небольшие кусочки и, используя мощный жевательный аппарат (см. выше, с. 000), окончательно измельчает их, обильно поливая при этом пищеварительными ферментами. Полученный жидкий гидролизат фильтруется в буккальной полости и поступает в пищеварительный тракт.

Фрины, по-видимому, не очень хорошо защищены от высыхания. Иногда им приходится довольно долго голодать. Соответственно, влаги, получаемой вместе с пищей, им явно не хватает. Потери воды они восполняют тем, что при наличии капельной влаги они часто пьют. Возможно, в сорбции воды принимают участие и упоминавшиеся ранее мешковидные выпячивания, расположенные вентрально на третьем сегменте (IX-O<sub>3</sub>) опистосомы ( см. с. 000).

Амблипиги — осторожные животные. При опасности они обычно прижимаются к грунту и перестают двигаться, а потом стараются быстро убежать и скрыться. Они редко нападают на крупного противника, но если их серьезно потревожить, то могут пустить в ход педипальпы. От их «кукусов» на пальце остается след простого укула.

Для амблипиг характерно типичное наружно-внутреннее, сперматофорное оплодотворение, что и предопределяет наличие у них довольно сложного брачного ритуала. В процессе подготовки к нему самцы сначала устраивают ритуальные поединки. После этого победивший самец приступает к многочасовому ухаживанию за самкой. Упомянувшийся ранее «promenade a deux» они не совершают. Более того, самец даже не удерживает самку педипальпами, как это делают скорпионы и телифоны. Это настоящая сложная брачная игра, в которой активно участвуют оба партнера. Когда ухаживание подходит к концу, самец, отвернувшись от самки, выделяет сложно устроенный сперматофор. Последний, по некоторым данным, может содержать на своей вершине не одну спермальную массу, а несколько. Затем, работая своими длинными педипальпами как манипуляторами, и используя к тому же антенноподобные ходные ноги 1-й пары, он буквально заставляя самку расположиться над сперматофором и подобрать его.

Осеменная самка формирует специальный выводковый мешок, который прикреплен к ее вентральной поверхности в области гонопора. В него и поступают оплодотворенные яйца. Количество яиц, откладываемых самкой, зависит от ее видовой принадлежности и варьирует от нескольких штук до 5–6 десятков. Вынашивает она их в своем выводковом мешке 3–4 месяца.

Из яиц вылупляются пренимфы — малоподвижные, еще не способные самостоятельно питаться существа с тонкой почти непигментированной кутикулой. Какое-то время они могут оставаться в мешке, но постепенно перебираются на спину матери. По некоторым наблюдениям, неудачников, которые при этом свалились на грунт, мать тут же пожират.

Имеющиеся в разных источниках данные о последующем развитии, в частности о количестве линек и сроках наступления половозрелости расходятся. Общая же схема сводится к следующему. До первой линьки пренимфы остаются на теле матери. Перелиняя, они постепенно расходятся и начинают вести самостоятельный образ жизни. При этом они достаточно быстро растут, что сопровождается относительно частыми линьками. По

некоторым данным, только за первый год жизни фрины линяют 3–5 раз. Распространяется ли это на всех представителей рассматриваемого таксона, пока не ясно.

Последнее в полной мере относится и к данным о сроках наступления половозрелости. Часто указывают, что фринам требуется от 5 до 8 линек и от двух до трех лет жизни, что бы достичь стадии генеративной зрелости. Но есть и другие сведения. Фрины, пережив несколько раз, созревают в течение одного года, а затем, уже будучи половозрелыми, продолжают расти и линять еще в течение нескольких лет. При этом частота линек заметно уменьшается — не чаще одного раза в год.

Фрины представляют интерес и еще с одной точки зрения. Есть данные, что они (во всяком случае, некоторые виды — *Damon diadema*, *Phrynus marginemaculatus* и др.) демонстрируют элементы общественного поведения. Показано, что самки определенное время сосуществуют со своим потомством. Самка постоянно ощупывает и оглаживает молодых особей своими антенноподобными ногами. Молодь отвечает самке тем же и подобным же образом взаимодействует друг с другом. Экспериментальные исследования показали, что, будучи оторванными от «семьи», ювенильные особи стараются найти друг друга и держаться вместе.

Исторические корни амблипиг уходят в палеозой. Достоверные, хотя и не очень многочисленные находки фрин обнаруживаются в карбоне. В позднем карбоне, например, обитала крайне архаичная форма *Graeophonus anglicus*, сохранившая большое количество примитивных признаков. Это позволяет отнести ее к таксону *Paleoamblypygi*, от которого в наше время сохранился лишь один ныне живущий представитель — уже упоминавшийся выше *Paracharon caecus*.

## PSEUDOSCORPIONES (отряд)

### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология ложноскорпиона (псевдоскорпиона) (*Chelifer sp.*) (рис. 53–55)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые доступные виды ложноскорпионов и, в первую очередь, широко распространенный, встречающийся и в жилище человека *Chelifer cancroides*. Небольшие размеры этих животных позволяют изготавливать из них постоянные тотальные препараты. Если объекты хорошо просветлены и слегка придавлены, удастся рассмотреть многие тонкие детали их строения.

При наличии достаточного количества препаратов в учебных коллекциях их выдают студентам на руки для индивидуальной работы. Если препаратов не хватает, их можно выставлять демонстрационно. Для изучения объекта используется малое увеличение микроскопа. Для знакомства с деталями (хелицер, трихоботрий) можно использовать объектив 40×. Студенты должны зарисовать внешний вид псевдоскорпиона со спинной и с брюшной сторон. Если позволяет время, отдельно следует рассмотреть клешневидные хелицеры и трихоботрии на педипальпах.

В отличие от всех предшествующих объектов псевдоскорпионы — мелкие организмы. Их размеры, как правило, колеблются в пределах 2–8 мм. Обычно в учебной литературе подчеркивается их внешнее сходство с настоящими скорпионами, однако ни о каком родстве этих двух таксонов речи не идет. Да и сходство это в основном сводится лишь к наличию у псевдоскорпионов крупных клешневидных педипальп.

Уплощенное тело псевдоскорпиона отчетливо разделено на просому и опистосому. *Просома* содержит традиционный набор сегментов (I–VI), но в ее

организации проявляются свои специфические особенности, отсутствовавшие у ранее рассмотренных представителей Arachnida. Прежде всего, это относится к строению *пельтидия*. Последний сохраняет отчетливо выраженные следы метамерного происхождения. Хотя все образующие его тергиты просомальных сегментов объединились, тем не менее, остатки границ между ними выражены совершенно отчетливо. Особенно хорошо это прослеживается в задней части пельтидия — на месте бывшей границы между V и VI сегментами сохраняется глубокая и хорошо заметная *поперечная борозда*. Иногда, правда, не столь отчетливо, удается рассмотреть еще одну бороздку на границе IV и V сегментов и, даже, очень слабо выраженную — между III и IV сегментами. Это несколько напоминает членение пельтидия у сольпуг, с которыми некоторые исследователи сближают псевдоскорпионов (подробнее см. с. 000).

Латерально на пельтидии расположены *глаза*. У наиболее доступного вида *Chelifer cancroides* их два. Они лежат у самого края пельтидия, на уровне оснований педипальп. Глаза относительно крупные и хорошо выделяются своей гладкой, слегка выпуклой поверхностью на фоне остальной неровной, покрытой густо расположенными мелкими бугорками поверхности пельтидия. Кроме глаз последний несет и многочисленные крупные *сенсиллы* — модифицированные щетинки, по форме напоминающие сложенный веер (см. рис. 54, В).

Далеко не у всех псевдоскорпионов дело ограничивается двумя глазами. Достаточно широко распространены виды, у которых имеется 4 глаза — по два с каждой стороны пельтидия. Но есть и лишенные глаз формы.

Скелетные элементы вентральной поверхности просомы представлены исключительно мощно развитыми *коксами* просомальных конечностей. Никаких следов стернитов у псевдоскорпионов обнаружить не удастся (рис. 53, Б).

Сам набор просомальных конечностей вполне традиционен для паукообразных, хотя все сегментарные придатки псевдоскорпионов несут признаки глубокой специализации. В первую очередь, это относится к очень своеобразно устроенным *хелицерам*. Каждая хелицера состоит из двух члеников и устроена по типу настоящей клешни (рис. 54). Массивный основной членик — *кокса* имеет причудливую форму. Ее проксимальный отдел с дорсальной стороны достигает максимальной ширины. От его медиального края, т. е. обращенного в сторону мидсагиттальной плоскости, дорсально же вперед отходит постепенно сужающийся длинный отросток, заканчивающийся острым зубчиком. Его вентролатеральный край на протяжении дистальной половины опоясан несколькими острыми киями, которые в профиль выглядят как зубчики. Это — *неподвижный палец клешни*.

Вентральная поверхность проксимальной части коксы уже чем дорсальная. Это обусловлено тем, что медиальная поверхность коксы косо отклоняется в латеральном направлении, Латеральная же поверхность этого участка коксы расположена почти вертикально и слабо закруглена. В результате, с дорсальной стороны на значительном протяжении правая и левая коксы довольно плотно сомкнуты — лишь дистальные концы их неподвижных пальцев немного расходят-

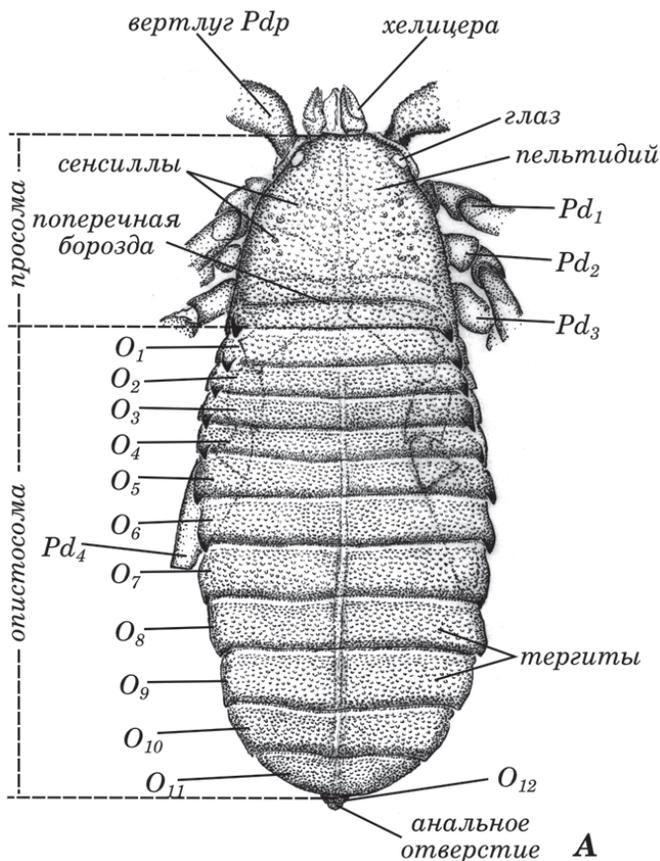


Рис. 53. Внешний вид ложноскорпиона (*Chelifer* sp.). Самец.

*A* — вид с дорсальной стороны; *B* — вид с вентральной стороны.

ся. Со стороны же вентральной поверхности картина иная. Между основаниями коксы, медиально располагается небольшая камера, в которую от стенок каждой коксы отходит по три направленных вперед острых и длинных *шиповидных отростка*. Кроме того, на дорсальной и латеральной поверхностях каждая кокса несет по 4 *сенсорные щетинки*. Две длинные прикреплены у самого основания неподвижного пальца, а две более короткие — на расширенном основании коксы. За основаниями щетинок по дорсальной поверхности коксы проходит косо расположенный плавно изогнутый кант — один его конец расположен у наружного края самого основания коксы, а второй достигает основания неподвижного пальца у самого медиального края (рис. 54, *B*).

Вентро-латерально расширенная базальная часть коксы несет крупную *сочленовную ямку*, в которой и располагается основание *тарзуса* — *подвижного пальца* хелицеры (рис. 54, *B*). Последний имеет

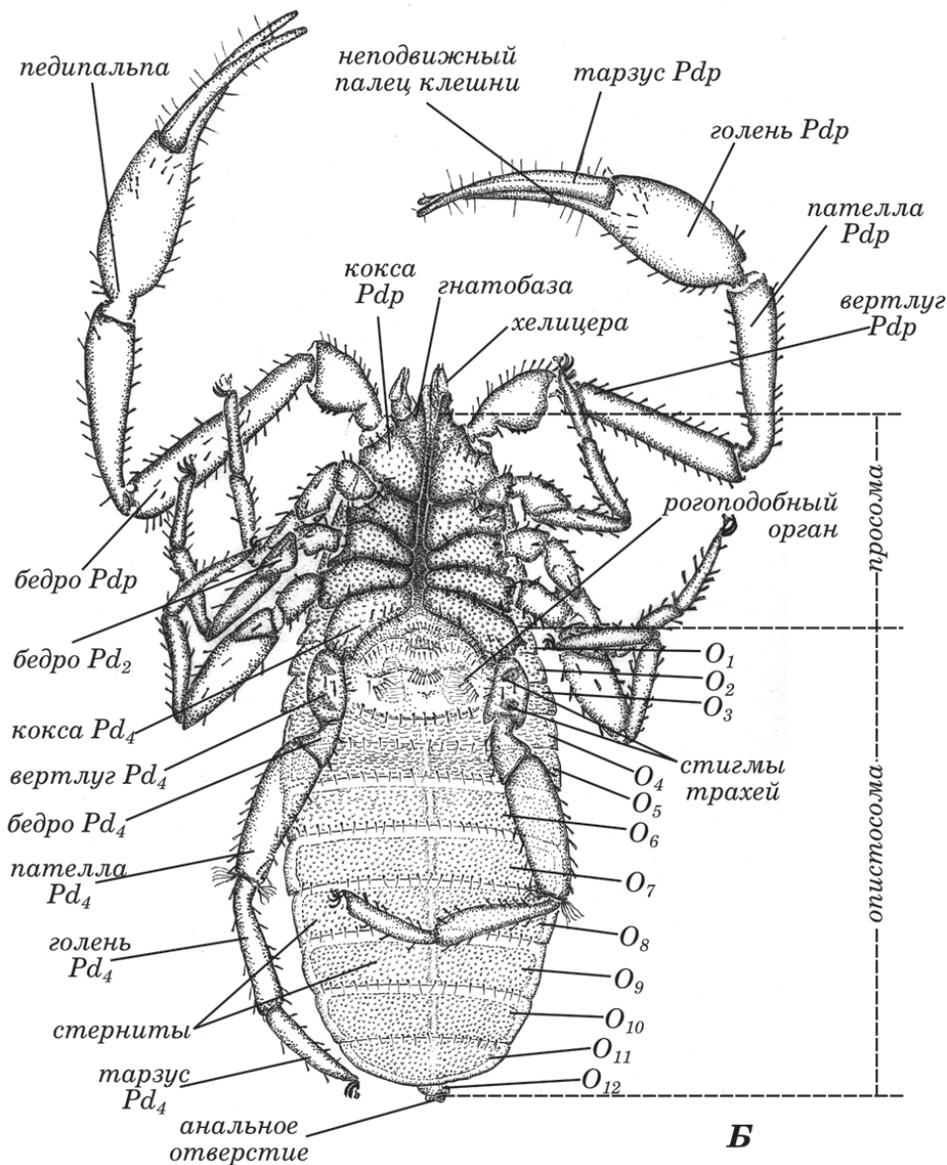


Рис. 53. Продолжение.

высоко-коническую форму. Его базальная часть расширена. Наличие на ее конце двух мышечков, которыми тарзус соединяется с коксой, позволяет ему двигаться только в одной плоскости в вентро-латеральном направлении. По медио-вентральному краю тарзуса, начиная от его основания и почти до самой вершины, тянется *гребень* из острых длинных зубцов, направленных к средней линии

тела (рис. 54, А, В). Когда хелицеры сложены и их подвижные пальцы не очень сильно отогнуты вниз, направленные навстречу друг другу гребни достигают друг друга и частично перекрываются. При этом образуется своего рода «дно» всей передней части предротовой полости (рис. 54, В).

Дистальный конец подвижного пальца оканчивается коротким, но массивным зубцом, у основания которого располагается еще один маленький зубчик. Здесь же прикрепляется и относительно короткая чувствительная щетинка. От вентральной части свободного конца пальца отходит короткий, слегка изогнутый *трубчатый отросток*, несущий на своем конце и боковых поверхностях совсем короткие щетинки. На конце этого отростка открывается *проток паутинной железы* (см. с. 000). На хорошо просветленных препаратах удается рассмотреть дистальный участок этого протока (рис. 54, В).

Придатки II сегмента — *педипальпы* — это самые большие конечности псевдосcorpioniнов. Они имеют полный набор члеников, в целом свойственный паукообразным. Мощная *кокса* слегка вздута<sup>50</sup>. От нее вперед и в сторону средней линии тела отходит уплощенный отросток — модифицированная *гнатобаза* (эндит). Вместе с гнатобазой противоположной коксы они прикрывают основания хелицер и образуют уже сплошное «дно» предротовой полости. По-видимому, они принимают участие и в «перемалывании» пищи.

На тотальном, сильно придавленном препарате, с которого сделан рисунок 53, В, правая и левая коксы Pdr немного разошлись. В действительности же они тесно примыкают друг к другу практически по всей своей длине.

За коксой следует мощный, почти треугольной формы *вертлуг*, к которому подвижно причленено длинное трубчатое *бедро*. Следующий коленный членик, или *пателла*<sup>51</sup> по длине лишь не многим уступает бедру. Он начинается узким основанием и постепенно расширяется к своему дистальному концу. *Клешня* образована массивной *голенью* с направленным вперед *неподвижным пальцем* и узким длинным *тарзусом* — подвижным пальцем. Оба пальца клешни несут трихоботрии (см. ниже). Их количество и расположение на педипальпах видоспецифичны.

Далее располагаются четыре пары *ходных ног* ( $Pd_1-Pd_4$ ), которые фактически отличаются друга от друга лишь тем, что постепенно увеличиваются в размерах при переходе от  $Pd_1$  к  $Pd_4$ . Ноги последней пары — самые крупны и длинные. Состав этих конечностей практически идентичен составу педипальп. Правда, мощно развитые *коксы*, перекрывающие всю вентральную поверхность просомы, лишены гнатобаз. Немного меняется форма *вертлугов*: у ходных ног первых двух пар они в плане еще сохраняют характерную треугольную форму, а вот у конечностей задних двух пар они почти цилиндрической формы. Наибольшие изменения претерпевают *бедро* и *пателла*. Они фактически объединяются в один членик, хотя граница между ними (уже неподвижная) еще отчетливо выражена. Бывшее бедро при этом сильно укорачивается и принимает форму треугольной пластинки ( $Pd_1-Pd_3$ ), прочно приросшей к проксимальному концу

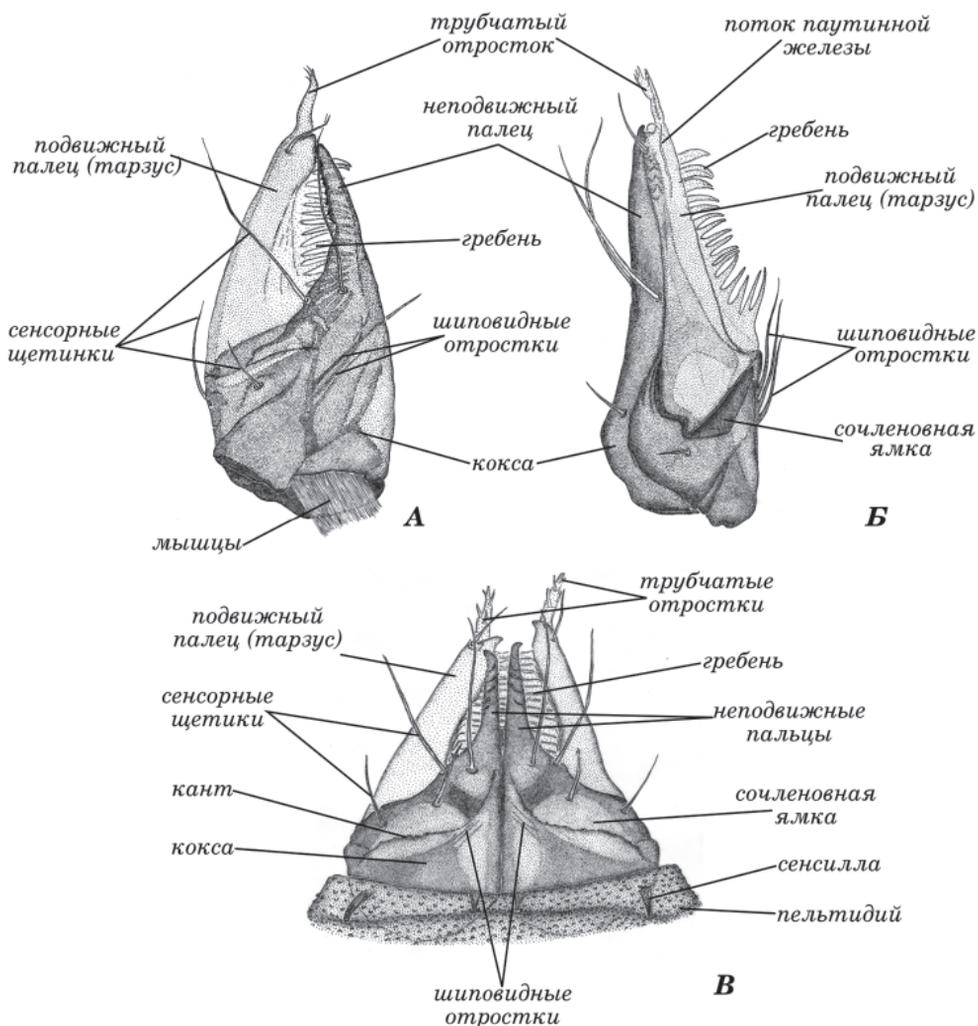


Рис. 54. Хелицеры ложноскорпиона (*Chelififer* sp.).

*A* — левая хелицера, вид со стороны неподвижного пальца клешни (хелицера при этом немного развернута и обращена к наблюдателю дорсолатеральной поверхностью); *B* — правая хелицера, вид со стороны тарзуса — подвижного пальца (вид с вентральной стороны и немного сбоку); *B'* — общий вид хелицер на переднем конце тела ложноскорпиона.

длинной пателлы. У ходных ног 4-й пары ( $Pd_4$ ) бедро напоминает низкий, слегка изогнутый конус, который своим основанием, также прирос к коленному членику. В совокупности получился длинный мощный членик, фактически выполняющий функцию бедра, что, вероятно, и послужило основанием для утверждения, что у псевдоскорпионов отсутствует коленный членик (см. Примечания <sup>46</sup> и <sup>51</sup>). Далее

следует хорошо развитая *голень* и нерасчлененный *тарзус* (лапка). Последний несет два коготка и небольшой кожистый придаток.

*Оπισсосома* ложноскорпионов состоит из 12 сегментов. VII- $O_1$  сегмент развит нормально. Он не редуцирован, как у настоящих скорпионов, и не превращен в петиолус (стебелек), подобно телифонам и фринам. А вот следующие два сегмента VIII- $O_2$  и IX- $O_3$  в связи с развитием сложного копулятивного аппарата на вентральной поверхности частично объединяются. Особой сложности половые органы достигают у самцов. Рассмотреть все детали их строения на тотальных препаратах невозможно, но присущие самцам ложноскорпионов особые *рогоподобные органы*<sup>52</sup>, играющие важную роль в процессе спаривания, как правило, хорошо видны. Они расположены по бокам от средней линии тела и имеют вид небольших мешков, стенки которых очень тонко поперечно исчерчены (подробнее см. с. 000).

Дорсальную поверхность описсосомы покрывают 11 крупных хорошо выраженных *тергитов*. Такая же картина имеет место и на вентральной стороне, где все сегменты несут хорошо развитые *стерниты*. Четкие границы между последними, как только что было сказано, нарушаются лишь в области полового VIII- $O_2$  следующего за ним IX- $O_3$  сегмента. На задней границе полового сегмента располагается гонопор и контуры стернитов в этом месте сильно изменены. Весь этот участок воспринимается как единое, хотя и сложно структурированное стернальное поле. Иногда в учебной литературе его называют «половой крышкой».

Последний, 12-й сегмент описсосомы (XVIII- $O_{12}$ ) — маленький и недоразвитый. Его кутикулярное вооружение практически отсутствует. Терминально на нем расположено *анальное отверстие*.

Органами дыхания псевдоскорпионов являются типичные ситовидные трахеи. Их две пары и залегают они в сегментах IX- $O_3$  и X- $O_4$  описсосомы. При этом их *стигмы* немного смещены вперед и располагаются соответственно между VIII- $O_2$  и IX- $O_3$  и IX- $O_3$  и X- $O_4$  сегментами. Стигмы обычно бывают хорошо видны, а вот сами трахеи удается рассмотреть лишь на очень хорошо просветленных объектах.

По всей поверхности тела псевдоскорпиона расположены многочисленные и разнообразие щетинки. Очень характерны неоднократно упоминавшиеся ранее и приуроченные к педипальпам трихоботрии (рис. 55). Конструкция трихоботрии включает несколько функционально важных элементов. Прежде всего, это — длинная тонкая *щетинка*. Второй важный элемент — глубокое, почти на всю толщину кутикулы *чашевидное углубление*, на дне которого чувствительная щетинка и сочленяется с покровами. К ее основанию подходит соответствующее *нервное окончание*. И, наконец, третий элемент — это тонкая *кутикулярная мембрана (диафрагма)*, которая перекрывает вход в чашевидное углубление и охватывает, но не плотно, проксимальный конец щетинки. Форма отверстия, через которое проходит щетинка, такова, что последняя при внешних воздействиях может отклоняться либо в одном, либо в очень ограниченном коли-

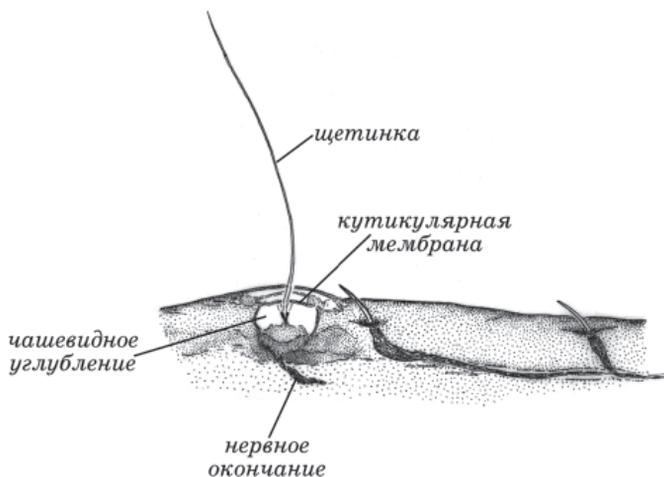


Рис. 55. Трихоботрия на педипальпе ложноскорпиона.

честве направлений. А именно при отклонении щетинки в нервном окончании и возникает импульс, передающийся в ЦНС.

Обычно на поверхности тела трихоботрии располагаются группами. В составе одной группы присутствуют сенсиллы, щетинки которых могут отклоняться в разных направлениях. Это и позволяет животному очень точно определять не только направление на источник движения воздуха, но и расстояние до него.

Многочисленные щетинки на теле ложноскорпиона располагаются в достаточной мере упорядоченно. Например, на тергитах и стернитах они образуют поперечные ряды, которые тянутся вдоль всего заднего края склерита. На половом сегменте и прилежащих к нему участках покровов сенсиллы формируют очень сложный рисунок, включающий несколько постоянных групп. Постоянные группы сенсилл можно обнаружить и на пельтидии просомы, коксах просомальных конечностей и т. д. Совокупность сенсилл, образующих тот или иной рисунок на поверхности тела паукообразных обычно называется хетотаксией.

*Chelifer* sp. и др. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.): Pseudoscorpiones (отр.): Cheliferidae (сем.)].

Таксон Pseudoscorpiones, в соответствии с современными представлениями, насчитывает более 3000 видов (по уточненным данным 3380). Ложноскорпионы очень широко распространены по всем континентам (кроме Антарктиды) и заходят достаточно далеко на Север (Северное Онтарио в Америке, Ленинградская обл. и Карелия в Европе и т. п.). Однако наибольшее видовое разнообразие ложноскорпионов можно обнаружить все-таки в тропиках и субтропиках. Так же как и фрины, эти миниатюрные арахниды, обладая сильно уплощенным телом, предпочитают осваивать узкие, щелевидные пространства, которые в изобилии свойственны самым разным субстратам. Их можно обнаружить в листовом и хвойном опаде, под отслаивающейся корой погибших деревьев, в щелях растрескивающихся камней и в любых других стациях подобного типа.

Некоторые виды поднимаются высоко в горы, пересекая границу распространения лесов и достигая альпийской зоны. В Австралии известны виды, обитающие в глубоких

пещерах. Достаточно часто ложноскорпионы встречаются и на литорали. Известны и несколько синантропных видов, правда среди этой экологической группы выделяется один вид, наиболее часто встречающийся в жилище человека. Это так называемый «книжный скорпион» *Chelifer cancroides* — известный обитатель библиотек, в которых хранятся старые книги. Правда, «книжного скорпиона» можно встретить и в естественных условиях, где он живет в гниющих пнях или под корой деревьев.

Как и остальные паукообразные, ложноскорпионы — хищники. Питаются они преимущественно мелкими насекомыми и их личинками, мелкими акариформными клещами (в домашних условиях это чаще всего пылевые клещи, в изобилии размножающиеся в запыленных жилищах), почвенными нематодами и т. п. Сами ложноскорпионы никакого вреда человеку не приносят. Однако их появление служит надежным индикатором того, что в жилище сформировалась достаточно богатая фауна мелких членистоногих, в том числе и потенциально вредных, представители которой и служат пищей для *Chelifer cancroides*.

Как правило, псевдоскорпион свою добычу захватывает клешнями педипальп и сразу же передает ее хелицерам. Таким образом, педипальпы почти все время свободны, и их в любой момент можно использовать либо для поимки новой добычи, либо как эффективное оборонительное оружие. Дело в том, что у большинства ложноскорпионов клешня каждой педипальпы, чаще только ее неподвижный палец, несет ядовитые железы, протоки которых открываются на конце последнего. И только у самых архаичных современных псевдоскорпионов ядовитый аппарат в клешнях педипальп отсутствует.

Последующие события определяются размерами добычи и степенью развития самих хелицер. Более крупная добыча разрезается хелицерами, если это позволяют их размеры, на несколько более мелких кусочков, которые после этого «пережевываются» и мацерируются в небольшой предротовой полости с помощью отрываемых пищеварительных ферментов. Покровы маленькой жертвы просто прокалываются хелицерами, и все ее «содержимое» высасывается с помощью мощного глоточного насоса.

После еды ложноскорпионы, как правило, активно занимаются грумингом — тщательно очищают ротовые части (хелицеры, педипальпы, в первую очередь, гнатобазы последних) и прилегающие участки поверхности тела от любых посторонних частиц.

Иногда ложноскорпионы вступают в достаточно сложные отношения с другими организмами. Так, многие, преимущественно мелкие виды являются форетическими. Они активно используют других животных, в том числе и насекомых (например, мух) для расселения. Прикрепившись к телу временного хозяина, ложноскорпион некоторое время путешествует на нем, а потом оставляет и возвращается к свободному существованию в обычных для себя условиях.

Очень разнообразно половое поведение псевдоскорпионов. В пределах этой группы можно наблюдать переход от самых простых форм наружно-внутреннего оплодотворения к самым сложным и совершенным, когда речь, по сути дела, идет о настоящем спаривании. В наиболее простом случае самец оставляет сперматофоры на длинных ножках на грунте независимо от того, есть ли поблизости самка или ее нет. Сам самец никакого интереса к сперматофорам больше не проявляет. Если самка случайно находит сперматофор, то она его подбирает и самостоятельно вводит в свой гонопор. Считается, что это наиболее архаичный тип полового поведения, который можно обнаружить у паукообразных. При этом огромное количество сперматофоров погибает, так и оставшись невостребованными.

В последующем ложноскорпионы, как, впрочем, и другие паукообразные, приобрели более сложные и совершенные формы полового поведения. Суть этих изменений сводится к тому, чтобы практически гарантировать осеменение самки. Прежде всего, самец выделяет сперматофор на высокой ножке только в присутствии самки. Сам процесс подготовки

самки к принятию сперматофора сопровождается сложным брачным танцем, который самец перед ней исполняет. Непосредственно осеменение самки сопровождается активными действиями самца. Удерживая самку педипальпами, самец проводит ее над сперматофором, который самка подбирает своим гонопором.

Самый совершенный вариант наблюдается у представителей таксона Cheliferidae. Самцы этого семейства обладают упоминавшимися выше рогоподобными органами (gam's horn organ) — особыми генитальными мешками, каждый из которых в момент «спаривания» выворачивается наружу в виде узкого и длинного, слабо изогнутого придатка, действительно напоминающего рог. Он направлен вперед между ходными ногами и выдается довольно далеко из-под переднего конца тела самца. Специальные исследования показали, что это специализированные «пахучие» органы. С их поверхности источаются феромоны, привлекающие самок. Необходимость в непосредственном физическом воздействии на самку отпадает — ее уже не надо, воздействуя педипальпами, направлять к сперматофору и проводить над ним. Восприимчивая химические сигналы, самка сама направляется к сперматофору и располагается над ним. Это не исключает, однако, и сложных брачных танцев и, более того, непосредственного участия самца в осеменении самки. После того как самка нашла сперматофор, самцы хелиферид, используют передние конечности для «проталкивания» спермы из сперматофора в семяприемники самки.

Последующее развитие событий видоспецифично и, соответственно, отдельные его детали варьируют у ложноскорпионов разных видов. Тем не менее, общая схема поведения воспроизводится достаточно точно представителями разных таксонов. После осеменения, перед откладкой яиц самка строит паутинное убежище — в ы в о д к о в о е г н е з д о. Уже внутри этого гнезда она формирует на своей вентральной поверхности, в области гонопора особую плотную в ы в о д к о в у ю с у м к у. Последняя образуется как за счет частичного выпячивания наружу стенок половых путей, так и особого материала, который секретируется половой системой самки. В эту сумку и поступают из гонопора оплодотворенные яйца, количество которых в зависимости от видовой принадлежности самки варьирует от 2 до 50 с лишним.

Очень своеобразно складываются отношения самки с зародышами, развивающимися внутри выводковой сумки. У зародыша очень рано формируются покровы, эмбриональная глотка и кишка. В половой системе самки продуцируется специальный пищевой материал (иногда его называют желтком) который поступает в просвет сумки, где его активно заглатывают зародыши. Таким образом, самка не просто вынашивает и оберегает свое потомство, но активно выкармливает его. Подросткие зародыши разрывают выводковую сумку, но при этом они, не отваливаются от самки. Прочная связь с последней сохраняется. Подростающее потомство прикрепляется к матери в области ее гонопора и еще некоторое время продолжает питаться ее выделениями. Морфологически эти зародыши сильно отличаются от последующих стадий развития псевдоскорпионов. Они лишены сегментарных придатков и имеют мешковидное тело, весь объем которого фактически занимает упоминавшаяся выше эмбриональная кишка. Некоторые исследователи рассматривают этих зародышей, как особую личиночную стадию развития — л и ч и н к а I в о з р а с т а. Эти личинки, однако, еще не способны самостоятельно существовать во внешней среде<sup>53</sup>.

Переход к активному существованию связан с первой линькой, в результате которой формируется личинка следующего возраста. Это настоящие ювенили, которые внешне уже похожи на взрослых ложноскорпионов, но отличаются от последних миниатюрными размерами и неполовозрелостью. Далее, через определенные промежутки времени следуют еще две линьки и, соответственно, еще две личиночные стадии. При каждой линьке размеры личинок немного увеличиваются. Эти последовательно сменяющиеся друг друга личиночные стадии получили свои названия — п р о т о-, д е й т о- и т р и т о н и м ф а.

Детали последующего поведения ложноскорпионов немного различаются у разных видов. По одним источникам, достигнув стадии протонимфы, ювенили покидают мать. Для каждой последующей линьки молодые особи многих видов строят себе небольшое личное паутинное гнездо (йглу), используя для этого свои хелицеры. В процессе линьки животное не проявляет никакой активности и находится в состоянии покоя. После завершения линьки уже следующая нимфальная стадия — дейто- или тритонимфа — покидают личное гнездо и возвращается к активной жизни. Линька тритонимфы завершается появлением половозрелого организма. Взрослые самцы и самки больше не линяют. Общая продолжительность нимфальных стадий зависит от внешних условий и, в первую очередь, от температуры. Так у синантропного вида *Chelifer cancroides* все развитие до появления половозрелых особей может занимать от 10 месяцев до двух лет. Взрослые особи, уже не линяя, живут еще 3–4 года. Холодное время года в зоне умеренного климата ложноскорпионы переживают, впадая в состояние полного покоя, построив себе перед этим специальное паутинное гнездо.

В литературе, однако, упоминается и другой вариант развития молодежи ложноскорпионов. Согласно этим источникам, самки после появления протонимф покидают собственное выводковое паутинное гнездо, но продолжают вынашивать молодежь на себе. Ювенили окончательно оставляют самку только на стадии тритонимфы.

Геологическая история ложноскорпионов своими корнями уходит в средний палеозой. Правда, долгое время считалось, что достоверные находки вымерших представителей этой группы относительно молодежи и относятся к третичному периоду (около 35–40 млн. лет). Большинство этих видов было описано из янтарей, собранных в самых разных районах — Балтика, Карибское море, Бирма. Причем очень многие из них относятся к современным, ныне существующим родам.

Однако в самом конце XX века картина резко изменилась. Сначала были описаны остатки ложноскорпионов из меловых отложений, а вскоре представители этой группы были найдены и в палеозое — в среднем девоне. Возраст этой находки никак не менее 380 млн. лет. Обнаруженные экземпляры описаны под названием *Dracochela deprehendor*. Хорошая сохранность многих деталей их строения позволяет предполагать, что эти древние формы уже использовали паутину для создания различного рода построек, были активными хищниками, им был свойствен груминг и т. д. Тем не менее, в отличие от третичных находок, их пока не удается достоверно отнести ни к одному из выделяемых ныне таксонов.

## SOLIFUGAE (отряд)

### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология сольпуги (фаланги, или бихорки) (*Galeodes* sp.) (рис. 56–60)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые доступные виды сольпуг. Для лучшей сохранности раздаточного материала его следует смонтировать в виде постоянных препаратов. Небольшие экземпляры можно размещать в герметично закрытых чашках Петри, а более крупные в плоских музейных банках. Важным условием является то, что объект должен полностью просматриваться и с дорсальной, и с вентральной сторон. Отпрепарированные крупные хелицеры сольпуг также можно смонтировать в небольших чашках Петри и выставлять под бинокляром на демонстрацию.

При работе с объектом необходимо детально зарисовать его и с дорсальной, и с вентральной сторон. При этом следует использовать бинокляр. Отдельно следует зарисовать хелицеру.

В большинстве своем сольпуги довольно крупные паукообразные. Размеры их тела (без учета ходных ног) в среднем составляют 3–5 см, хотя, в действительности, есть и более крупные (до 7–8 см), и значительно более мелкие формы (7–8 мм). Считается, что общее количество сегментов, из которых состоит тело сольпуг, равно 16, т. е. утрачены **три** последних опистосомальных сегмента.

Хотя в самом теле отчетливо выделяются две тагмы — просома и опистосома, сольпугам присущи свои специфические и, по-видимому, очень архаичные особенности тагмозиса (табл. 3; рис. 56, А, Б).

*Просома*, как и у всех остальных паукообразных, состоит из шести (I–VI) сегментов. А вот сверху она прикрыта не одним, а тремя различающимися по своим размерам склеритами. Первый, самый крупный, трапециевидной или округло-треугольной формы получил название *пропельтидия*. Это результат слияния тергитов первых четырех сегментов просомы (I–IV), несущих соответственно *хелицеры* (Ch), *педипальпы* (Pdp) и ходные ноги первых двух пар ( $Pd_1$ ,  $Pd_2$ ). Далее следуют два склерита, которые, по общему мнению, являются тергитами двух последних сегментов просомы — V и VI, которым, соответственно, принадлежат ходные ноги 3-й и 4-й пар ( $Pd_3$  и  $Pd_4$ ). Склерит V сегмента называется *мезопельтидием*, а склерит VI сегмента — *метапельтидием*.

Сам факт неполного слияния тергитов просомы признается всеми исследователями. Однако принадлежность тех или иных склеритов к конкретным сегментам трактуется совершенно по-разному (рис. 56, А, Б). Это находит свое отражение и в современной учебной литературе — достаточно сравнить, например, соответствующие тексты и иллюстрации в: Рупперт и др. 2008. Зоологии беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия, с. 176 и рис. 18.36, Б) и «Зоология беспозвоночных в двух томах». 2008. (Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, с. 498 и илл. 670, А).

Согласно более традиционной точке зрения, восходящей к началу XX века (см. также «Зоология беспозвоночных в двух томах», 2008; под ред. Вестхайде и Ригер, М.: Т-во научных изданий КМК, т. 1. илл. 670, А), вслед за перетяжкой, отделяющей передний отдел просомы от заднего, располагается небольшой полукруглый склерит. При рассматривании со стороны дорсальной поверхности, может показаться, что по отношению к ходным ногам 3-й пары ( $Pd_3$ ) он заметно сдвинут вперед, однако, фактически он располагается над *коксами* конечностей этой пары ( $Pd_3$ ) (рис. 58). Это и есть *мезопельтидий*, т. е. тергит сегмента V просомы. Он занимает лишь небольшую часть дорсальной поверхности сегмента. Со всех сторон его окружают мягкие, не подвергшиеся склеротизации покровы. Боковые участки сегмента оттянуты назад и в виде мягких кожистых складок прикрывают свободные концы кокс и проксимальные участки вертлугов  $Pd_3$ . Спереди и сзади границы сегмента маркируют не очень глубокие поперечные складки.

Тергит следующего сегмента, который соответственно рассматривается как *метапельтидий*, не столь сильно склеротизован. Он имеет форму перевернутой трапеции, а его косо расположенные боковые края без видимой четкой границы плавно переходят в мягкие покровы, одевающие всю остальную поверх-

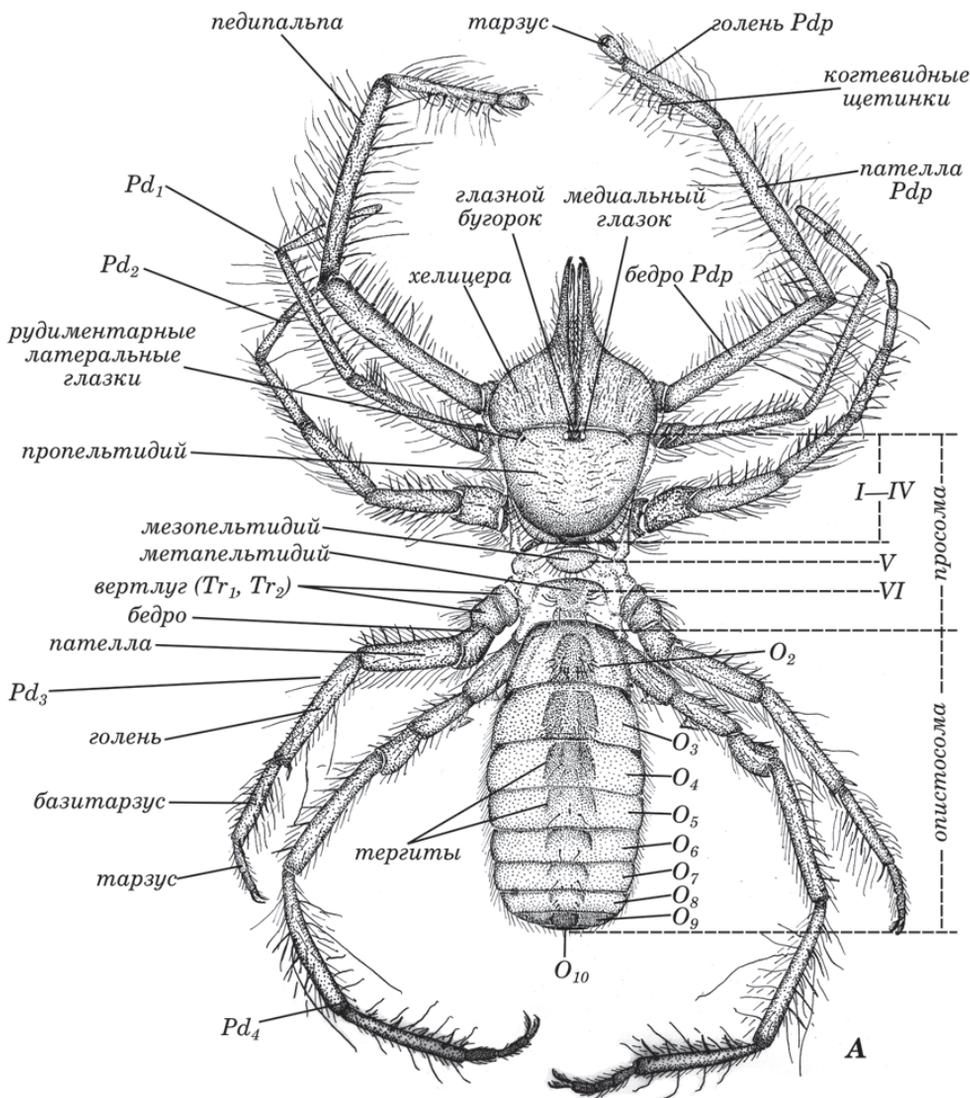
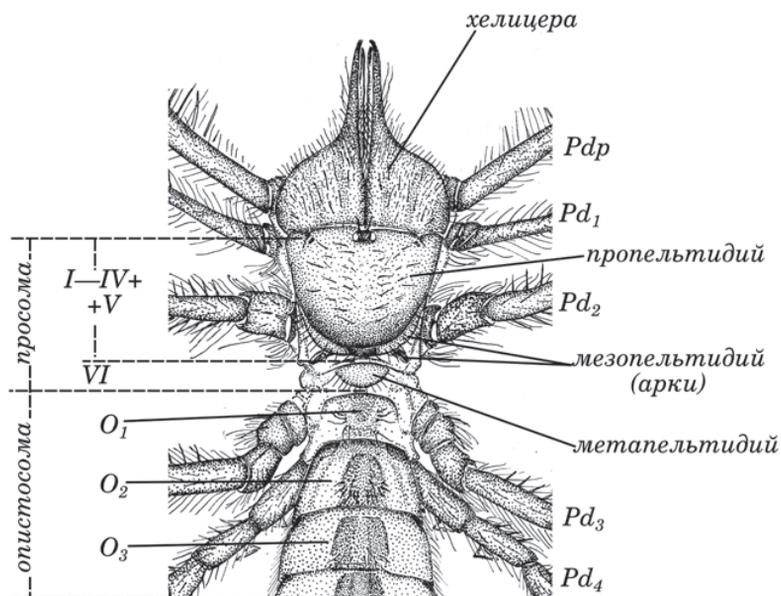


Рис. 56. Внешний вид фаланги (*Galeodes* sp.) с дорсальной стороны.

А — традиционная схема отсчета сегментов, принятая в настоящем издании; Б — схема отсчета сегментов, встречающаяся в ряде учебных пособий.

ность сегмента. Так же как и у предыдущего сегмента, боковые мягкие участки оттянуты назад и прикрывают проксимальные отделы конечностей 4-й пары ( $Pd_4$ ). Следует обратить внимание на то, что в этих латеральных зонах четкая граница между V и VI сегментами просомы отсутствует — хорошо она выражена лишь в медиальной части сегмента между мезо- и метапельтидием. Граница меж-



Б

Рис. 56. Продолжение.

ду последним сегментом просомы (VI) и первым сегментом опистосомы на всем своем протяжении выражена совершенно отчетливо.

Выше уже было упомянуто, что существует и другая трактовка природы упоминавшихся выше склеритов (см. также Руперт и др. Зоологии беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия, 2008. Михайлов К. Г. Общая арахнология. Краткий курс. Ч. I. Введение. Малые отряды. М.: МГУ, Т-во научных изданий КМК. 65 с.) (рис. 56, Б). По заднему, закругленному краю пропельтидия тянется узкий дуговидно изогнутый кант. В его средней части залегает небольшая утолщенная пластинка, положение которой полностью соответствует положению тергитов на всех последующих сегментах. Из-под канта выходят еще два узких слегка отогнутых назад склерита. В свое время Милло и Вашон (Millot, Vachon) предположили, что все перечисленные склеротизованные участки покровов (их еще называют передними и задними *арками* — *arci anteriores* и *posteriores*) в своей совокупности и соответствуют *мезопельтидию* — тергиту 5-го просомального сегмента. В этом случае приходится признать, что дериваты этого тергита оказываются сильно смещенными вперед — они располагаются непосредственно над коксами ходных ног второй пары ( $Pd_2$ ). Таким образом, расположенный далее полукруглый склерит должен рассматриваться как *метапельтидий*. Последний также сильно смещен вперед и залегает над коксами ходных ног 3-й пары ( $Pd_3$ ), а не 4-й ( $Pd_4$ ). Следующий, относительно слабо склеротизованный трапециевидный тергит, лежащий над коксами  $Pd_4$ , соответственно, рассматривают как сильно сместившийся вперед тергит первого опистосомального сегмента (VII- $O_1$ ).

Если принимать только что рассмотренную точку зрения, то следует признать, что мы имеем дело с проявлением дальнейшей интеграции сегментов просомы. Результат слия-

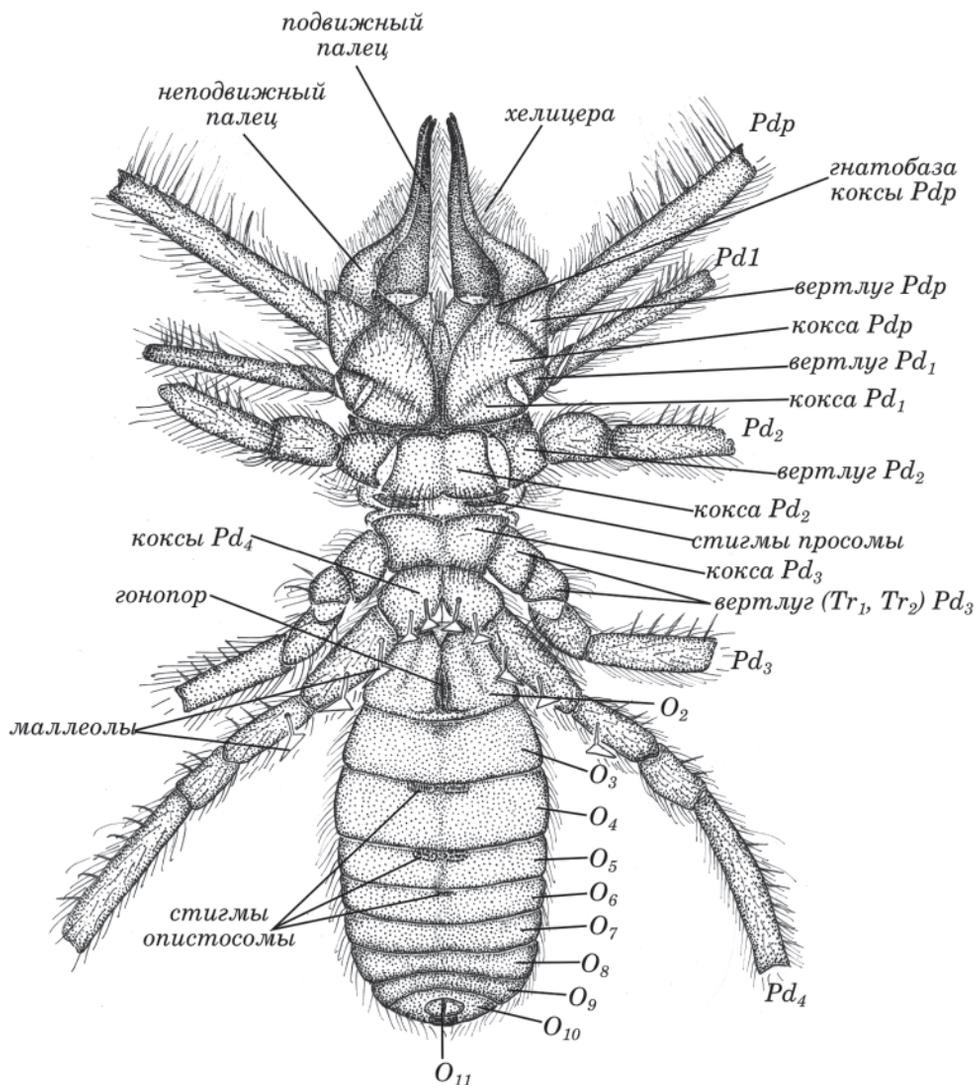


Рис. 57. Внешний вид фаланги с вентральной стороны. Изображены лишь проксимальные отделы конечностей просомы.

ния пропельтидия и дериватов мезопельтидия в литературе соответственно называют передним карапаксом, а остающийся свободным метапельтидий — задним карапаксом (см. Руперт и др. Зоологии беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия, 2008).

У самого переднего края пропельтидия на небольшом *глазном бугорке* расположены два *медиальных глазка*. *Латеральные глаза* очень маленькие и слабо развиты.

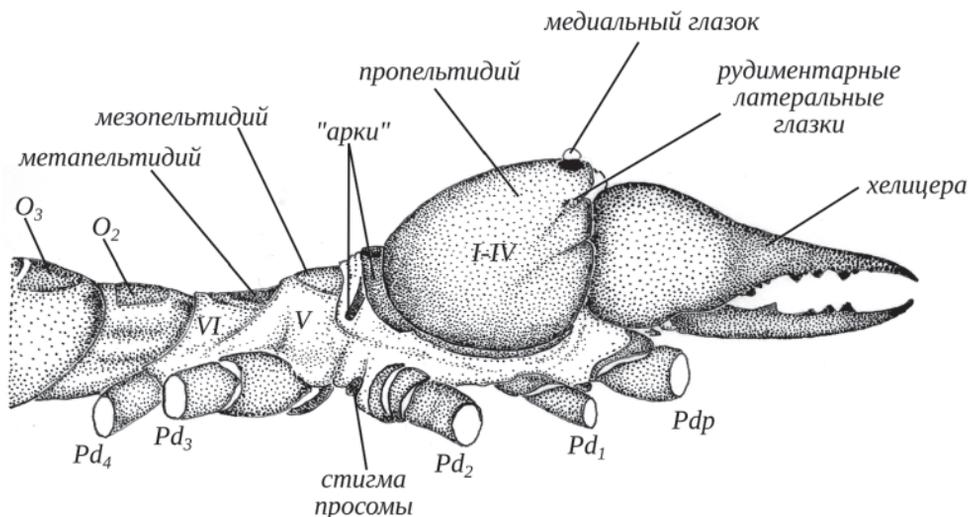


Рис. 58. Внешний вид передней половины тела фаланги, вид с правой стороны. Ходные ноги правой стороны тела удалены по уровню вертлугов.

Количество латеральных глаз различается у разных видов сольпуг — их может быть одна или две пары. При внешнем осмотре рассмотреть латеральные глаза иногда удастся с большим трудом. Место их расположения часто маркируется скоплением темного пигмента.

Вся вентральная поверхность практически целиком перекрыта мощно развитыми *коксами* педипальп ( $Pdp$ ) и ходных ног ( $Pd_1-Pd_4$ ), так что стерниты или их производные редуцированы.

Коксы расположены хорошо выраженными группами, которые отделены друг от друга глубокими бороздами (рис. 57). Очень тесно интегрированы коксы педипальп и ходных ног 1-й пары ( $Pd_1$ ). Они практически объединяются в единый склерит — граница между ними маркируется лишь неглубокой бороздкой. Коксы 2-й пары ходных ног отделены от кокс предшествующих придатков глубокой, хорошо выраженной, хотя и узкой бороздой. Они фактически составляют самостоятельную группу, так как позади них расположена еще более широкая поперечная борозда, на дне которой можно рассмотреть небольшой свободный участок вентральной поверхности просомы.

Дифференциации просомальных конечностей сольпуг присущи свои специфические особенности. Так, у сольпуг основным оружием нападения и защиты становятся не педипальпы, как это свойственно представителям ранее рассмотренных таксонов, а придатки I сегмента — *хелицеры* (рис. 59). Последние состоят всего из двух члеников, но преобразованы в мощные и крупные клешни. Они хорошо заметны, так как далеко выдаются вперед из-под переднего края пропельтидия. *Кокса* каждой клешни представляет собой очень мощный членик с сильно вздутым проксимальным отделом. От него вперед дорсально отходит

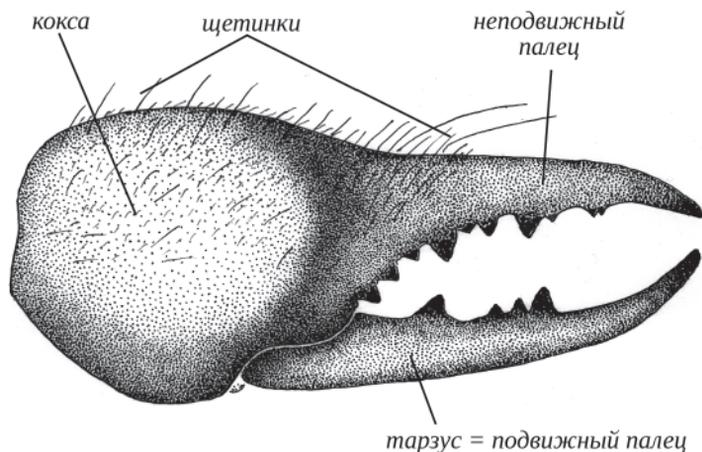


Рис. 59. Правая хелиcera фаланги (вид со стороны боковой поверхности тела).

массивный *неподвижный палец*. Его дистальный конец слегка отогнут вниз и заострен. По нижнему (вентральному) краю пальца располагаются мощные конические «зубы». К коксе вентрально причленен *подвижный палец*, или тарзус. Он также заострен на конце и также несет, но только уже по своему дорсальному краю, несколько массивных конических «зубов». Поверхность хелицер опушена многочисленными *щетинками*. Рабочая плоскость хелицер, т. е. плоскость в которой осуществляется движение подвижного пальца, расположена вертикально. Как и у ложноскорпионов (см. с. 000), неподвижный палец расположен сверху — над подвижным.

В строении хелицер довольно отчетливо проявляется половой диморфизм, который у сольпуг в целом выражен не очень ярко. Хелицеры самцов очень многих видов несут особый придаток — флагеллум, представляющий собой крупную и часто массивную щетинку. У самок флагеллум отсутствует.

С вентральной стороны между основаниями хелицер иногда бывает хорошо виден свободный конец рострума — верхней губы, несущий несколько крупных щетинок.

Способность многих сольпуг издавать звуки также связана с хелицерами. Последние несут так называемый стридуляционный орган (см. с. 000).

Следующая пара просомальных конечностей, принадлежащая II сегменту, — *педипальпы*. У сольпуг это самые крупные придатки, хотя и содержат они всего шесть члеников: *коксу*, *вертлуг*, *бедро*, *пателлу*, *голень* и *тарзус*<sup>54</sup>. Прежде всего, это совершенные органы чувств, которые полностью утратили клешневидное строение, столь характерное для педипальп представителей ранее рассмотренных таксонов. Коксы педипальп сохраняют узкие заостренные *гнатобазы*, которые принимают активное участие в измельчении пищи. На дистальном конце каждой педипальпы располагается особый

присасывательный, или «клеякий» орган. В спокойном состоянии он свернут. В случае необходимости он выворачивается наружу и прикрепляется к поверхности субстрата или какого-нибудь объекта, например, к поверхности тела добычи. Наличие подобного образования позволяет использовать педипальпы и во время охоты, и при движении. Выполнению хватательной функции педипальпами, по-видимому, способствует и то, что на их голенях и коленных члениках рассоложены продольные ряды острых *когтевидных щетинок* (коротких и слегка изогнутых — на голенях, длинных и почти прямых — на пателлах).

Расположенные вплотную к педипальпам конечности 1-й пары ( $Pd_1$ ) непосредственного участия в локомоции не принимают — это еще одна пара «щупалец», которая дополняет работу педипальп. Такой функциональной специализации соответствует и их строение. Это самые тонкие, действительно щупиковидные придатки, которые у многих видов сольпуг имеют еще и неполный набор члеников. В их составе часто отсутствует тарзус. У виллов, у которых он все же имеется, он лишен коготков.

Следующие три пары ходных ног ( $Pd_2$ – $Pd_4$ ) используются для локомоции. Для сольпуг, также как для телифонов и амблипиг (см. с. 000, 000), характерна функциональная «шестиногость». По направлению назад размеры конечностей возрастают, а их строение усложняется. Последнее выражается в том, что некоторые членики дополнительно расчленяются. Прежде всего, это относится к вертлугам и тарзусам. При этом количество образующихся вторичных члеников варьирует в ножках разных пар. Так у видов рода *Galeodes* вертлуги ходных ног 2-й пары остаются нерасчлененными, а 3-й ( $Pd_3$ ) и 4-й ( $Pd_4$ ) пар разделяются на два четко обособленных членика ( $Tr_1$  и  $Tr_2$ ). В составе  $Pd_3$  эти вторичные членики еще очень короткие, а в составе  $Pd_4$  они заметно удлинены.

Дополнительно расчленяются и тарзусы ходных ног этих трех пар. Тарзусы  $Pd_2$  и  $Pd_3$  образуют по два вторичных членика, а тарзус  $Pd_4$  дает начало трем вторичным членикам (рис. 60). При этом тарзусы этих трех пар ножек силь-

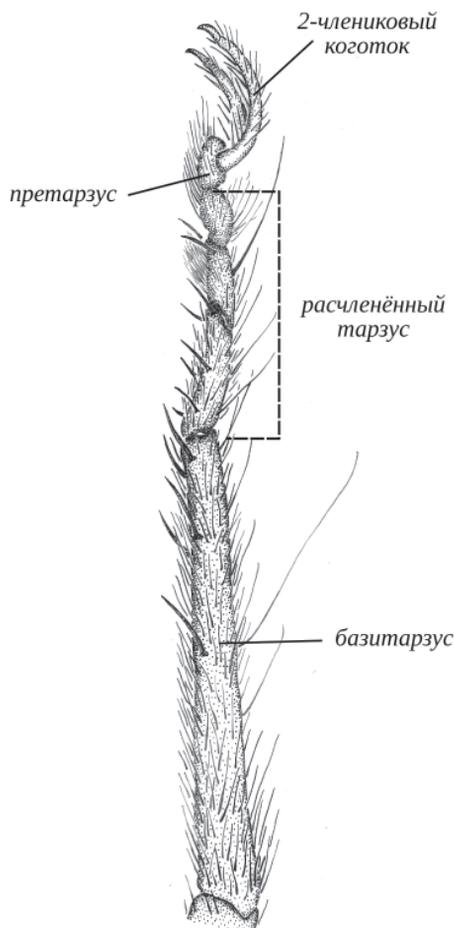


Рис. 60. Вторично расчлененный тарзус ходной ноги 4-й пары.

но опушены. Последнее относится и к очень своеобразно устроенным коготкам, которые расположены на *претарзусе*, или коготковом членике. Каждый *коготок* состоит из двух подвижно соединенных члеников — длинного основания и концевого короткого собственно «коготка». Основание несет два продольных ряда массивных шиповидных щетинок и многочисленные тонкие волоски<sup>55</sup>.

За просомой следует неразделенная на отделы опистосома. Несмотря на то, что она крупная и, на первый взгляд, четко обособлена, положение границы между двумя основными тагами является предметом дискуссии (см. выше). Соответственно, разные авторы насчитывают и разное количество сегментов в составе опистосомы (10 или 11). Нет единого мнения среди следователей и по поводу судьбы — первого сегмента опистосомы VII-O<sub>1</sub>, или предполового сегмента.

Эмбриологические данные однозначно свидетельствуют о том, что VII сегмент у развивающихся сольпуг закладывается и, более того, хорошо выражен. А вот, что сохраняется от него к концу развития, и какие структурные элементы соответствуют ему в теле взрослых сольпуг, чаще всего остается неясным. В большинстве своем авторы вообще не касаются этих вопросов, либо упоминают о них вскользь. Так, В. Н. Беклемишев (1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е, перераб. и доп. В 2-х томах. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964), подчеркивает, ссылаясь на данные эмбриологии, что VII сегмент у зародышей развит хорошо, у взрослых же «имеет по маленькому тергиту и стерниту» (с. 252). И при этом тут же добавляет, что «гомология склеритов этой части тела бихорок является спорной» (там же). К. Г. Михайлов в учебном пособии «Общая арахнология. Краткий курс. Ч. I. Введение. Малые отряды». (М.: МГУ, Т-во научных изданий КМК. 65 с.) отсчет опистосомальных сегментов начинает с полового сегмента, т. е. VIII сегмента тела. VII, или предполовой сегмент упоминается только как суженная связка между просомой и опистосомой. О судьбе же его склеритов и их локализации на теле взрослой сольпуги вообще ничего не сказано.

Если отвлечься от вопроса об общем порядковом номере сегмента, с которого начинается опистосома, то и в этом случае имеющиеся в литературе противоречия никоим образом не снимаются, ибо в качестве первого сегмента опистосомы разные авторы указывают различные сегменты (см. выше, рис. 56).

При последующем изложении материала мы будем придерживаться изложенной ранее традиционной точки зрения, согласно которой первый хорошо сохранившийся тергит опистосомы располагается над стернитом полового сегмента, а не над коксами ходных ног 4-й пары (см. выше, рис. 58).

В литературе, в первую очередь в учебной, часто подчеркивается, что тергиты и стерниты на сегментах опистосомы хорошо выражены. Это не совсем точно, ибо отчетливо различимы лишь границы между сегментами. Что же касается тергитов и стернитов, т. е. дорсальных и вентральных кутикулярных склеритов, то у сольпуг на опистосоме хорошо выражены только первые. Тергиты имеют вид относительно небольших трапециевидных пластинок, перекрывающих лишь незначительный участок поверхности сегмента. Остальная поверхность покрыта достаточно плотной, но все же эластичной кутикулой, которая не препятствует изменению объема опистосомы при совершении дыхательных движений (см. с. 000). В известной мере исключение представляет собой лишь половой сегмент

(VIII- $O_2$ ), на вентральной поверхности которого в области полового отверстия располагаются две жесткие склеротизованные пластинки (см. ниже).

Первый отчетливо различимый сегмент опистосомы — половой (VIII, или  $O_2$ ). На дорсальной стороне он глубоко вдается под задний край последнего просомального сегмента, причем его передний край заметно сужается и приобретает вид короткого стебелька. Никакого маленького тергита, о котором иногда упоминают в литературе (см. выше), в действительности в этой области нет.

Медиально на дорсальной стороне полового сегмента расположен небольшой, но отчетливо выраженный тергит, несущий относительно короткие, но мощные щетинки. Далее следуют еще два крупных сегмента (IX- $O_3$  и X- $O_4$ ), тергиты которых выделяются столь же отчетливо, как и на половом сегменте. Обычно в этой области опистосома достигает своей максимальной ширины. Ширина и длина последующих сегментов очень постепенно уменьшаются. Лишь самые последние сегменты резко сходят на нет, так что задний конец опистосомы кажется тупо срезанным. Тергиты сегментов, образующих заднюю половину опистосомы, выражены не столь отчетливо как на первых трех. Их положение в известной степени маркируют упоминавшиеся выше характерные щетинки, которые на остальной поверхности сегмента никогда не встречаются. Исключение составляют лишь самые последние сегменты (кроме анального — см. далее), небольшие тергиты которых действительно имеют вид маленьких, но четко очерченных склеритов.

С дорсальной стороны обычно удается рассмотреть 8, реже 9 сегментов, так как самый задний конец опистосомы часто бывает немного подогнут на вентральную сторону.

Со стороны брюшной поверхности вентральные склериты — стерниты, как уже говорилось выше, отсутствуют. Размеры сегментов уменьшаются по направлению к заднему концу тела.

Так же как и на дорсальной поверхности, первый отчетливо различимый сегмент с вентральной стороны — это половой сегмент, т. е. второй сегмент опистосомы (VIII- $O_2$ ) по общему счету. Между ним и коксами ходных ног последнего VI просомального сегмента имеется крошечный треугольный участок непигментированных и не подвергшихся склеротизации покровов, что характерно для подвижных сочленений сегментов или члеников конечностей. Возможно этот участок и представляет собой остатки вентральной части VII- $O_1$  сегмента, но никакого маленького стернита, иногда упоминаемого в литературе (см. выше), там нет.

Т. о., если придерживаться традиционных взглядов на природу склеритов в средней части тела сольпуг, то приходится признать, что предполовой VII- $O_1$  сегмент подвергся практически полной редукции. Если же принимать трактовку Милло и Вашона (см. выше), то тогда тергит, расположенный над коксами ходных ног 4-й пары ( $Pd_4$ ), действительно принадлежит первому сегменту опистосомы (VII- $O_1$ ) (рис. 56, Б), вентральная часть которого подверглась практически полной редукции.

На вентральной поверхности опистосомы расположены наружные отверстия половой, дыхательной и пищеварительной систем. Щелевидный *гонопор*

залегает на половом сегменте  $O_2$  и с боков прикрыт двумя латеральными, сильно склеротизованными створками.

Мощно развитая трахейная система сольпуг (подробнее см. ниже) открывается наружу несколькими *стигмами*, расположенными в разных участках тела. Первая пара стигм вообще локализуется на просоме в относительно широком промежутке между коксами ходных ног 2-й и 3-й пар ( $Pd_2$  и  $Pd_3$ )<sup>56</sup>. Они имеют вид двух поперечно расположенных валиков, немного выступающих над вентральной поверхностью.

Остальные пять стигм приурочены к опистосоме. На задней границе сегментов ( $IX-O_3$  и  $X-O_4$  в небольших углублениях залегают парные стигмы. Они приближены к средней линии тела. На задней же границе сегмента  $XI-O_5$  (медиально расположена еще одна непарная стигма)<sup>57</sup>.

На самом заднем конце тела находится щелевидное анальное отверстие. Анальный сегмент ( $XVII-O_{11}$ ) имеет вид небольшой овальной пластинки, со всех сторон окруженной кольцом сегмента  $XVI-O_{10}$  (рис. 57).

Расположенные на поверхности тела фаланг сенсорные структуры чрезвычайно разнообразны. Выше уже было сказано, что на переднем крае пропельтидия на глазном бугорке располагаются два относительно крупных медиальных глаза. Латеральные же глазки подвергаются сильной редукции и практически неразличимы. Вся поверхность тела сольпуги несет многочисленные и весьма разнообразные щетинки, которые различаются по своему внешнему виду — длине, толщине, степени упругости и т. п. На конечностях, в том числе и на концевых члениках педипальп присутствуют относительно короткие и жесткие когтевидные щетинки. Такие же массивные, но только прямые и длинные щетинки расположены на последующих члениках и педипальп и ходных ног 1-й пары ( $Pd_1$ ). Вторую группу составляют длинные, волосовидные гибкие щетинки. Они присутствуют на всех конечностях, но особенно длинные расположены на ходных ногах двух последних пар (длина некоторых таких щетинок вполне сопоставима с длиной члеников, к которым они приурочены). Собственно поверхность туловища опушена многочисленными тонкими и относительно короткими щетинками, на фоне которых выделяются приуроченные к тергитам группы тоже коротких, но более массивных щетинок. Очень характерны направленные вперед две щетинки, расположенные на глазном бугорке, около медиальных глаз. Считается что большая часть разнообразных щетинок, покрывающих тело сольпуг, выполняет сенсорную функцию.

Совершенно особые органы чувств расположены на коксах и вертлугах ходных ног 4-й пары ( $Pd_4$ ). Это так называемые *маллеолы*, или «ракетки» (см. рис. 57). Каждая маллеола имеет вид тонкой треугольной пластинки, сидящей на свободном конце узкого стебелька. Последний подвижно сочленен с покровами соответствующего членика конечности. По свободному краю маллеолы (иногда его называют «лезвием») располагаются многочисленные сенсиллы. По некоторым данным, их количество может достигать 70 тыс. и более. В литературе высказываются разные предположения, относительно функций этих органов. Одни

исследователи предполагают, что это хеморецепторы, функционально сходные с гребневидными органами скорпионов (см. с. 000), другие приписывают им функции виброрецепторов, способных воспринимать колебания грунта, вызываемые движением потенциальной жертвы.

У представителей разных таксонов количество маллеол варьирует от 2 до 5 пар. Виды рода *Galeodes* и близкородственные формы обладают 10 маллеолами — по две «ракетки» несут коксы и первые вертлужные членики ( $Tr_1$ ), по одной — вторые вертлужные членики ( $Tr_2$ ).

*Galeodes* sp. и др. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.): Solifugae (отр.): Galeodidae (сем.)].

По современным данным, таксон Solifugae включает 1100 видов. Распространены сольпуги достаточно широко. Их можно встретить на всех материках, кроме Австралии и Антарктиды, правда приурочены они в основном к регионам с теплым и засушливым климатом. В большинстве своем это типичные обитатели аридных биотопов — степей, заросших мелким кустарником (scrub), полупустынь и даже пустынь. Встречаются они и в гористых местностях, правда, высоко в горы они не поднимаются. Наряду с этим среди сольпуг есть обитатели лесов и лугов.

По большей части, это сумеречные и ночные животные, избегающие дневного света. Но и в этом случае встречаются исключения. Одно из своих названий — «солнечные пауки» (sun spiders) они получили благодаря тому, что есть виды, активность которых проявляется в дневное время при ярком солнечном свете.

Сольпуги — очень активные животные. Они быстро бегают даже по неровному грунту. Есть данные, что на небольших расстояниях они способны развивать скорость до 16 км/час. Сольпуги легко поднимаются по вертикальным поверхностям и могут прыгать подобно кузнечикам. Для движения они используют только шесть ходных ног ( $Pd_2$ – $Pd_4$ ), лишь изредка помогая себе педипальпами. При этом обычно в ход идут расположенные на этих придатках присасывательные органы (см. выше). Значение последних возрастает при движении по вертикальным поверхностям, которые сольпуги легко преодолевают. Обычно же педипальпы немного разведены, приподняты над субстратом и направлены вперед и в стороны — настоящая антенна радара, сканирующая пространство перед быстро передвигающимся организмом. Что же касается ходных ног 1-й пары ( $Pd_1$ ), то бегущая сольпуга очень часто ощупывает ими находящийся перед ней субстрат.

Сольпуги чрезвычайно прожорливы. Большую часть времени они активно охотятся. Добычей мелких форм чаще всего становятся различные наземные насекомые, многоножки, наземные раки (в частности мокрицы) и разнообразные арахниды. Крупные формы, если появляется такая возможность, охотятся и за небольшими позвоночными животными — ящерицами, змеями, различного рода грызунами и т. п.

Присутствие и местоположение потенциальной добычи фаланга определяет с помощью педипальп. Не исключено, что в обнаружении жертвы определенную роль играют и крупные медиальные глаза. По некоторым данным, фалангам свойственно предметное зрение. Основным оружием нападения на жертву служат огромные клешневидные хелицеры. Правда, в захватывании и удержании добычи принимают участие и педипальпы. Этому способствует наличие на их свободных концах упоминавшихся выше присасывательных органов и острых когтевидных шпиков.

Схваченная добыча измельчается и перемалывается хелицерами, которые снабжены массивными и острыми зубцами. Определенное участие в этом процессе принимают и гнатобазы кокс педипальп. Если добыча крупная, хищник держит ее педипальпами,

а острыми и слегка изогнутыми концами хелицер отрывает от нее небольшие кусочки. Одновременно из ротового отверстия выделяется значительное количество жидкости, содержащей активные пищеварительные ферменты — у фаланг, как и у подавляющего большинства остальных паукообразных, имеет место внекишечное переваривание пищи.

При встрече с врагом, который может представлять потенциальную опасность, сольпуги не пытаются сразу же ретироваться в ближайшее укрытие, а демонстрируют агрессивность. Они широко разводят педипальпы, приподнимают просому так, что мощные хелицеры обращены вверх и, используя связанный с последними стридуляционный аппарат, издадут резкие звуки.

В периоды снижения поведенческой активности (у разных видов, как уже было сказано выше, это может быть либо дневное, либо ночное время суток) фаланги укрываются в норках. Для разрыхления плотного грунта используются мощные хелицеры, а вот измельченный грунт отбрасывается в сторону с помощью ходных ног. Представители одних видов каждый раз выкапывают себе новую норку, других же — одну норку используют многократно. Есть фаланги, которые предпочитают какие-то естественные укрытия и даже чужие норки.

Активный образ жизни в сочетании с исключительной прожорливостью сольпуг требует поддержания высокого уровня обменных процессов. По-видимому, именно этим обстоятельством и обусловлено мощное развитие трахейной системы сольпуг, которая очень напоминает трахейную систему насекомых. Изолированные друг от друга ситовидные трахеи (см. с. 000), свойственные представителям других таксонов паукообразных (ложноскорпионы, паразитиформные клещи, пауки) полностью заменяются единой системой мощных продольных стволов, от которых отходят многочисленные ответвления к внутренним органам. Сходство с насекомыми усиливается еще и тем, что сольпуги — единственная группа среди Arachnida — способны совершать энергичные дыхательные движения, обеспечивающие эффективную вентиляцию дыхательной системы. Этим обстоятельством в значительной мере и обусловлена упоминавшаяся ранее слабая склеротизация покровов опистосомы.

Половое поведение сольпуг весьма разнообразно, но одна тенденция в пределах рассматриваемого таксона проявляется отчетливо. Это постепенный переход от наружно-внутреннего (сперматофорного) оплодотворения фактически к настоящему внутреннему.

Половой диморфизм у сольпуг выражен довольно слабо и, главное, в разной степени у разных видов. Самцы часто несут на своих хелицерах упоминавшиеся ранее флагеллулы. Кроме того, они, как правило, немного уступают самкам в размерах. А вот педипальпы и ходные ноги у самцов часто длиннее, чем у самок.

Сам ритуал спаривания у сольпуг протекает несколько иначе, чем у представителей ранее рассмотренных таксонов. Длительная подготовка, описанный ранее «*gromenade a deux*» — ничего этого у сольпуг фактически нет. Готовый к спариванию самец находит самку по запаху, используя для этого свои педипальпы, несущие на поверхности среди прочих сенсилл и специализированные дистантные хеморецепторы — органы обоняния. Далее следует короткое, но весьма энергичное «ухаживание». Самец, удерживая самку, похлопывает и поглаживает ее, прижимается к ней своей генитальной областью. И без того с самого начала малоактивная самка окончательно падает в состояние ступора. Такую бездвиженную самку самец рывком укладывает на бок, но чаще, переворачивает на спину. После этого и начинается собственно осеменение самки. У разных видов сольпуг оно протекает немного по-разному. У более архаичных форм передача спермы осуществляется с помощью сперматофора, хотя и в этих случаях все активные действия выполняет самец. Последний хелицерами у лежащей на боку или на спине самки открывает створки гонопора. После этого он выделяет на поверхность грунта небольшой круглый сперматофор со слизистыми

стенками, сразу подхватывает его хелицерами и вводит в открытый гонопор самки. Завершив эту операцию, он сам же закрывает створки гонопора самки.

Самцы более специализированных видов передают семенную жидкость самкам непосредственно, без участия сперматофора. Строго говоря, этот прямой перенос спермы (digest sperm transfer) можно рассматривать как последний шаг в сторону появления настоящего внутреннего оплодотворения.

После завершения осеменения роли меняются. Самка довольно быстро приходит в себя и начинает проявлять активность. Самцы обычно стараются ретироваться до этого момента, ибо самки, испытывающие острое чувство голода после спаривания, начинают активно охотиться, и самец может оказаться ее первой жертвой. Утолив голод, самка вырывает норку, в которую откладывает в зависимости от видовой принадлежности от 50 до 200 яиц. Обычно самки бдительно охраняют развивающееся потомство и не покидают его.

Сольпугам присущи элементы яйцеживорождения — развитие зародышей начинается еще в половых протоках самки. В результате отложенные яйца содержат почти сформированные эмбрионы, которые очень быстро завершают свое формирование и покидают яйцевые оболочки. Однако, как и у некоторых других паукообразных, из яйца вылупляется «предличинка», или «постэмбрион» (post-embryo) — неподвижный организм с тонкой гладкой и прозрачной кутикулой и лишенный внешних проявлений метамерного строения. Развитие на этой стадии в среднем занимает от 2 до 3 недель. В результате очередной линьки на свет появляются миниатюрные, но вполне сформированные, подвижные ювенили. Обычно их называют нимфами.

Данные о последующем развитии фаланг противоречивы и недостаточно точны. В некоторых источниках указано, что до достижения половой зрелости сольпуги проходят 9–10 нимфальных возрастов. Общая продолжительность жизни сольпуг, по весьма приблизительным оценкам, составляет не менее 5–6 лет. Есть некоторые основания предполагать, что у разных видов эти цифры заметно варьируют.

Палеонтологическая история сольпуг исключительно бедна. Наиболее ранняя находка организма, которого предположительно сближают с сольпугами, датируется 330 млн. лет (девон). Это обнаруженная в Польше *Scheidarachne saganii*. С современными сольпугами их сближает наличие больших хелицер. Бесспорный представитель таксона Solifugae на 25 млн. лет моложе. Жившая в каменноугольном периоде *Prosolpuga carbonaria* найдена в США (штат Иллинойс). Еще одна находка — *Cratosolpuga wunderlichi* из Бразилии — датируется меловым периодом (115 млн. лет).

## ARANEI (отряд)

### **ОБЪЕКТ — внешняя морфология паука *Araneus* sp. (*diadematus*) (рис. 61–63)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые доступные виды пауков, однако наиболее предпочтительным объектом являются виды р. *Araneus* и, в частности, паук-крестовик. Крупные размеры и слабая опушенность поверхности тела позволяют студентам относительно легко манипулировать объектом и изучать детали его внешнего строения. Студентам на руки выдают спиртовой раздаточный материал, при работе с которым необходимо использовать бинокуляры. Паука с удаленными ходными ногами и распложенного боком можно выставить демонстрационно под бинокулярном. Для детального знакомства с вентральной поверхностью паука следует расчленить по стебельку, чтобы просома и опистосома не перекрывали друг друга. Обе тагмы, обращенные вентральной стороной вверх, выставляют под бинокулярном на демонстрацию.

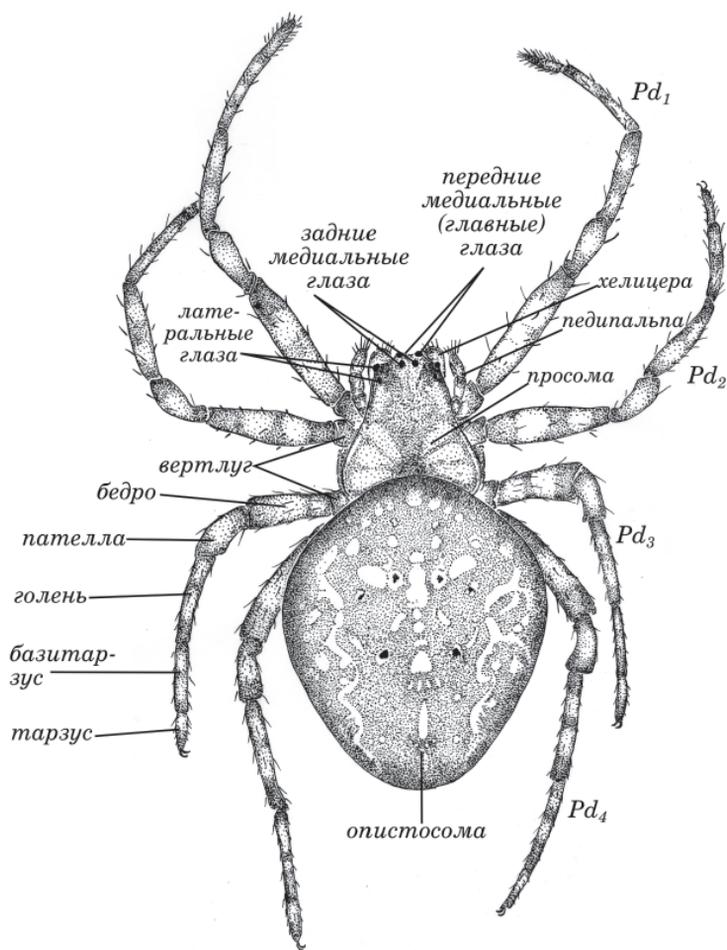


Рис. 61. Паук *Araneus diadematus*, самка. Вид с дорсальной стороны.

Студентам необходимо зарисовать общий вид паука с дорсальной стороны и по отдельности просому и опистосому — с вентральной.

Тело паука отчетливо разделено на две тагмы — *просому* и *опистосому*. Обе тагмы соединяет узкий подвижный *стебелек* — *petiolus*. Просома не столь массивна как опистосома и при рассмотрении сверху имеет грушевидную форму. Ее передний конец уже, чем задний. В дорсо-вентральном направлении просома заметно уплощена. Как и у остальных хелицерных, просома образована шестью сегментами. Все они полностью интегрированы в единое целое.

Со стороны дорсальной поверхности просома прикрыта единым щитом — *пелтидием*, который лишен внешних признаков метамерии. По переднему краю пелтидия расположены глаза. Их всего 8. Одна пара расположена практи-

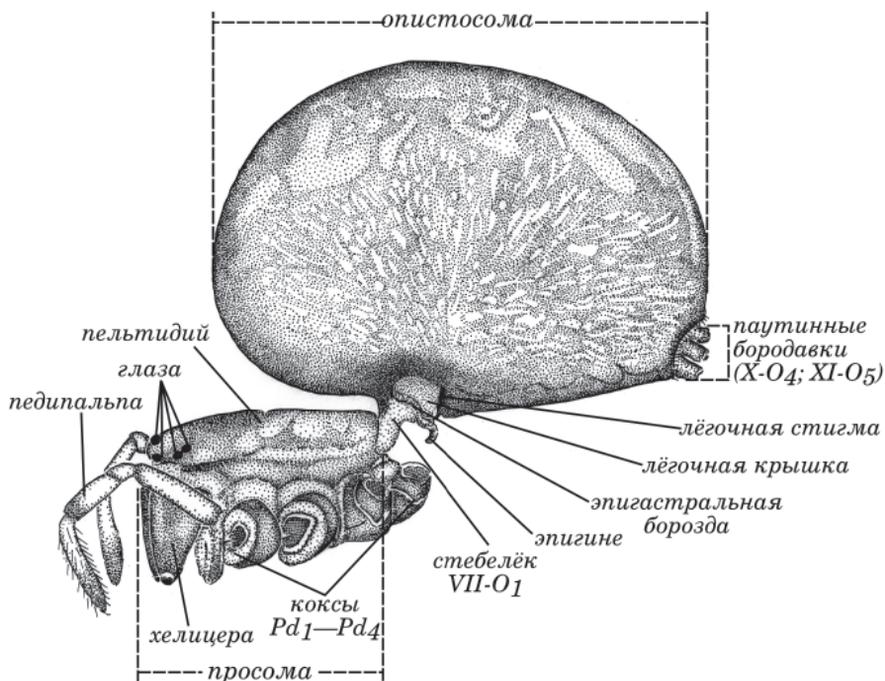


Рис. 62. Паук *Araneus diadematus*, самка. Вид сбоку.  
Ходные ноги удалены до вертлугов.

чески на переднем крае пельтидия — это *медиальные глаза*. Три остальные пары, образующие две плавные латерально расположенные дуги, представлены *латеральными глазами* (о некоторых особенностях зрения пауков подробнее см. с. 000). Срединная часть вентральной поверхности прикрыта одной довольно крупной пластинкой — *стернумом*. Последний представляет собой результат слияния стернитов сегментов ходных ног. Спереди от стернума расположена еще одна небольшая пластинка, которую часто называют нижней губой, или «лабиумом». Никакого отношения к нижней губе (лабиуму) сложного ротового аппарата Hexaroda (см. с. 000) этот склерит не имеет. По своему происхождению это стернит сегмента педипальпы (II просомального сегмента). Перед нижней губой расположены остальные элементы «ротового аппарата» паука. В его состав, кроме нижней губы входят *гнатобазы педипальпы* (см. ниже), образующие боковые стенки предротовой полости, и крупный, мясистый *рострум*, или *верхняя губа* (лабрум), спереди прикрывающая только что упомянутую полость, и расположенный на ее дне очень узкий рот.

Боковые участки вентральной поверхности просомы прикрыты массивными коксами ходных ног. Между коксами сохраняются хорошо выраженные участки гибкой, несклеротизованной кутикулы.

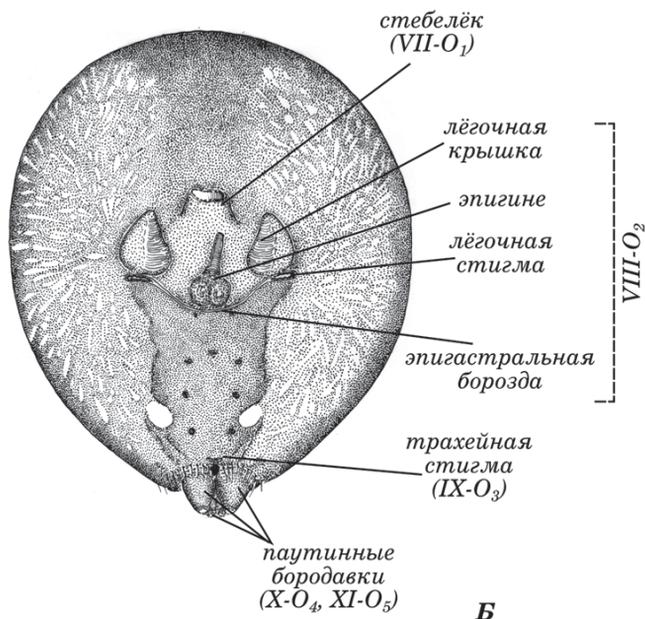
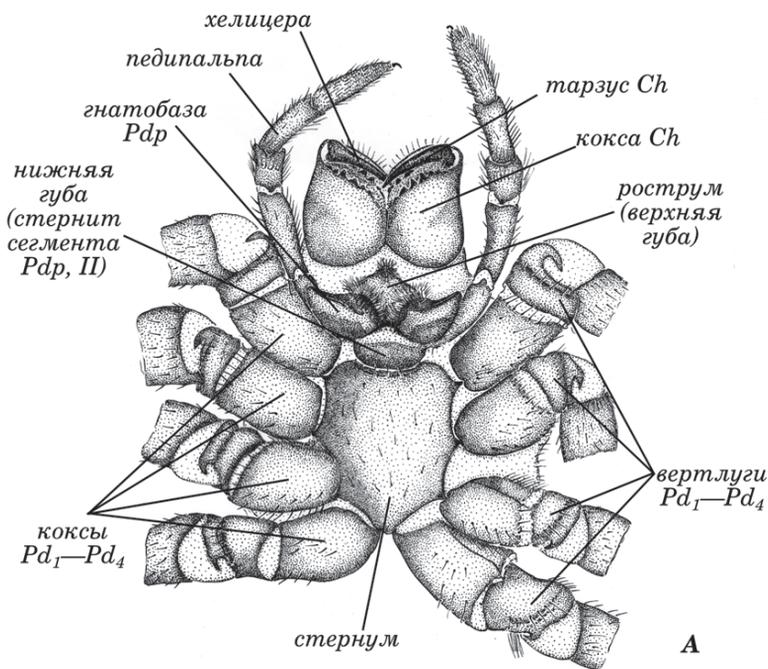


Рис. 63. Паук *Araneus diadematus*, самка. Вид с вентральной стороны. А — просома (хелицеры сильно отогнуты вперед); Б — опистосома.

Просома пауков несет стандартный для хелицеровых набор конечностей: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходных ног ( $Pd_1-Pd_4$ ).

Состоящие всего из двух члеников *хелицеры* представляют собой типичные подклешни (см. с. 000). Массивный основной членик хелицеры, или *кокса* направлен вниз. На нем дистально располагается заостренный на конце когтевидный членик — *тарзус*, или подвижный палец хелицеры. В спокойном состоянии он, как в настоящей подклешне, подогнут к основному членнику и располагается в продольной бороздке на поверхности последнего. Вся эта конструкция чрезвычайно напоминает складной перочинный нож. По краям бороздки, ограничивая ее с боков, располагаются два параллельных ряда острых конических зубцов.

На теле паука хелицеры располагаются так, что их подвижные пальцы обращены навстречу друг другу. Соответственно, отгибаться и возвращаться в исходное положение они могут лишь в плоскости, перпендикулярной продольной оси тела. Такое положение хелицер, свойственное высшим аранеиморфным паукам, к числу которых и относится паук-крестовик, называется лабидогнатным, или диаксиальным.

Следующая пара конечностей — *педипальпы*. Внешне они напоминают ходные ноги, но отличаются от последних неполным набором члеников и заметно меньшими размерами. Еще одна специфическая особенность педипальп, отличающая их от остальных ходных ног, это присутствие на их не очень крупных коксах массивных *гнатобаз* (эндитов), которые с боков ограничивают предротовую или буккальную полость. Сами коксы при этом часто не видны, так как гнатобазы их практически полностью прикрывают. Далее следует характерный для паукообразных набор члеников (вертлуг, бедро, пателла, голень). Дистальное положение в педипальпе занимает всего один членник — тарзус, несущий на своем свободном конце одиночный коготок. Базитарзус в составе педипальп отсутствует.

Ходные ноги паука в отличие от педипальп состоят из 7 члеников. Вслед за массивной *коксой* располагается короткий кольцевидный *вертлуг* (трохантер) с хорошо выраженной поперечной бороздой и характерным крючковидным выростом на переднем крае. Далее следует длинное *бедро*, короткая, и слегка изогнутая *пателла* (коленный членник) и длинная и узкая *голень*. Концевой отдел ходной ноги образуют два членника — *базитарзус* и *тарзус*. Последний несет два коготка и расположенный медиально эмподиум. Последний у паука-крестовика имеет вид крючковидно изогнутого дополнительного коготка.

С просомой подвижно сочленена массивная опистосома. Эту подвижность обеспечивает сильно модифицированный VII сегмент — первый сегмент опистосомы ( $O_1$ ), превратившийся в узкий и гибкий *стебелек*, или петиолус. Последующие сегменты (начиная с  $VIII-O_2$ ) у высших пауков, к которым и относится паук-крестовик, полностью сливаются и образуют единый массивный отдел яйцевидной формы. Его дорсальная поверхность выпуклая, тогда как вентраль-

ная — заметно уплощена. Именно этот отдел в литературе часто называют опистосомой, хотя, строго говоря, это только часть последней<sup>58</sup>.

Опистосома практически полностью лишена склеритов. Типичные тергиты и стерниты отсутствуют. Лишь в области расположения легочных книжек располагаются две блестящие кутикулярные пластинки, получившие название *легочных крышек*. У самок, немного отступя назад, но медиально расположена основная пластинка женского полового аппарата (см. ниже). У самцов складки кутикулы, ограничивающие гонопор, также подвергаются локальной склеротизации. Кроме того, на самом заднем конце опистосомы, в области анального бугорка залегают несколько узких склеритов (см. ниже). Вся остальная поверхность опистосомы одета мягкой, эластичной кутикулой<sup>59</sup>.

Опистосома пауков сохраняет несколько пар видоизмененных мезосомальных конечностей, что хотя бы частично помогает определить сегментарный состав этой тагмы. Как уже было сказано выше стебелек — это VII сегмент, т. е. 1-й сегмент опистосомы ( $O_1$ ). На некотором расстоянии от него вентральную поверхность опистосомы в поперечном направлении пересекает дуговидно изогнутая бороздка, или *эпигастральная борозда*. На концах этой борозды залегают две щелевидные *стигмы*, ведущие в легкие. Сами легочные книжки прикрыты уже упоминавшимися ранее плотными склеритами — легочными крышками.

В средней части эпигастральной борозды расположено половое отверстие. У самцов оно имеет вид простой поперечной щели. У самок же с гонопором связан сложный копулятивный аппарат — *эпигине*. При наружном осмотре хорошо различимы основание в виде склеротизованной пластинки с парными утолщениями по краям и трубчатый придаток.

Дистальные отделы половой системы самки устроены достаточно сложно. Для того чтобы детально его изучить, необходимы специальная препаровка и изготовление отдельного препарата, что в рамках обычного лабораторного занятия осуществить невозможно. Вздутые латеральные участки основной пластинки содержат семяприемники и сопутствующие им железы. Каждый семяприемник открывается наружу самостоятельным отверстием, распложенным здесь же на основной пластинке. Через эти отверстия во время спаривания и осуществляется осеменение самки (подробнее см. с. 000). Узкие, так называемые оплодотворительные каналы соединяют семяприемники с медиально расположенной маткой. Оплодотворенные яйца из полового отверстия (первичный гонопор) поступают в углубленную среднюю часть эпигастральной борозды, а уже оттуда выводятся наружу. Место выхода яиц, так называемый вторичный гонопор, при наружном осмотре увидеть не удастся, так как оно прикрыто основной пластинкой. Функция трубчатого придатка, стенки которого содержат кольцевые склеротизованные элементы, не очень ясны. Долгое время считали, что он выполняет функцию яйцеклада, сейчас же ему часто приписывают участие в процессе спаривания.

Область расположения полового аппарата и эпигастральной борозды — это половой сегмент, или *VIII-O<sub>2</sub>*. Соответственно и расположенные на концах эпигастральной борозды легочные книжки с ведущими в них стигмами представляют собой модифицированные мезосомальные конечности этого сегмента.

Далее назад, на некотором расстоянии от эпигастральной борозды и ближе к заднему концу тела расположено короткое щелевидное отверстие — *трахейная стигма*. Последняя ведет в небольшое преддверие, от которого берут начало две пары относительно просто устроенных трубчатых трахей. Считается, что трахейная система принадлежит IX- $O_3$  сегменту.

Уже практически на самом заднем конце опистосомы, слегка субтерминально расположен комплекс *паутинных бородавок*. У паука-крестовика их 6. Они образуют компактную группу. Четыре более крупные бородавки образуют пары, расположенные одна за другой — соответственно передние и задние бородавки. Между задними бородавками вклиниваются еще две маленькие так называемые внутренние бородавки. Кроме того, в передней части всего этого комплекса, между основаниями бородавок первой пары расположена небольшая папилла, или колюлус.

Паутинные бородавки, в первую очередь передние и задние, двучликовые. Каждая состоит из относительно массивного основного членика, имеющего коническую форму, и концевого маленького членика. Между этими члениками сохраняется узкая зона мягкой сочленовной кутикулы. По общему мнению, эти сохранившие членистость придатки представляют собой сильно модифицированные мезосомальные конечности X- $O_4$  и XI- $O_5$  сегментов.

Таким образом, наличие в составе опистосомы первых пяти сегментов VII- $O_1$ —XI- $O_5$  не вызывает сомнений. Судьба последующих опистосомальных сегментов не столь ясна. Непосредственно за комплексом паутинных бородавок расположен анальный бугорок. При рассматривании паука со стороны вентральной поверхности он обычно не виден, так как полностью прикрыт паутинными бородавками.

Для того чтобы продемонстрировать особенности строения анального бугорка отделенную опистосому или только ее задний конец следует расположить в препаровальной ванночке не горизонтально, а почти вертикально. При этом станут отчетливо видны весь комплекс паутинных бородавок и собственно самый задний конец тела.

Анальный бугорок имеет вид небольшого уплощенного конуса, рассеченного двумя поперечными складками. Наличие этих складок придает ему членистый вид. На этих трех «члениках» сохраняются склеротизованные кутикулярные пластинки. На основном и последнем члениках эти пластинки расположены только на дорсальной стороне и напоминают настоящие, только очень маленькие тергиты. На промежуточном членике этот склерит образует сплошное кольцо, как это бывает на метасомальных сегментах других паукообразных (см., например, с. 000).

Собственно последний членик — это анальный сегмент, на вентральной поверхности которого и расположено щелевидное анальное отверстие.

Таким образом, организация самого заднего конца опистосомы аранеиморфных пауков не дает ответа на вопрос о ее сегментарном составе. Упомянувшиеся ранее архаичные членистоногие пауки Mesothelae, или Liphistiomorphae обладают 12-члениковой описто-

сомой, включающей и стебелек (VII-O<sub>1</sub>). Об этом однозначно свидетельствует наличие 10 хорошо выраженных тергитов, принадлежащих сегментам VIII-O<sub>2</sub>—XVII-O<sub>11</sub>. Последний анальный сегмент (XVIII-O<sub>12</sub>) выдается сзади в виде крошечного анального бугорка. Это максимально возможный набор сегментов, известный у пауков. Таким образом, по сравнению со скорпионами, пауки утратили последний метасомальный (XIX-O<sub>13</sub>) сегмент.

Выше уже было сказано, что признаки метамерии у представителей Mesothelae на вентральной поверхности опистосомы выражены не столь отчетливо, так как стерниты отсутствуют. Тем не менее, положение паутинных бородавок (сегменты X-O<sub>4</sub>, XI-O<sub>5</sub>) у этих пауков примерно посередине длины опистосомы (между ними и задним концом опистосомы остается значительный участок вентральной поверхности) однозначно свидетельствует о том, что материал «постбородавочных» сегментов принимает участие в формировании задней половины вентральной части опистосомы.

В противовес сказанному, у высших аренеиморфных пауков (Araneomorphae) паутинные бородавки расположены субтерминально на заднем конце тела, непосредственно перед анальным бугорком. Уже одно это позволяет предполагать что значительная часть материала «постбородавочных» сегментов подвергается сильной редукции и не сохраняется в составе тела взрослых пауков. Сказанное в известной мере подтверждается и эмбриологическими данными. В процессе развития членистоногих пауков закладываются все 12 сегментов опистосомы. Внешнее проявление этого хорошо выражено и у полностью сформированных особей. Что же касается Araneomorphae, то, согласно имеющимся данным, их эмбриональное развитие сопровождается отчетливой закладкой только части сегментов опистосомы — не более 7, 8, в число которых входит и последний анальный сегмент (XVIII-O<sub>12</sub>). При этом указывают, что XII и XIII сегменты в составе опистосомы высших пауков представлены только соответствующими сегментарными ганглиями — невротерами, полностью интегрированными в состав подглоточной нервной массы, а последующие сегменты (XIV—XVII, или O<sub>8</sub>—O<sub>11</sub>) вообще выпали не только из состава тела завершившего свое развитие организма, но даже и из его онтогенеза. Тем не менее, никто не отрицает, что исходно тело пауков состояло из 18 сегментов (6:12).

*Araneus diadematus*. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.), Aranei (отр.): Araneomorphae (подотр.): Araneidae (сем.)].

По современным данным, таксон Aranei, или пауки насчитывает свыше 42 000 видов, хотя, скорее всего, эти сведения весьма далеки от исчерпывающей полноты. Среди Паукообразных это самый крупный таксон, демонстрирующий все признаки серьезного эволюционного успеха. Об этом, прежде всего, свидетельствует чрезвычайно широкое географическое распространение пауков — за исключением Антарктиды их можно обнаружить на всех континентах. Отсутствует и жесткая привязка к тропикам и субтропикам, что свойственно многим другим паукообразным. Конечно, разнообразие пауков в регионах с теплым климатом выше, но встретить их можно и в районе Магадана, и в Мурманской области.

Биологическая пластичность пауков проявляется еще и в том, что они освоили очень широкий круг экотопов самого разного свойства. Фактически они не смогли приспособиться лишь к существованию в море. Но в пресные воды они проникли, правда, всего один вид (*Argyroneta aquatica*). Зато наземные места обитания они заселили очень широко — лес (от северной тайги до амазонской сельвы и влажных тропических лесов Африки и Южной Азии), луга, степи и даже пустыни, где температура может подниматься до 70 °C и выше. Столь же успешно они осваивают пространство и по вертикали — от подстилки и поверхности грунта до крон самых высоких деревьев, поселяясь при этом и во всех промежуточных ярусах. Некоторые пауки даже приобрели способность к полету, правда, пассивному — в молодом возрасте они используют воздушные течения для расселения.

Большинство исследователей единодушны в том, что предпосылкой для этого успеха стала приобретенная пауками на ранних этапах становления группы так называемая паутиная деятельность. Более того, эволюция пауков — это, прежде всего, эволюция их паутиной деятельности. Они проделали сложный путь — от плетения простейших яйцевых коконов и неказистых логовищ до создания изящных и крайне эффективных паутинных построек. Это и огромные ловчие сети, и разные типы воздушных колоколов, которые создает паук-серебрянка (уже упоминавшаяся выше *Argyroneta aquatica*). Но паутиная деятельность не ограничивается только созданием совершенных ловушек и укрытий. Паутиная нить — это и надежный драглинь, своего рода направляющая нить, которая позволяет контролировать и удерживать курс движения. Для маленьких паучков — это планер-парашют, обеспечивающий возможность перемещения по воздуху на значительные расстояния. Очень важную роль создание тех или иных паутинных конструкций (в частности сперматической сеточки) играет в брачном поведении пауков (см. ниже).

Паутиная деятельность ни в коей мере не ограничивает разнообразия поведения пауков. В значительной мере условно пауков можно разделить на две большие группы, представители которых существенно различаются по образу жизни. Одну группу составляют так называемые бродячие пауки. Большую часть времени они перемещаются с места на место в поисках потенциальной добычи. Даже в период размножения они не создают никаких сложных построек — паутинный кокон с находящимися внутри развивающимися яйцами самка таскает с места на место в своих хелицерах.

Вторую многочисленную группу составляют пауки, ведущие оседлый образ жизни. Важную роль в их поведении играют строительные инстинкты. В первую очередь, сюда относятся пауки, роющие норки. Одни виды пауков используют их как временное убежище, другие же — как более или менее постоянное жилище. Конструктивное разнообразие норок очень велико — от самых простых, практически никак не обработанных углублений и ямок в грунте, до весьма сложных подземных ветвящихся галерей с запасными выходами. Стенки таких построек тщательно обрабатываются и выстилаются паутиной. Многие пауки над входом в норку создают из грунта и паутины еще и сложные наземные «преддверия», которые используются и как защитные образования, и как элементы ловчих приспособлений. Для рытья норок пауки используют свои мощные хелицеры.

Паутинные постройки не менее разнообразны, нежели норки. С одной стороны, это различного рода логовища, в которых паук находит себе укрытие, с другой же, — различные ловчие приспособления. Одни виды создают жилые постройки в виде паутинных трубок, в стенки которых часто вплетаются частицы грунта, растительного детрита и т. п. Другие ткют плотные пологи, различной формы колпачки и т. д. Иногда создаются специальные убежища. Развивающиеся особи строят временные логовища для линьки. Специальные убежища создаются пауками и для зимовки. Так, зимующая под водой серебрянка (*Argyroneta aquatica*) находит подходящую пустую раковину брюхоногого моллюска, оплетает ее изнутри паутиной и заполняет воздухом, забирается внутрь и плотной паутиной крышечкой запечатывает устье раковины. В таком специальном зимовальном колоколе серебрянка и проводит всю зиму на дне водоема. Пример паука-серебрянки особенно показателен. Он наглядно демонстрирует, как с помощью паутиной деятельности паук модифицирует окружающую его среду, делает ее пригодной для своего существования. Живущие под водой серебрянки, сохранили все основные морфологические и физиологические особенности, присущие наземным паукам и, в том числе, дыхание атмосферным воздухом и внекишечное пищеварение. Для реализации этих функций в водоеме они создают из паутины специальные воздушные колоколы, заполненные атмосферным воздухом, который они доставляют под воду небольшими порциями на поверхности собственного тела. Причем постройки эти (жилой колокол, яйцевой колокол, уже

упоминавшийся выше зимовальный колокол) различаются, так как предназначены для разных целей.

Важное место в паутиной деятельности пауков занимает создание ловчих приспособлений. Самый простой вариант — сигнальные нити. От норки или логовища, в котором находится паук, в разные стороны натянуты тонкие нити, задевая которые потенциальная жертва подает сигнал поджидающему ее хищнику. Усложнение этого рода паутиной деятельности приводит к появлению самых разнообразных ловушек. Это и продолжение на грунте трубчатой выстилки норки, и воронковидные ловушки, и рыхлые неправильной формы сети, работающие как рыболовная сеть-путанка, и различного рода горизонтально натянутые тенты. Но самой совершенной ловчей конструкцией пауков, несомненно, являются колесовидные тенета, которые прядут пауки-кругопряды. К числу последних относится и рассмотренный выше *Araneus diadematus*.

Совершенствование паутиной деятельности сопровождалось общим усложнением поведения пауков, что невозможно без соответствующих изменений в организации нервной системы, органов чувств, интенсификации обменных процессов и т. д., и т. п.

Пауки — активные и очень прожорливые хищники. Пищевой рацион их чрезвычайно разнообразен. Это и самые разные наземные членистоногие, в первую очередь насекомые, реже дождевые черви и наземные моллюски. Крупные тропические пауки охотно поедают мелких позвоночных животных — амфибий, рептилий (ящериц и молодых змей) и даже маленьких птиц и грызунов. Многие пауки — плотоядные полифаги, но встречаются среди них и настоящие стенофаги, специализирующиеся на каком-то одном типе пищи. И лишь один единственный вид *Bayheera kipligi* перешел к питанию растительной пищей.

По способу добывания пищи пауки довольно отчетливо разделяются на две группы. К первой относятся формы, не создающие постоянных паутиных построек. Это упоминавшиеся ранее бродячие пауки, которые все время активно рыщут в поисках добычи, преодолевая иногда довольно значительные расстояния. При этом они демонстрируют элементы поведения, свойственные поджидающим хищникам. Подкараулив будущую жертву, паук одним, двумя прыжками настигает ее и быстро умерщвляет укусами хелицер. Представители некоторых видов (но далеко не всех) пойманную жертву оплетают паутиной. А вот пауки, ведущие «оседлый» образ жизни — это настоящие поджидающие хищники. Правда, они не маскируются в естественных укрытиях, чутко наблюдая за всем, что происходит вокруг, а спокойно сидят в своих логовищах, ожидая сигнала от ловчих паутиных построек, будь то простая сигнальная нить или колеблемая бьющейся жертвой совершенная колесовидная сеть. Как только сигнал достигает охотника, он немедленно устремляется к жертве, иммобилизует ее, либо действием парализующего яда, впрыскиваемого в тело добычи хелицерами, либо плотно оплетая еще подвижную добычу паутиной, либо используя и то, и другое. Паук-серебрянка, например, пойманную добычу (водяных осликов — равноногих рачков *Caecidothea* (= *Asellus*) *aquaticus*, личинок насекомых и т. п.), затаскивает в свой жилой колокол, ложится на спину и, не торопясь, ее пожирает.

Паукам, как и подавляющему большинству остальных паукообразных, свойственно внекишечное пищеварение. Обработка пищи протекает в предротовой полости, куда поступает отрыгиваемая через рот смесь пищеварительных ферментов. В дроблении пищевой массы активно участвуют и хелицеры, и гнатобазы педипальп. В пищеварительный тракт паука поступает только жидкая фракция, содержащая лишь самую мелкодисперсную взвесь. Соответствующие фильтры из густо расположенных щетинок на гнатобазах педипальп и в глотке пропускают частицы, размеры которых не превышают 1 мкм.

Приобретение сложного поведения невозможно без соответствующих прогрессивных изменений всего организма. Сказанное относится ко многим системам органов пауков. Серьезные изменения уже в пределах самого таксона *Aranei* претерпевают органы дыха-

ния. У примитивных членистоногих и мигаломорфных пауков они представлены двумя парами легких. Среди *Aganemoorphae* четыре легочные книжки встречаются у представителей лишь одного семейства. У подавляющего же большинства аранеоморфных пауков, к числу которых относится и рассмотренный выше *Araneus diadematus*, задняя пара легких заменяется трахеями. Трахеи эти еще очень примитивны — они представляют собой две пары простых, неветвящихся трубочек, выстланных очень тонкой кутикулой, и лишенных опорной спиральной нити. Обе пары берут начало от общего преддверия, которое открывается наружу стигмой, расположенной на IX-O<sub>3</sub> сегменте. Трахеи, занимающие латеральное положение, — это всего лишь сильно модифицированные легочные мешки. А вот трахеи второй пары, занимающие медиальное положение, — это новообразование. Они сформировались из совершенно других зачатков.

Эволюционный процесс замены легочных мешков трахеями на этом не останавливается. У представителей нескольких таксонов аранеоморфных пауков (*Conopridae* и др.) и первая пара легочных мешков, принадлежащих VIII-O<sub>2</sub> сегменту, преобразуется в типичные ситовидные трахеи.

Так как у паукообразных, в том числе и у пауков, в передаче кислорода от трахей к органам-потребителям обязательно участвует гемолимфа, то у них, как правило, хорошо сохраняются главные элементы кровеносной системы, и, в частности, пропульсаторный орган — сердце и самые главные сосуды. Трубочатое сердце с несколькими (2–5) парами остий (у *Araneus diadematus* — их три пары) целиком залегает в перикардальном синусе в опистосоме. От сердца отходят аорта, направляющаяся к органам ЦНС, и несколько пар боковых артерий. Замена у пауков ситовидных трахей длинными трахейными стволами с многочисленными ответвлениями заметно уменьшает роль гемолимфы в транспорте кислорода, но не исключает его полностью.

В значительной мере канализированный ток гемолимфы и совершенствование органов дыхания — важные предпосылки для интенсификации обменных процессов, без чего невозможна реализация сложного поведения, свойственного паукам. Не менее, а, может быть, еще более важны прогрессивные изменения в организации их ЦНС. Последняя характеризуется высокой степенью продольной концентрации составляющих ее элементов. Формально можно говорить о существовании двух ее отделов — супразофагального (надлоточного) и субзофагального (подлоточного) ганглиев, которые соединены между собой короткими, массивными оклопищеводными (окололоточными) коннективами. Фактически же это один сложно устроенный мозг, пронизанный пищеводом. Никаких следов брюшной нервной цепочки, остатки которой еще сохраняются у мечехвостов и скорпионов в этой нервной системе обнаружить не удастся. Все входившие в ее состав ганглии вторично сместились в просому и объединились в единую нервную массу (субзофагальный ганглий).

Прогрессивные изменения нервной системы обязательно сопровождаются морфологическим и функциональным совершенствованием сенсорной системы. Разнообразие органов чувств у пауков очень велико. Они представлены структурами разных типов. С одной стороны, это многочисленные относительно просто устроенные сенсиллы — чаще всего чувствительные волоски и щетинки, в изобилии покрывающие поверхность тела и конечностей. С другой же, — действительно сложно устроенные органы: лировидные органы, глаза, и т. п. Не все детали строения и функционирования этих структур пока известны, однако общая картина восприятия окружающего мира пауками постепенно складывается.

Наиболее важную для себя информацию пауки получают с помощью разнообразных механорецепторов. Пауки воспринимают малейшие колебания воздуха с помощью уже неоднократно упоминавшихся трихоботрий (подробнее см. с. 000 и 000, рис. 55). Очень важную роль играют щелевидные сенсиллы, в большом количестве разбросанные по всей

поверхности тела паука. Им приписывают разные функции от проприорецепции до восприятия звуков, вибрации субстрата и даже направления силы тяжести. Тесно сближенные группы щелевидных сенсилл называются лировидными органами. Пауки способны воспринимать и звуки в достаточно широком диапазоне, в том числе и различимые человеческим ухом. Соответственно, некоторые из них сами способны издавать звуки. Такие формы, как и сольпуги (см. с. 000), обладают специальным стридуляционным аппаратом, положение которого варьирует у пауков разных видов. Преимущественно он связан с хелицерами и педипальпами.

Есть у пауков и хеморецепторы — многочисленные сенсиллы, расположенные на концевых члениках педипальп и ходных ног. Они напоминают кольшкови́дные сенсиллы скорпионов (см. с. 000). Экспериментально было показано, что пауки различают запахи, т. е. обладают дистантной хеморецепцией и способны воспринимать «вкус» объекта при непосредственном контакте с ним. Наличие хорошо развитых хеморецепторов обусловило приобретение пауками способности продуцировать и летучие, и контактные феромоны.

Зрение, как правило, не играет большой роли в реализации сложных поведенческих программ большинства пауков. Передние медиальные глаза, или г л а в н ы е глаза соответствуют медиальным глазам других арахнид. Остальные три пары, в том числе и пара, расположенная непосредственно за главными глазами являются по своему происхождению лагеральными глазками.

Зрительные способности разных пауков во многом определяются особенностями их образа жизни. Так называемые бродячие пауки, которые не строят постоянных ловушек-тенет (пауки волки, пауки охотники, скакунчики и др.), как правило, видят лучше, чем тенетные пауки, строящие совершенные паутинные ловушки. При этом иногда глазки могут заметно различаться по своим размерам и выполняемым функциям. Так, например, у пауков скакунчиков (Salticidae) передняя пара медиальных глаз (главные глаза) мало того, что заметно крупнее остальных, но и обладает подвижностью. Это позволяет охотящемуся хищнику отслеживать перемещение потенциальной добычи.

Тенетные пауки, использующие различного рода паутинные ловушки, в большей степени полагаются на информацию, получаемую с помощью упоминавшихся выше разнообразных механорецепторов — виброрецепторов и т. п.

Половое поведение пауков характеризуется рядом специфических особенностей. Как и у большинства остальных паукообразных, процесс осеменения самок может рассматриваться как один из вариантов наружно-внутреннего оплодотворения. Правда, сперматофоров самцы пауков не формируют. Паукам присущ отчетливо выраженный половой диморфизм. Чаще всего внешне это проявляется в том, что самки заметно крупнее самцов. Кроме того, у последних крайне модифицированы педипальпы, которые и превратились в совершенный копулятивный аппарат. Отказ от использования сперматофоров для передачи спермы самке несколько изменил репертуар полового поведения самцов

Модифицированные педипальпы самцов, выполняющие функции копулятивных придатков, устроены очень сложно. Более того, даже у близкородственных форм они часто заметно отличаются деталями своего строения. Общая же схема конструкции этого аппарата сводится к следующему. На дистальном членике педипальпы (это — модифицированный тарзус, получивший название л о д о ч к и, или ц и м б и у м а) в небольшом углублении (а л ь в е о л е) располагается собственно копулятивный аппарат, состоящий из двух частей. Базальная часть, или г е м а т о д о х а одета очень тонкой, эластичной, практически не склеротизованной кутикулой. Кутикула эта, пока копулятивный аппарат не используется, образует многочисленные складки. На свободном конце гематодокси расположен б у л ь б у с. Стенки бульбуса сильно склеротизованы, а внутри него находится с п е р м а т и ч е с к и й сильно извитой или спирально закрученный к а н а л (рань-

ше его называли «сперматофором»). Один конец этого канала открывается наружу узкой порой на свободном, оттянутом в виде заостренного отростка конце бульбуса, или эмбололюсе. Другой, слепозамкнутый конец сперматического канала может быть слегка вздут в виде небольшой ампулы. Сперматический канал перед спариванием должен быть заполнен спермой. Так как напрямую этот отдел с мужской половой системой не связан, в половом поведении пауков обязательно должен был появиться особый этап, во время которого осуществляется своего рода «заправка» копулятивного аппарата спермой. У разных видов действия самцов в этот период несколько различаются, но чаще всего они сводятся к следующему. Вскоре после последней линьки созревший самец плетет специальную небольшую сеточку, получившую название сперматической. Именно на эту сеточку самец и выпускает из своего гонопора каплю спермы. Самцы некоторых видов подвешивают каплю на нижнюю поверхность сеточки. Сам гонопор у самцов расположен на дне эпигастральной борозды. Далее следует «заправка» педипальп спермой. Детали этого процесса несколько варьируют у разных пауков, но суть всегда остается одной и той же. Самец погружает кончик эмбололюса в капельку выделенной спермы и заполняет ею бульбус и сперматический канал. На это иногда уходит довольно много времени — около часа. После этого самец отправляется на поиски самки. Обнаружить половозрелую самку своего вида ему помогает обоняние — созревшие самки выделяют специфические феромоны. У видов, обладающих хорошо развитыми глазами, в процессе поиска и, особенно, последующего ухаживания определенную роль могут играть и зрительные образы.

Спариванию, как и у большинства других паукообразных, предшествует достаточно сложный ритуал, содержание которого, по сути своей, строго видоспецифично. Сам поведенческий репертуар у представителей разных видов чрезвычайно разнообразен. Сигналы, которые самец посылает самке, у разных видов имеют очень разную природу. От подергивания паутинной нити ловчей сети (правда, иногда это может быть специальная «нить спаривания») до сложных брачных танцев и подношений «свадебных подарков» в виде оплетенной паутиной мухи. Иногда используются звуковые сигналы. Самцы некоторых пауков-волков исполняют настоящие серенады с помощью стридуляционных органов, расположенных на педипальпах. Правда, самки воспринимают не стрекочущие звуки, издаваемые самцами, а вибрацию грунта, в который упираются в этот момент специальные шипы, расположенные на вибрирующих педипальпах.

Во многих случаях действия самцов направлены на то, чтобы уменьшить агрессивность самки, которая часто принимает полового партнера за легкодоступную добычу. Самцы бродячих пауков-охотников стараются запрыгнуть на самку. Если самцу это удастся, то, удерживаясь на ней, он начинает поглаживать ее своими конечностями и делает это до тех пор, пока не вводит самку в состояние каталептического оцепенения. Только после этого самец получает возможность осеменить обездвиженную самку, которая после акта спаривания практически сразу же приходит в себя.

Собственно копулятивными органами самца являются тонкие, заостряющиеся к свободному концу эмбололюсы. Эмбололюс заправленной спермой педипальпы самец вводит в специальную копулятивную пору самки. Две такие поры расположены на эпигине, по бокам от гонопора. Каждая такая пора соединена узким протоком со своим семяприемником. А уже от них отходят узкие протоки оплодотворения, открывающиеся в матку. Последняя же оканчивается настоящим гонопором, скрытым на дне эпигастральной борозды.

Судьба самцов разных видов после спаривания различна. Иногда осемененная самка не проявляет агрессии и позволяет самцу оставаться рядом в своем гнезде. Однако в большинстве случаев самец вынужден спасаться бегством, чтобы не стать жертвой голодной самки. У некоторых пауков, для которых характерна полиандрия (последовательное спаривание с несколькими самцами), самка каждый раз съедает очередного самца.

Очень разнится у пауков разных видов и последующая судьба самой самки. Общим фактически является лишь то, что в процессе откладки яиц (а это, как правило, имеет место через несколько дней после спаривания) самка плетет один или последовательно несколько яйцевых коконов. В самых простых случаях, создав такой кокон с яйцами, самка вскоре погибает, и последующие развитие и взросление паучат происходит уже без ее участия. Однако у многих пауков самка остается жить и демонстрирует, иногда очень сложные, формы заботы о потомстве. В период развития яиц самки, либо постоянно охраняют яйцевой кокон, как это делает паук-серебрянка, либо, просто таскают его с собой, удерживая хелицерами, что обычно свойственно бродячим паукам.

После вылупления паучат самка, если к этому времени она еще жива, постоянно наблюдает за своим потомством и бдительно его охраняет. При малейшей опасности молодые паучки ищут защиту у матери. Однако только этим дело в некоторых случаях не ограничивается. Самки некоторых видов еще и выкармливают свое потомство. Одни просто запасают пищу, другие же еще и отрыгивают полупереваренную кашу, которую молодые паучки самостоятельно подбирают с грунта. Иногда дело доходит до настоящей жертвы. У некоторых видов описан феномен матрифагии, когда вылупившаяся молодежь съедает мать.

Сразу после вылупления и некоторое время после этого молодежь, как правило, держится очень скученно. Однако со временем, по мере того как паучки подрастают, эти тесные связи постепенно разрушаются и скопления, исходно насчитывавшие до сотни и более паучат, начинают распадаться. При этом часто можно наблюдать два процесса. Это может быть простое «разбегание», когда паучки расселяются и начинают вести самостоятельный образ жизни в той же местности, в тех же биотопах, где обитала их мать. Однако представители ряда семейств, в том числе и Araneidae, используют этот отрезок своей жизни для расселения на значительные расстояния, иногда измеряемые сотнями километров. Для этого используются воздушные течения и паутина. Забравшись повыше, паучок выпускает длинную шелковую нить и, дождавшись порыва ветра, отправляется на ней в длительное воздушное путешествие.

Продолжительность жизни пауков, а соответственно и количество линек, варьирует у разных видов в очень широких пределах. Мигаломорфные пауки-птицеяды, многие из которых достигают весьма значительных размеров, в среднем живут от 5 до 8 лет. Однако в литературе зарегистрированы случаи, когда такие пауки доживали до 20 и даже до 25 лет. Большинство же пауков, обитающих в зоне умеренного климата, живут, как правило, год, в крайнем случае, год с небольшим. Соответственно, варьирует и количество претерпеваемых ими линек. Пауки небольших размеров линяют от 4 до 8 раз за жизнь. Крупные же виды испытывают 11–13 линек.

Палеонтологическая летопись пауков достаточно богата и разнообразна. В настоящее время описано более 1100 ископаемых видов. Остатки пауков находят начиная с карбона, а возраст наиболее древних остатков паутины составляет около 100 млн. лет. Очень многочисленны находки пауков в янтаре.

## PARASITIFORMES (отряд)

Долгое время считалось, что наряду с другими таксонами наземных паукообразных в составе группы Arachnida существует и богатый видами таксон Acari, или клещи. При этом многие исследователи обращали внимание на удивительное морфологическое и биологическое разнообразие клещей. При некотором внешнем сходстве представители этой многочисленной группы демонстрируют разный сегментарный состав тела, разно-

бразные варианты тагмозиса, освоение самых различных биотопов (море, пресные воды, грунт, подстилка, норы и гнезда других животных, ткани высших растений, временный и постоянный паразитизм на многоклеточных животных) и пищевых ресурсов (хищничество, растительность, детритофагия, облигатная гематофгия и т. д.). Для многих это служило лишь верным свидетельством огромного эволюционного успеха клещей. Однако еще в середине прошлого века А. Захваткин предположил, что клещи это гетерогенная группа и разделил их на три самостоятельных таксона (отряда) — Acariformes, Parasitiformes и Opilioacarina. Позднее эти идеи нашли своих сторонников, и, более того, было высказано мнение, что эти таксоны не могут рассматриваться как близкородственные. Позиции исследователей по этому вопросу разделились. Одни сохраняют таксон (отряд) Acari, в составе которого выделяют три субтаксона (подотряда). Эта точка зрения преобладает в современной учебной литературе (см. например, «Зоология беспозвоночных в двух томах». Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. Рупперт и др. «Зоология беспозвоночных». Т. 3. М.: Академия, 2008; и др.). Другие же, напротив, предлагают из состава «клещей» выделить не три, а четыре самостоятельных таксона. В некоторых последних исследованиях, посвященных анализу родственных отношений в пределах Arthropoda, обосновывается значительная филогенетическая дистанция между разными таксонами бывших «клещей», их таксономическая обособленность. Соответственно, в настоящем издании мы рассматриваем три перечисленные выше группы, как самостоятельные таксоны.

## **ОБЪЕКТ — внешняя морфология самки иксодового клеща *Ixodes* sp. (рис. 64–67)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы любые виды иксодовых клещей, в частности, достаточно широко распространенные и поэтому относительно легко доступные *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus*. Это, однако, не исключает возможности демонстрации на занятиях представителей любых других родов сем. Ixodidae. Распространенные в южных районах аргасовые клещи (*Argas*, *Ornithodoros* и др.) в методическом отношении менее удобны для использования на занятиях.

Крупные напитавшиеся самки и самцы, зафиксированные 70°-ным спиртом, выдаются на руки как раздаточный материал. Студенты изучают их, используя бинокляры. Самцы и самки не обязательно должны быть одного вида. Если самка относится к лишенному глаз роду *Ixodes*, то самцы могут представлять любой другой род, для которого характерно наличие глаз (*Dermacentor*, *Rhipictiphalus*, *Hyalomma* и др.). Для того, чтобы продемонстрировать положение глаз на теле клеща, можно использовать и личинок соответствующих родов. Тотальные препараты личинок также выдаются на руки студентам, но для работы с ними уже требуются микроскопы.

Для знакомства студентов с некоторыми характерными особенностями строения иксодовых клещей желательно иметь набор специально подготовленных демонстрационных микроскопических препаратов, выставляемых под микроскопами: капитулум с выставленными и разведенными в стороны хелицерами, отпрепарированный фрагмент покровов с перитремой и ситовидными трахеями, лапка ходных ног 1-й пары с органом Галлера. Для демонстрации этих объектов можно использовать микроскопы с фазово-контрастным устройством.

Размеры напитавшихся самок могут достигать 1 см в длину. Их тело слегка уплощено и иногда несет слабо выраженную перетяжку в своей средней части. Внешние, отчетливо различимые признаки сегментации у иксодовых клещей от-

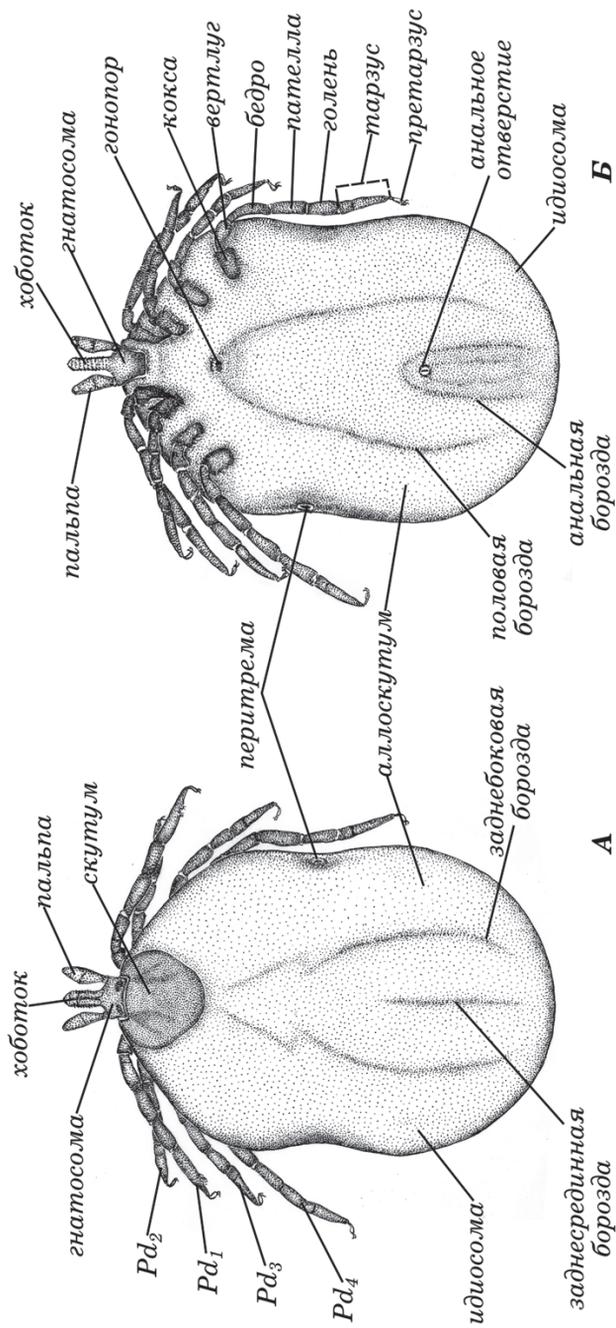


Рис. 64. Напивавшаяся самка *Ixodes* sp.  
 А — вид со спинной стороны, Б — вид с брюшной стороны.

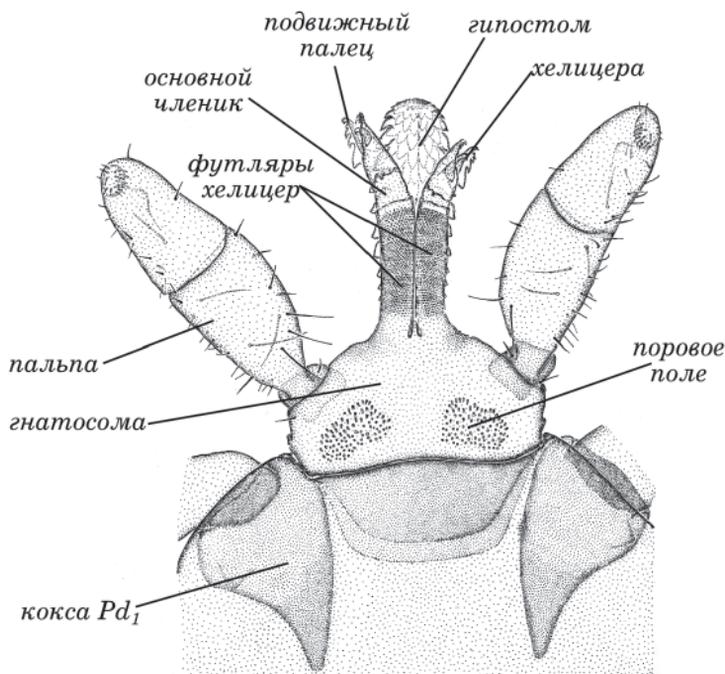


Рис. 65. Гнатосома (капитулум и хоботок) самки *Ixodes* sp. Вид со спинной стороны.

существуют. Единственное, расположенное в передней части тела поперечное подвижное сочленение разделяет тело на два неравных отдела — *гнатосому* (капитулум, или головку), и *идиосому* или собственно туловище. Гнатосома (капитулум) имеет форму неправильного пятиугольника. Его передний угол оттянут в относительно длинный и узкий *хоботок* (рис. 65). По бокам от основания хоботка располагаются два небольших членистых придатка — *пальпы*. Вся наружная поверхность капитулюма практически полностью склеротизована.

Гнатосома, как уже было сказано выше, подвижно сочленена с цельной, нерасчлененной идиосомой. Дорсально небольшой передний участок идиосомы прикрыт неправильно округлым склеритом — *скутулом*. Остальная значительная часть дорсальной поверхности остается светлой и несклеротизованной и обозначается как *аллоскутулум*.

На вентральной поверхности идиосомы в передней части латерально располагаются основания 4-х пар ходных ножек ( $Pd_1-Pd_4$ ). Непосредственно за последней парой, также латерально залегают две *перитремы*, несущие трахейные стигмы. Медиально, между основаниями конечностей залегают *гонопоры* (половое отверстие). Ближе к заднему концу тела, также медиально, расположено *анальное отверстие*, прикрытое двумя створками. Практически вся вентральная поверхность идиосомы остается мягкой и эластичной.

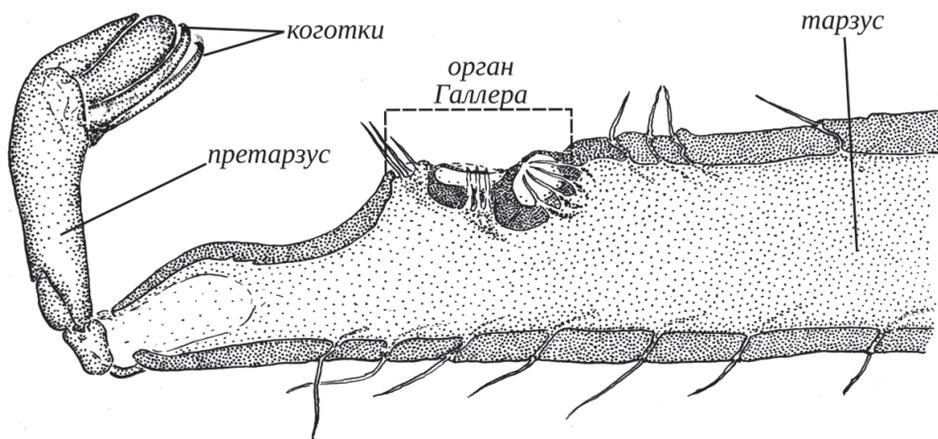


Рис. 66. *Ixodes* sp. Лапка ходной ноги 1-й пары с органом Галлера.

Склеротизации подвергаются лишь членики ходных ножек, перитремы со стигмами и специализированные структуры, прикрывающие анус.

Сегментарный состав тела иксодовых клещей подвергается дальнейшему сокращению. Обычно считается, что их тело образовано всего 15 сегментами, т. е. шестью сегментами просомы и девятью сегментами опистосомы (6+7+2). Однако, как свидетельствуют данные по эмбриональному развитию иксодовых клещей, даже у зародышей сегментация зачатка опистосомы выражена плохо.

Подвижное сочленение между гнатосомой и идиосомой у иксодовых клещей не может рассматриваться как остаточное проявление древней сегментации. Оно возникло вторично и никакого отношения к истинным границам сегментов не имеет. Об этом достаточно надежно свидетельствуют состав гнатосомы и положение глаз на теле клещей, если они сохраняются (см. с. 000 и 000). Собственно «тело» гнатосомы (рис. 65) представляет собой жесткое кутикулярное кольцо, нижняя вентральная часть которого формируется в результате слияния кокс и гнатобаз педипальп. От последних остаются лишь свободные концевые участки, включающие четыре дистальных членика. Это и есть упоминавшиеся выше пальпы. Базальный членик относительно широкий и короткий. Следующие два членика хорошо развиты и примерно равны по своей длине, а четвертый — очень маленький и почти целиком погружен в небольшое углубление, расположенное на дистальном конце третьего членика. Этот концевой членик несет многочисленные чувствительные щетинки и превращен в сложный сенсорный аппарат. Таким образом, каждая пальпа соответствует не всей педипальпе других паукообразных, а лишь ее последним четырем членикам. Дорсальная поверхность гнатосомы формируется за счет склеротизованной стенки предротовой полости. От нижней части этого кольца медиально вперед отходит непарный вырост, латеральные и вентральная поверхности которого несут многочисленные, направленные назад шипы. Это — *гипостом*, представляющий собой своего рода основу хоботка. Дорсально от

гипостома, но плотно прилегая к нему и друг к другу располагаются два трубчатых выроста — *футляры хелицер*.

Внутри футляров залегают *хелицеры*. Каждая хелицера состоит из двух члеников — вытянутого в длину *основного членика* и *подвижного пальца*. Последний имеет сложное строение и несет продольные гребни, снабженные несколькими направленными назад мощными острыми зубцами. Гипостом и заключенные в футляры хелицеры в совокупности составляют хоботок — колющий аппарат иксодового клеща.

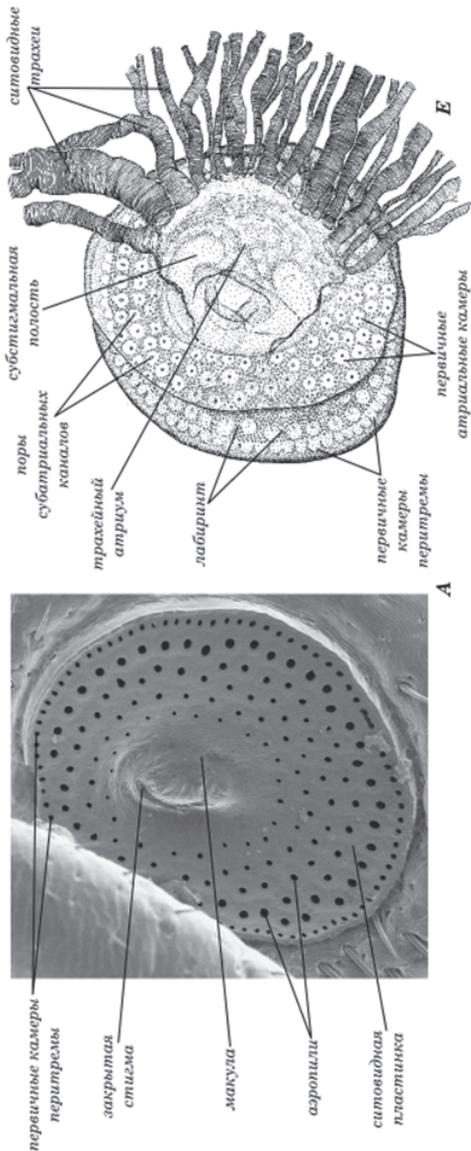
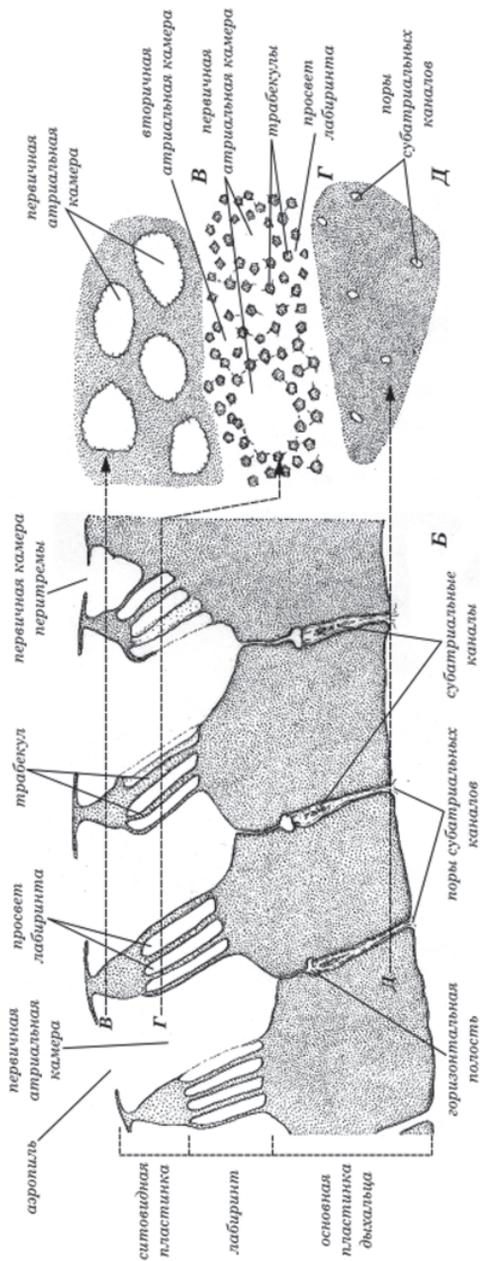
Между дорсальной поверхностью гипостома и футлярами хелицер (все эти элементы, как уже было сказано выше, плотно прилегают друг к другу) остается узкий, треугольный в поперечном сечении просвет. Функционально он представляет собой предротовую полость хоботка, по которой клещ засасывает кровь животного-донора (подробнее см. с. 000).

На дорсальной поверхности капитулюма, ближе к его боковым краям располагаются два крупных сенсорных комплекса — *поровые поля*. Они представляют собой два компактных скопления пор, пронизывающих кутикулу. В последних располагаются чувствительные окончания рецепторных клеток.

Таким образом, капитулум формируется, главным образом, из материала конечностей первых двух просомальных сегментов (преимущественно педипальп), тогда как материал самих сегментов и даже преантеннальный отдел (ПО) фактически остаются в составе идиосомы. Представители рода *Ixodes* лишены глаз. У клещей же, у которых глаза сохраняются, последние всегда расположены на идиосоме (рис. 68, 69), а ведь у членистоногих глаза в своем происхождении исходно связаны с ПО (см. с. 000).

Соответственно, идиосома представляет собой результат слияния практически всех туловищных сегментов — и просомальных, и опистосомальных.

На спинной стороне идиосомы в передней ее части расположен, как уже было сказано выше небольшой склерит — *скутум*. Вентрально же по передне-боковым краям идиосомы прикрепляются четыре пары ходных ножек. Эти придатки несколько различаются по своим размерам и особенностям строения, хотя набор входящих в их состав подомеров постоянен. Плоские *коксы* всех конечностей по всему периметру плотно прирастают к аллоскутуму. С коксой подвижно сочленен крупный, слегка изогнутый *вертлуг*. За вертлугом следует бедро, которое у иксодовых клещей всегда несет поперечную борозду, расположенную недалеко от проксимального конца. Это ложное, неподвижное сочленение. Следующие два членика — *пателла* и *голень* имеют обычное строение. Строение дистального членика — *тарзуса* заметно различается на конечностях разных пар. Тарзусы ходных ног первой пары несут сложные органы чувств — *органы Галлера*. Каждый такой орган представлен несколькими скоплениями специализированных сенсилл, погруженных в небольшие мешковидные впячивания кутикулы (рис. 66). В состав органа Галлера, наряду с другими сенсорными структурами, входят и весьма чувствительные дистантные хеморецепторы. Кроме того, тарзусы ходных ног первой пары лишены попереч-



ной борозды ложного сочленения. Последнее характерно для тарзусов ходных ног остальных трех пар ( $Pd_2-Pd_4$ ). Оканчивается ходная нога небольшим *плетарзусом* — предкоготковым члеником<sup>60</sup>, который несет на своем дистальном конце два простых коготка и эластичную присасывательную подушечку.

Вся остальная поверхность идиосомы самки покрыта толстой, но не склеротизованной и потому эластичной кутикулой — аллоскутумом. На поверхности кутикулы расположены несколько борозд, в совокупности образующих достаточно постоянный и характерный рисунок. Эти борозды ориентированы в продольном направлении и никакого отношения к исчезающим границам сегментов не имеют. Дорсально в задней части идиосомы расположена не очень длинная, непарная *заднесрединная борозда*. По бокам от нее залегают парные *заднебоковые борозды*.

На вентральной поверхности отчетливо различимы две дуговидно изогнутые борозды. Первая, более длинная спереди огибает гонопор, тесно примыкая к нему. Это — *половая борозда*. Сам гонопор расположен медиально, примерно на уровне кокс ходных ног 4-й пары. Вторая борозда, не столь протяженная, огибает спереди анальное отверстие и, соответственно, называется *анальной бороздой*. С самым анальным отверстием связаны три склерита — две жесткие створки и окружающее их анальное кольцо.

По бокам тела, заметно отступая от кокс ходильных ног 4-й пары, залегают парные *стигмальные пластинки*, или *перитремы*. (рис. 67, А). Это сложные органы, основу которых составляют мощные склериты округлой формы. Средняя часть пластинки представлена плотным, слегка выпуклым участком — *макулой*. На последней эксцентрично расположено дыхательное отверстие — *стигма*, но у иксодовых клещей она зарастает. На поверхности макулы от нее остается лишь след в виде короткой, слегка изогнутой бороздки. Воздух в дыхательную систему клеща поступает через сложную систему отверстий, пронизывающих всю поверхность пластинки. По периферии склерита располагается ряд узких отверстий, ведущих в *первичные камеры перитремы*. Далее, по направлению к центру пластинки более крупные отверстия — *аэропилы* образуют не очень правильные концентрические ряды. По мере удаления от периферии диаметр аэропилей заметно уменьшается. Аэропилы ведут в крупные полости, или *первичные атриальные камеры*. Последние оканчиваются примерно на уровне середины толщины склерита.

Рис. 67. Дыхальце и трахейная система *Ixodes* sp.

А — дыхальце иксодового клеща *Ixodes* sp. (сканирующий электронный микроскоп, ориг. А. Миролюбова); Б — радиальный оптический срез через краевой участок дыхальца (фазовый контраст); В — фронтальный оптический срез через верхние участки первичных атриальных камер; Г — то же на уровне лабиринта; Д — то же на уровне пор субатриальных каналов; Е — дыхальце, вид со стороны внутренней поверхности; на препарате частично сохранились отходящие от трахейного атриума ситовидные трахеи.

В толще стигмальной пластинки можно выделить три неравные зоны (слоя). Самый верхний относительно тонкий слой, пронизанный аэропилами и несущий дистальные отделы первичных атриальных камер, получил название *ситовидной пластинки*. Самый мощный внутренний слой, или *основная пластинка дыхальца* пронизан лишь тонкими каналами, соединяющими дно первичных атриальных камер с нижней поверхностью склерита. Эти, так называемые, *субатриальные каналы* на нижней поверхности пластинки открываются *порами* (рис. 67, Д, Е). Через эти поры и каналы выделяется секрет железистых клеток подлежащей гиподермы, однако функция этого секрета неизвестна.

Между ситовидной и основной пластинками располагается особая зона, или *лабиринт* (рис. 67, Б, Г). Лабиринт образован многочисленными вертикально расположенными трабекулами, между которыми остаются большие промежутки, заполненные воздухом. В толще лабиринта часто формируются *вторичные атриальные камеры*. Это отдельные участки лабиринта, в которых трабекулы располагаются не так плотно.

Вся эта сложная воздухоносная система открывается в извитой канал, включающий *субстигмальную полость*. Этот канал пронизывает толщу стигмальной пластинки в области макулы и открывается на ее внутренней поверхности в небольшую, слегка приплюснутую полость — *атриум трахейной системы*. Последнюю иногда называют «главным изогнутым трахеальным стволом». От этой полости радиально расходятся относительно короткие трахейные стволы, в совокупности образующие достаточно типичную ситовидную трахейную систему.

## **ОБЪЕКТ — внешняя морфология самца иксодового клеща *Dermacentor* sp. (рис. 68)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы самцы любых доступных видов иксодовых клещей, ибо основная задача знакомства студентов с этим объектом — демонстрация отчетливо выраженного полового диморфизма. Предпочтительным представляется выбор самцов таких таксонов, которые обладают хорошо развитыми латеральными глазами, отсутствующими у видов родов *Ixodes* и *Haemaphysalis*. Это позволит наглядно продемонстрировать положение глаз на идииосоме клещей и их удаленность от гнатосомы. Выбор рода *Dermacentor* объясняется относительно легкой доступностью видов этого таксона.

На занятиях следует, используя бинокляр, зарисовать внешний вид самца как со спиной, так и с брюшной стороны.

У иксодовых клещей отчетливо выражен половой диморфизм. Внешне это отчетливо проявляется как в размерах, так и в степени склеротизации покровов. Самцы заметно мельче самок, и значительная часть поверхности их тела покрыта склеритами. Расчленение тела самцов такое же, как и у самок.

Туловище самцов *Dermacentor* sp. сильно уплощено. Его передний конец сужен, а задний — заметно расширен. Также как и у самок, единственное подвижное

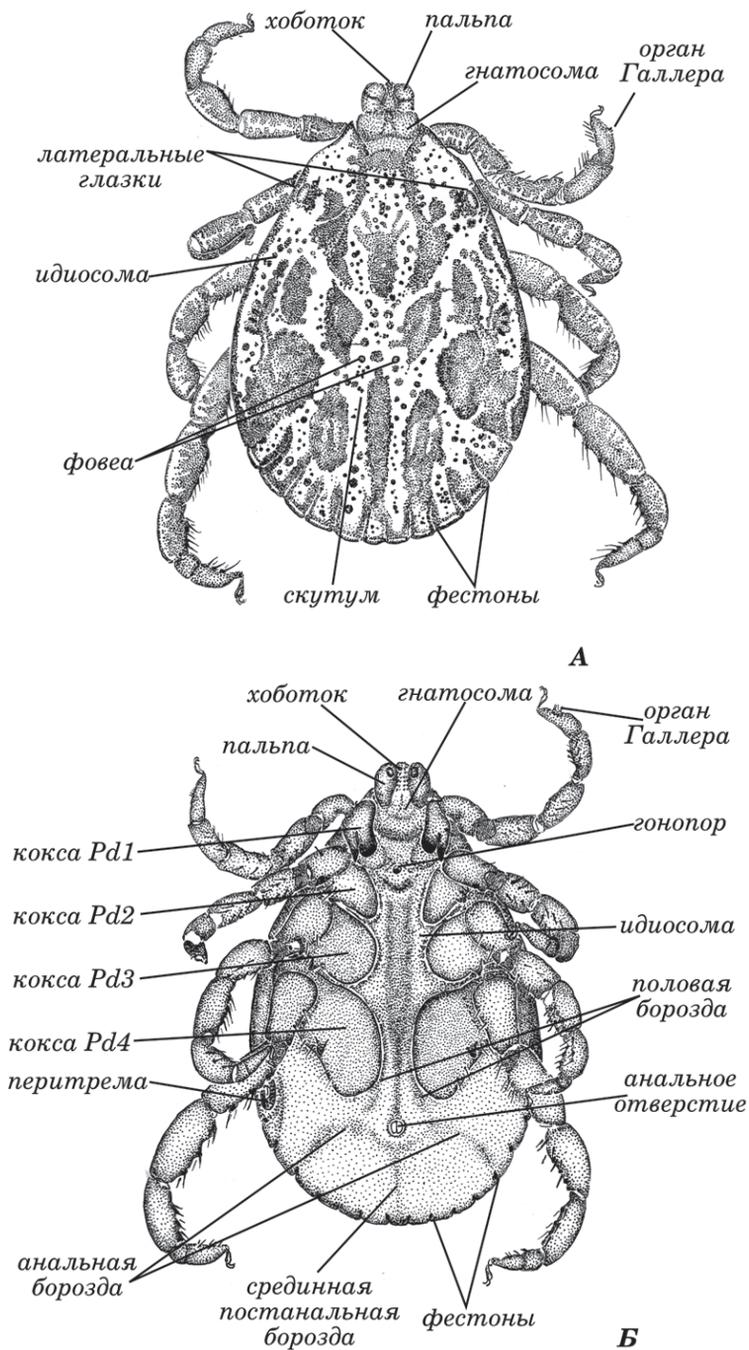


Рис. 68. Самец *Dermacentor* sp.

А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны.

сочленение в теле самцов — это граница между *гнатосомой* и *идиосомой*. Гнатосома маленькая, почти прямоугольной формы. Она несет две короткие, вздутые в средней части *пальпы* и такой же короткий *хоботок*.

Вся дорсальная поверхность идиосомы самцов прикрыта одним крупным склеритом — *скутумом*. Последний достигает заднего края идиосомы. Сам этот задний край не гладкий, как и у видов рода *Ixodes*, а фестончатый. Границы *фестонов* отчетливо маркированы неглубокими вырезками. Скутум покрыт характерным рисунком, светлые элементы которого образованы белым эмалевым пигментом.

Род *Dermacentor* относится к числу таксонов, представители которых обладают хорошо развитыми глазами. *Латеральные глазки* всегда располагаются на идиосоме недалеко от боковых краев скутума, примерно на уровне оснований ходных ног второй пары. На скутуме же, но уже в средней его части, на небольшом расстоянии от средней линии тела расположены два небольших округлых пятна. У видов р. *Dermacentor* их не всегда удается легко рассмотреть на фоне пестрого эмалевого рисунка. Однако, немного изменяя положение источника падающего света (или меняя положение тела клеща по отношению к источнику света), их можно увидеть совершенно отчетливо. Это так называемые *фовеа*, или дорсальные ямки. В литературе их часто называют железисто-сенсорными органами.

Значительную часть вентральной поверхности самца занимают гипертрофированно развитые *коксы* четырех пар ходных ног. Особенно мощно развиты коксы конечностей 4-й пары — они лишь немного не достигают уровня расположения анального отверстия. Каждая кокса недалеко от своего проксимального конца несет направленный назад зубец, или шип. Особенно крупными и хорошо заметными шипами снабжены коксы ходных ног 1-й пары ( $Pd_1$ ). Набор члеников в составе ходных ног самцов *Dermacentor* sp. такой же, как и в конечностях самки *Ixodes* sp. (см. с. 000).

Сходным образом на лапках ходных ног 1-й пары расположены *органы Галлера*. Бедрa  $Pd_1-Pd_4$  и тарзусы  $Pd_2-Pd_4$ , как и у остальных иксодовых клещей, несут поперечные кольца ложного сочленения (см. с. 000).

*Гонопор* залегает медиально на уровне кокс  $Pd_2$ . *Анальное отверстие*, прикрытое двустворчатым клапаном, также расположено медиально, но в задней части идиосомы, почти сразу же за крупными коксами  $Pd_4$ .

В отличие от самцов некоторых других таксонов иксодовых клещей (в частности рода *Ixodes*) свободные от кокс участки вентральной поверхности идиосомы самцов *Dermacentor* sp., хотя и одеты очень плотной кутикулой, не несут обособленных склеритов. Подобно самкам здесь отчетливо выражена система борозд. От анального отверстия назад почти параллельно и довольно близко друг к другу тянутся ветви *анальной борозды*. На уровне задних концов кокс  $Pd_4$  они широко расходятся и упираются в край тела между вторым и третьим фестонами. Относительно короткая *половая борозда* огибает половое отверстие не спереди, как у *Ixodes*, а сзади и фактически сливается с ветвями аналь-

ной борозды. От ее средней части назад отходит узкая непарная *срединная постанальная борозда*, достигающая заднего конца тела.

Латерально, за коксами  $Pd_4$  расположены крупные *перитремы* с хорошо выраженной макулой.

### **ОБЪЕКТ — личинка иксодового клеща (рис. 69)**

*Методические указания.* На занятиях могут быть использованы личинки практически любых доступных видов иксодовых клещей. Студентам выдают на руки или выставляют на демонстрацию хорошо просветленные постоянные тотальные препараты. При изучении этих препаратов следует использовать как малое, так и большое ( $40\times$ ) увеличение микроскопа. Если объекты хорошо просветлены, при работе с ними следует использовать фазово-контрастное устройство.

Ниже мы приводим описание личинки одного из видов иксодид, обладающего глазами.

Личинки иксодовых клещей значительно уступают по своим размерам взрослым особям. Это фактически микроскопические организмы. При этом все основные особенности расчленения тела, присущие взрослым иксодовым клещам, уже практически полностью выражены. От взрослых особей личинки отличаются, прежде всего, размерами, наличием лишь трех пар ходных ног, иными пропорциями тела и отсутствием гонопора.

Тело голодной, еще не питавшейся личинки, сильно уплощено и в плане имеет яйцевидную форму — его передняя часть, оканчивающаяся капитулюмом, плавно сужается. Задняя половина широкая и плавно закруглена. Конструктивно тело личинки состоит из тех же двух основных отделов, которые имеются в теле взрослых клещей — *гнатосомы* (капитулюма) и *идисосомы*. Гнатосома несет миниатюрный *хоботок* с полным набором составляющих его элементов (подробнее см. с. 000) и маленькие *пальпы*.

На идиосоме дорсально расположен хорошо выраженный *скутум*. Последний относительно велик и занимает чуть менее половины площади спинной поверхности личинки. Остальная же поверхность идиосомы представляет собой эластичный и мягкий *аллоскутум*. Сказанное относится к личинкам и самок, и самцов, так как половые различия на этом этапе развития у иксодовых клещей не выражены.

На задне-боковых углах скутума залегают относительно крупные хорошо выраженные *латеральные глазки*. У описываемых личинок их положение хорошо маркируется скоплением темного пигмента.

На вентральной поверхности идиосомы личинки, в передней ее части располагаются *кокссы* трех пар ходных ног. Сами конечности ( $Pd_1-Pd_3$ ) уже имеют типичное строение. Они содержат полный набор члеников. Тарзусы ходных ног 1-й пары несут хорошо развитые органы Галлера.

Гонопор у личинок, как уже было сказано ранее, отсутствует. Нет у личинок и перитрем. И те, и другие появятся позднее — на последующих фазах жизненного цикла (подробнее см. с. 000).

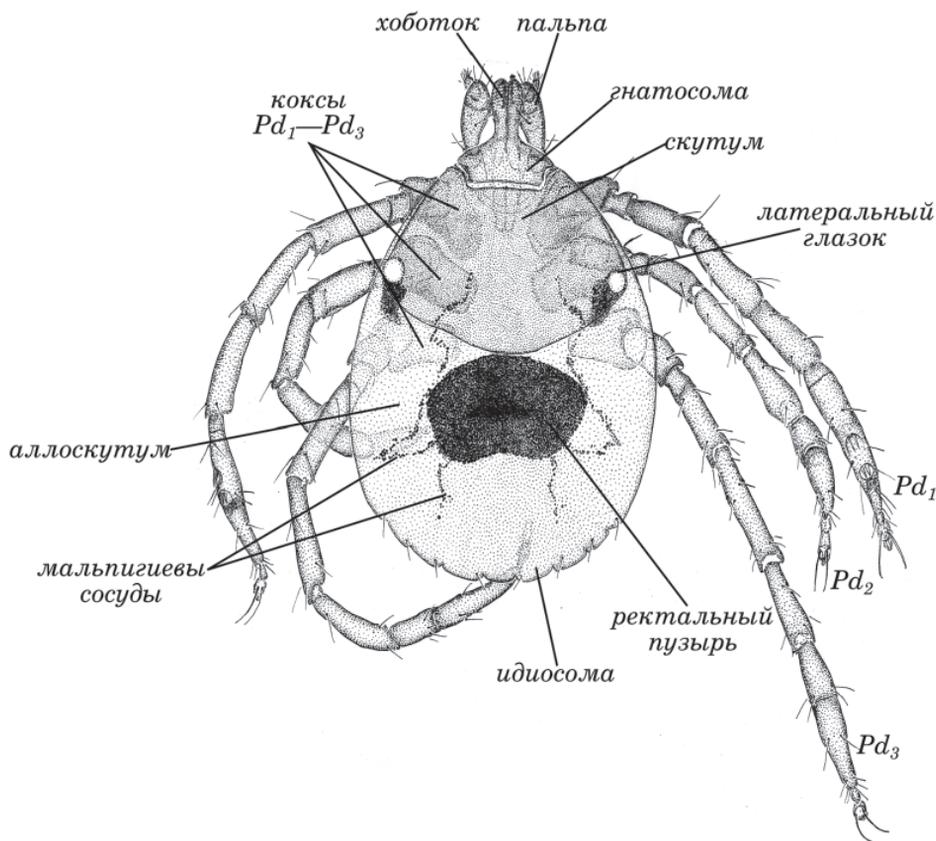


Рис. 69. Личинка иксодового клеща. Вид со спинной стороны.

Анальное отверстие со своим характерным набором склеритов расположено медиально и смещено, как и у взрослых особей, к заднему концу тела. Рассмотреть его иногда бывает достаточно трудно, так как над ним (дорсально) часто располагается заполненный гуанином *ректальный пузырь*. От последнего латерально отходят два очень длинных, петлеобразно изогнутых *мальпигиева сосуда*, просвет которых тоже содержит многочисленные гранулы гуанина.

*Ixodes* sp. *Dermacentor* sp. и др. [Arthropoda (тип): Chelicerata (подтип): Arachnida (кл.): Parasitiformes (отр.): Metastigmata (подотр.): Ixodoidea (надсем.): Ixodidae (сем.)].

В современной литературе таксон Parasitiformes часто фигурирует под названием Anactinotrichida. Правда, под этим названием, наряду с собственно паразитиформными клещами, традиционно объединяются представители еще двух групп (Opilacarida, или Notostigmata и Holothyrida, или Tetrastigmata). Ранее уже было сказано (с. 000), что две последние группы ныне предлагается рассматривать как самостоятельные таксоны, равнозначные по рангу настоящим паразитиформным клещам.

Собственно иксодовые клещи (таксон Ixodidae) насчитывают свыше 700 видов и характеризуются практически всеветным распространением. Так, клещей р. *Ixodes* можно обнаружить на некоторых арктических островах и даже в Антарктиде.

Все представители рассматриваемого таксона — облигатные гематофаги, для которых кровь наземных позвоночных животных является единственным пищевым ресурсом на всех стадиях цикла развития — от личинки до взрослой, половозрелой формы. Иксодовые клещи относятся к экологической группе временных паразитов с длительным сроком питания. И действительно, продолжительность акта кровососания во время их пребывания на животном-прокормителе измеряется не секундами или минутами, а часами и сутками. За это время питающийся клещ успевает «выпить» большую порцию крови, которую потом постепенно переваривает и усваивает. Этого запаса энергии клещу хватает для очередной линьки, сопровождающей переход на очередную стадию развития и какого-то периода существования до следующего акта питания.

Вся организация иксодовых клещей идеально соответствует подобному образу жизни. Их «хоботок» представляет собой совершенный ротовой аппарат, предназначенный для прокалывания кожи и последующего сосания крови. Эти процессы немного по-разному осуществляются у разных представителей Ixodidae. Виды рода *Ixodes* глубоко вводят хоботок в кожу хозяина — фактически до основания пальп. В этом месте возникает небольшой воспалительный очаг, в результате чего вокруг хоботка формируется плотный соединительно-тканый чехол<sup>61</sup>. Под воздействием веществ, содержащихся в поступающей в ранку слюне клеща, локально разрушается дерма хозяина и у конца хоботка образуется небольшая полость, которую часто называют «пищевой». В последней скапливается кровь, лимфа и продукты лизиса клеток животного-донора. Эта смесь и составляет пищу клеща, которую он беспрепятственно поглощает в течение достаточно длительного времени.

Возможность поглощения большого количества пищи также обусловлена и особенностями строения пищеварительного тракта иксодовых клещей. Средний отдел кишечника несет очень крупные выросты — дивертикулы, которые вместе с массивными слюнными железами занимают почти весь объем тела. Дивертикулы очень растяжимы, что позволяет закачивать в них значительный объем крови животного-донора. При этом заметно увеличивается и объем туловища питающегося клеща, что, в свою очередь, не может не сопровождаться серьезными изменениями в структуре покровов. Эти изменения имеют двоякую природу. На первом этапе питания, когда еще только начинается заполнение средней кишки и ее дивертикулов, происходит нарастание массы кутикулы, что обусловлено активизацией секреторной активности клеток гиподермы. Это явление, когда образование нового материала кутикулы происходит не во время линьки, а в период между двумя последовательными линьками, получило название *межлиночного роста*. На заключительном этапе поглощения пищи нарастание кутикулы прекращается, и дальнейшее увеличение объема туловища и, соответственно, площади поверхности быстро увеличивающегося в размерах клеща происходит уже за счет растяжения эластичных покровов. Приобретение иксодовыми клещами во многом уникальной способности к межлиночному росту можно рассматривать как одну из важнейших адаптаций этих животных к облигатной гематофагии и временному паразитизму.

Жизненный цикл иксодовых клещей включает четыре стадии. Его реализация может сопровождаться сменой животных-хозяев, но у некоторых видов развитие целиком протекает на одном хозяине. Для всех представителей рода *Ixodes* характерен так называемый *треххозяинный цикл*. Осемененная, напитавшаяся самка покидает хозяина и во внешней среде откладывает яйца, после чего погибает. Из яиц через некоторое время вылупляются личинки. Они заметно отличаются от взрослых особей. Во-первых, у них

имеется всего три пары ходных ног (так называемые шестиногие личинки), и, во-вторых, у них отсутствует половое отверстие и перитремы.

Л и ч и н к и, как и взрослые клещи, являются облигатными гематофагами — для своего дальнейшего развития они обязательно должны выпить порцию крови позвоночного животного. В роли первых животных-доноров для клещей с треххозяиным жизненным циклом, как правило, выступают относительно мелкие позвоночные. Личинки видов р. *Ixodes* паразитируют на насекомоядных, грызунах, зайцах, летучих мышах, реже на птицах и даже рептилиях. На хозяине личинки проводят от 2 до 5 дней (а некоторые виды и до 7). За это время их масса за счет выпитой крови увеличивается в 10 с лишним раз. Выпив полную порцию крови, сытая личинка покидает хозяина и через некоторое время во внешней среде претерпевает линьку.

Следующая стадия развития — это н и м ф а. Нимфы заметно крупнее личинок. Как и взрослые особи они обладают уже 4-мя парами ходных ног и хорошо развитыми перитремами со стигмами. Однако их половая система еще не развита, и отсутствует гонопор. Голодные нимфы нападают на нового хозяина. Круг животных-доноров, на которых питаются нимфы, почти такой же, какой используют личинки. Правда, время пребывания нимфы на хозяине возрастает примерно на сутки, да и крови она выпивает заметно больше. Масса сытой нимфы в среднем более чем в 20 раз превышает массу голодной особи.

Напившиеся нимфы снова покидают хозяина. И на этот раз очередная линька протекает во внешней среде. Следующая и последняя стадия цикла — а д у л ь т ь н ы е, т. е. половозрелые особи — самцы и самки. У видов р. *Ixodes* спаривание может предшествовать питанию взрослых особей, у других же представителей этого семейства спариваться могут только сытые особи.

Питание взрослых клещей протекает примерно так же, как и питание предшествующих фаз развития — личинок и нимф. Только время пребывания на хозяине и количество выпитой крови еще больше увеличивается. На этот раз в качестве доноров клещи используют более крупных животных — диких и домашних парнокопытных, различных хищников, а также зайцев, белок, ежей, крупных птиц из отряда куриных и т. д. Питающиеся самки клещей р. *Ixodes* проводят на хозяине от 6 до 10 суток. Их масса возрастает за этот срок более чем 100 раз (если вес голодных самок в среднем составляет всего 2,2 мг, то средний вес напитавшихся особей превышает 240 мг). Самцы разных иксодид ведут себя по-разному. Самцы видов собственно р. *Ixodes*, по-видимому, вообще чаще всего не питаются. Что же касается представителей других родов, то их самцы обязательно выпивают порцию крови, хотя и не такую большую как самки.

Осеменение самок осуществляется с помощью сперматофоров. Самцы находят самок и прикрепляются к их вентральной поверхности, используя для этого ходные ноги. Самки, тем не менее, сохраняют способность активно перемещаться по субстрату. Закрепившись, самец вводит свой хоботок в гонопор самки и совершает им движения, способствующие расширению последнего. Это действие может повторяться несколько раз. Затем из гонопора самца выдвигается сперматофор, который быстро заполняется семенной жидкостью. У разных представителей рассматриваемой группы клещей процесс осеменения протекает немного различно. У одних видов (аргасовые клещи — ближайшие родственники настоящих иксодовых клещей, вместе с которыми их часто объединяют в надтаксон Ixodoidea) самец освобождаст свой хоботок, подхватывает хелицерами полностью сформированный сперматофор и вводит его в предварительно расширенный гонопор самки. У собственно иксодовых клещей (*Ixodes* spp.) самец транспортирует сперматофор к гонопору самки, прижимаясь к вентральной поверхности последней и совершая при этом продольные скользкие движения. Лишь на самом заключительном этапе самец хелицерами подрезает кончик сперматофора и вводит этот участок в гонопор.

Сытые, осемененные самки откладывают яйца во внешней среде, используя для этого укрытые места на поверхности грунта. После откладки яиц самка погибает.

Продолжительность жизни клещей р. *Ixodes* зависит от конкретных условий, в которых реализуется цикл. В зоне умеренного климата все развитие часто продолжается три года — по одной фазе цикла за один год. Зимние периоды клещи проводят в состоянии диапаузы. Однако в литературе описаны случаи, когда весь цикл растягивался и на 5 лет.

<sup>27</sup> Отголоски этой дискуссии можно найти в ряде современных учебных и справочных изданий (см. например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1, 2. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008 или Рупперт и др. Зоология беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия, 2008). Некоторые новые варианты группировки основных таксонов, предлагаемые в разных филогенетических системах Arthropoda, будут приведены далее при описании соответствующих групп (см. с. 000, 000).

<sup>28</sup> В современной зоологической литературе термин «цефализация» часто используют в более широком смысле и не только по отношению к членистоногим животным. Обычно, говоря о цефализации, подразумевают морфологическую и функциональную специализацию переднего конца тела (положение мозга, концентрацию органов чувств, формирование околотротовых придатков и т. п.), наблюдаемую у самых разных Bilateria.

<sup>29</sup> Представление о полости тела членистоногих как о «смешанной полости», возникающей в результате объединения первичной полости тела (бластоцеля) развивающегося зародыша и разрушающихся на ранних стадиях морфогенеза целома (зачатков вторичной полости), прочно укоренилось в отечественной учебной зоологической литературе. В его основе лежит уходящая корнями в XIX век идея об идентичности бластоцеля, который и определялся как *первичная*, т. е. *п е р в а я п о л о с т ь т е л а*, и так называемого *ш и з о - ц е л я*, который совершенно независимо в онтогенезе ряда Bilateria формируется много позднее и обычно никакой преемственностью с бластоцелем не связан. Нет такой преемственности и в развитии членистоногих. Что же касается целома, то и их судьба у представителей разных таксонов складывается очень различно. У мечехвостов (Xiphosura), например, замкнутые целомические пузыри закладываются практически во всех туловищных сегментах, но позднее в большинстве своем разрушаются. В подобных случаях, вероятно, можно говорить о миксоцелии — смешивании полости зародыша (шизоцеля) и полостей целома. У насекомых (Hexapoda) мезодермальные зачатки дезинтегрируются еще до появления в них какой-либо полости, поэтому взрослый организм наследует полость тела развивающегося зародыша. Подобная неоднозначность и послужила причиной замены термина «миксоцель» на нейтральный и отражающий функциональную нагрузку полости тела членистоногих термин «гемоцель».

<sup>30</sup> Примером такого типа метаморфоза, который некоторые членистоногие животные несомненно приобрели вторично, после того как ими были утрачены все следы анаморфоза, может служить развитие абсолютного большинства настоящих насекомых (Hexapoda, Ectognatha) (подробнее см. с. 000). В современной англоязычной зоологической литературе, однако, этот вариант онтогенеза трактуется как один из вариантов прямого развития (см., например, Рупперт и др. Зоология беспозвоночных. Т. 3. Членистоногие. М.: Академия, 2008).

<sup>31</sup> Проблема сегментарного состава головы трилобитов включает два разных аспекта. Один относится не только к трилобитам, но и вообще ко всем Euarthropoda. Дело в том, что головные сегменты, несущие в той или иной мере специализированные конечности, относительно легко поддаются идентификации и подсчету. Согласно принимаемой ныне многими исследователями точке зрения, первой парой таких конечностей у членистоногих бесспорно являются так называемые *антенны I* (A I). Они, вместе с соответствующими

ющими парными придатками последующих сегментов, представляют собой типичные сериальные гомологи. Сегмент же, которому принадлежат А I, полностью интегрировался с преантенальной областью, возможный состав которой активно дискутируется. Подробнее к обсуждению этого вопроса применительно ко всем членистоногим мы вернемся ниже, при анализе сегментарного состава переднего конца тела Chelicerata (с. 000, Примечание<sup>39)</sup> и головы Mandibulata (с. 000, Примечание<sup>65)</sup>).

Второй аспект касается уже только самих трилобитов, ибо палеонтологи, а вслед за ними и некоторые зоологи, по-разному оценивают количество сегментов, которые объединялись в составе головного щита. Авторы более старых работ чаще всего в составе головного отдела насчитывали помимо антеннального еще 4 сегмента, т. е., по современным представлениям, всего **пять**. Последний, пятый сегмент часто обозначается как **з а т ы л о ч н ы й**. Исходя из современных представлений о сложном составе преантенальной области, Акс (Ах) считает, что в формировании головы Trilobitomorpha участвовали **семь** сегментов. Однако последние палеонтологические данные (Cisne, Müller, Walossek и др.) эти гипотетические построения не подтверждают.

<sup>32</sup> В литературных источниках эта цифра варьирует. Чаще всего упоминаются 42 туловищных сегмента. Однако в некоторых палеонтологических работах подчеркивается, что упомянутый род *Paedeumias* обладал 44 туловищными сегментами, и именно эта форма приводится как пример наиболее богато расчлененных трилобитов. Однако, по мнению других исследователей, максимальное количество туловищных сегментов в теле трилобитов никогда не превышало 40.

<sup>33</sup> Иногда для обозначения этих структур используется термин **п л е в р и т**. Это не самый удачный вариант, ибо в зоологической литературе так называют склериты, формирующиеся у многих Arthropoda на боковых поверхностях сегмента. Подробнее см. с. 000.

<sup>34</sup> Именно это обстоятельство послужило причиной возникновения серьезных расхождений в трактовке состава конечностей трилобитов. Признавая основной членик ноги трилобитов коксой, многие исследователи, тем не менее, рассматривали расположенные на нем придатки как экзоподит и эндоподит, т. е. как две ветви двуветвистой конечности ракообразных (см например, «Основы палеонтологии. Т. Членистогие: трилобитообразные и ракообразные. Под ред. Н. Е. Чернышева. 1960. М.; Рупперт и др. 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 3. Членистоногие. М.: Академия, и др.). При этом возникало серьезное противоречие, ибо упомянутые ветви **всегда** располагаются на базиподите (базисе). Кока может нести дополнительные придатки, но это всего лишь экзиты (эпиподиты) и эндиты. Именно поэтому в свое время получила распространение другая точка зрения, согласно которой наружный придаток конечности трилобита по своему происхождению представляет собой экзит, или эпиподит (Størmer, Беклемишев, Заренков). Так как в старых палеонтологических работах в составе ноги трилобита иногда описывали еще один крошечный дополнительный членик, даже не всегда полностью отделенный от коксы, — **п р е к о к с у**, то и расположенный на нем придаток обычно называли **п р е э п и п о д и т о м** (см., например, В. Н. Беклемишев. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология.. М.: Наука; Н. А. Заренков. 1982. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Членистоногие (общие сведения). Ракообразные. Ч. I. М.: Изд-во МГУ). Что же касается основной ветви — эндоподита, то в составе одноветвистой конечности она часто обозначалась как **т е л о п о д и т**, или телоподий.

<sup>35</sup> Долгое время *Agnosthus* и близкие к нему формы безоговорочно рассматривались как настоящие трилобиты. Расцвет этой группы приходится на кембрий, а уже в ордовике их видовое разнообразие снижается и далее их существование не прослеживается. Традиционно считалось, что это достаточно примитивные формы, которые очень рано отделились от другой архаичной группы трилобитов — Redlichiida. В последнее время, однако,

были высказаны сомнения в близком родстве Agnostida с остальными трилобитами. Более того, эту группу плактонных, крайне специализированных, хотя и очень архаичных членистоногих сближают с «ракообразными».

<sup>36</sup> В литературе, посвященной членистоногим, термин «карапакс» достаточно широко используется для обозначения единого кутикулярного щита, прикрывающего тело животного или хотя бы его переднюю часть со спинной стороны. В частности, наличие карапакса характерно для очень многих ракообразных. Однако нужно помнить, что карапакс раков (см. с. 000 и Примечание <sup>67</sup>) и так называемый карапакс хелицерных имеют разное происхождение и состав.

<sup>37</sup> К сожалению, и эта четкая схема (подробнее см. В. Н. Беклемишев. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1. Проморфология. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Наука, 1964) достаточно часто нарушается в учебной литературе, ибо граница между мезо- и метасомой проводится также произвольно, как и между передне- и заднебрюшием, лишь на основе различий в ширине сегментов (Зоология беспозвоночных в двух томах. Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008).

<sup>38</sup> В отечественной учебной литературе (В. Н. Беклемишев. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1. Проморфология. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Наука, 1964; В. А. Догель. Зоология беспозвоночных: учебник для университетов. Ред. Ю. И. Полянский. Изд. 7-е. М.: Высшая школа, 1981; и др.) долгое время принималось несколько иное распределение сегментов по тагам в теле хелицерных: VII сегмент традиционно включали в состав просомы. При этом схема тагмозиса принимает следующий вид: просома — 7, опистосома — 12 сегментов (мезосома и метасома — по 6 сегментов, или 7–6–6). Иногда VII сегмент, обеспечивающий соединение просомы и опистосомы, не относят ни к тому, ни к другому отделу (см. например, К. Г. Михайлов. 2011. Общая арахнология. Краткий курс. Ч. 1. Введение. Малые отряды. М.: МГУ, Т-во научных изданий КМК. 65 с.). В таких случаях формула членения тела хелицерных приобретает следующий вид: 6–1–6–6.

<sup>39</sup> В настоящее время и вопрос о природе собственно «акрона» (= предротовой лопасти) членистоногих также не имеет однозначного ответа. Раньше, когда происхождение членистоногих от полихет не вызывало никаких сомнений, безоговорочная, хотя и в значительной мере умозрительная гомологизация акрона Arthropoda и простомииума Annelida казалась оправданной и логичной. Ныне же, когда близкое родство этих двух групп не просто подвергается сомнению, но и многими активно отрицается, сопоставление акрона и простомииума, по мнению некоторых специалистов, утратило всякий смысл. Да и раньше такое сопоставление не всем казалось убедительным. Так, в ряде работ, авторы которых были убеждены в теснейших филогенетических связях кольчатых и членистоногих, можно найти утверждение, что у последних от простомииума полихет мало что сохраняется. В лучшем случае, собственно простомииум у Arthropoda представлен лишь рудиментом. В такой трактовке акрон членистоногих, по сути дела, превращается в сложную преантенальную структуру, в которую наряду с остатками простомииума входят и сегменты, предшествующие сегменту A I.

<sup>40</sup> Ведущие скрытый образ жизни маленькие тропические ризинулеи действительно лишены глаз. Однако это не исключает наличия у них способности воспринимать изменения освещенности. Фоторецепторную функцию приписывают небольшим пятнышкам, расположенным по бокам тела.

<sup>41</sup> В отличие от более ранних работ (см. например, «Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицерные». М.: Изд-во АН СССР, 1962), по современным представлениям, такие формы даже не включаются в состав собственно Xiphosura, хотя их тесное родство с мечехвостами не подвергается сомнению.

<sup>42</sup> Разделение опистосомы мечехвостов на мезосому и метасому в современной англоязычной литературе производится по чисто внешним признакам и фактически соответствует делению на передне- и заднебрюшие (см. с. 000 и Примечание <sup>37</sup>). У древних форм, традиционно относимых к группе Synzyphosura, «метасомой» обычно называют 3 самых последних опистосомальных сегмента (XV-O<sub>9</sub>—XVII-O<sub>11</sub>). Эти сегменты четко отличаются от всех предшествующих своей формой и размерами — они заметно уже, чем остальные (рис. 37, Б). К самому последнему и прикреплена относительно короткая хвостовая игла. У более продвинутых представителей Synzyphosura, опистосома которых состоит лишь из 10 сегментов, все 3 метасомальных сегмента сохраняются). Это обстоятельство позволяет предполагать, что сокращение общего количества сегментов у таких видов было обусловлено не редукцией последнего, а выпадением одного или, скорее всего, слиянием каких-то двух предшествующих сегментов. Косвенным подтверждением подобного предположения может служить наличие у таких форм гипертрофированно развитого тергита непосредственно вслед за сегментом O<sub>1</sub> (рис. 37, В). В этом случае слиянию могли подвергнуться сегменты VIII-O<sub>2</sub> и IX-O<sub>3</sub>.

У Xiphosurida, опистосома которых образована лишь девятью сегментами, самый последний из вошедших в состав торацетрона сегментов (XV, или O<sub>9</sub>) при использовании такой системы отсчета должен рассматриваться как первый сегмент из трех бывших сегментов «заднебрюшия». Однако внешне это практически никак не выражено (см. рис. 38).

<sup>43</sup> В классической работе В. Н. Беклемишева «Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1. Проморфология. Изд. 3-е (М.: Наука, 1964) существует известное противоречие между оригинальным рисунком 122, А и текстом (с. 245). Приведенное выше описание полностью соответствует очень четкому рисунку, созданному на основе комбинации рисунков Р. Е. Снодграсса и П. П. Иванова. В тексте же автор подчеркивает, что в зоне сочленения про- и мезосомы подвергаются изменениям два последних сегмента просомы — VI и VII. Аксиальная доля VI сегмента целиком входит в состав просомы, а «плевры» (так у автора!) частично интегрированы с мезосомой. VII сегмент рудиментарен. Его аксиальная доля (гладбеллярный участок, по Беклемишеву) объединена с просомой, а вот рудиментарные плевры, если они и сохраняются, вместе с частями «плевр» VI сегмента отходят к мезосоме. Фактически ничто из сказанного выше не отражено на упоминавшемся рисунке 122, А.

<sup>44</sup> По поводу состава последней пары ходных ног мечехвостов в литературе высказывалась и другая точка зрения — в более ранних работах флабеллум традиционно рассматривался как модифицированный эпиподит. Более того, так как у мечехвостов основной членик просомальных конечностей 6-й пары довольно отчетливо разделен на две части (см. рис. 40, Г) — прекоксу и коксу, флабеллум, расположенный на прекоксе, вообще должен рассматриваться как преэпиподит. Подробнее см. Примечание <sup>34</sup>.

<sup>45</sup> В более старых работах, в том числе и в учебной литературе (Беклемишев, Догель, Заренков и др.) приведена иная трактовка состава половой крышки и жаберных ножек, основанная на классической работе Стермера (Størmer). Относительно узкое основание разделено на проксимально расположенную прекоксу и собственно дистальную коксу. Прекокса несет очень крупный преэпиподит, который и представляет собой жаберную книжку. На коксе же располагаются лишенный жаберных лепестков широкий и короткий эпиподит и узкий трехчленный телоподит, соответствующий эндоподиту типичной двуветвистой конечности ракообразных.

<sup>46</sup> В настоящем разделе использован современный вариант трактовки состава конечностей скорпиона, который отличается от вариантов, приводимых в других учебных изданиях, в первую очередь и в используемом по сей день «Большом практикуме по зоологии беспозвоночных. Типы кольчатые черви, членистоногие» (А. В. Иванов и др. Ч. 2. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1983). Подробнее — см. табл. 4.

В старых работах (см., например, А. Бяльницкий-Бируля. 1917. Паукообразные. Скорпионы. Фауна России. Петроград. Т. 1, вып. 1) коленный членик, или пателла обычно не учитывался (см. табл. 4). Сейчас эта трактовка практически никем не принимается. Хотя в некоторых современных учебных изданиях можно найти отголоски этой точки зрения. Так, в учебнике «Зоология беспозвоночных в двух томах. Т. 1: от простейших до моллюсков и артропод» (под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. 2008. М. Т-во научных изданий КМК. С. 497.) подчеркивается, что в строении ходных ног скорпионов и псевдоскорпионов (см. ниже) есть общие признаки и, в частности, отсутствие коленного членика (пателлы).

<sup>47</sup> В литературе чаще используется другое название этого таксона — *Uropugi*. Традиционно под этим названием объединяли два, как считается, близкородственных таксона: собственно *Theliphonida* (*Holopeltidia*) s. str. и *Schizomida* (*Schizopeltidia*) (Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1, 2. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008; Рупперт и др. Зоология беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия, 2008). Представители этих двух групп при всем внешнем сходстве, помимо ряда других признаков, отличаются, главным образом, степенью расчлененности пельтидия. У первых он цельный (отсюда и название *Holopeltidia*), у вторых — расчленен на три фрагмента, почему их и называют *Schizopeltidia*.

Сейчас эти две группы преимущественно рассматриваются как два самостоятельных таксона в ранге отрядов. При этом за телифонидами часто сохраняется исходное название — *Uropugi*, за шизопельтидиями — *Schizomida*.

<sup>48</sup> Дистальный отдел педипальпы телифонов поразительно напоминает строение больших хватательных придатков, свойственных некоторым ископаемым палеозойским формам — *Yohioia*, *Leancoilia*, *Haikoucaris*, причем у некоторых представителей этой палеозойской фауны большие хватательные придатки содержали не два, как у современных телифонов, а три и более последовательно расположенных клешневидных элемента. Авторы этих исследований (Walossek, Chen, и др.) выводят подобного рода конструкции из больших хватательных придатков аномалокарид, у которых эти конечности состояли из большого числа последовательно распложенных члеников. При этом на переднем конце каждого членика располагался направленный вперед и немного в сторону мощный апофиз, подобно тому, как это имеет место на пателле педипальп телифонов. Вообще сторонники подобных взглядов связывают происхождение хелицероухих не с трилобитоподобными предками, а именно с аномалокаритами. По их мнению, именно расположенные на самом переднем конце тела большие хватательные придатки аномалокарисов и их непосредственных потомков со временем превратились в специализированные конечности I сегмента — хелицеры, свойственные современным *Chelicerata*.

<sup>49</sup> У некоторых видов имеются две пары омматоидов, тогда как у других они вообще отсутствуют. Снаружи омматоиды прикрыты прозрачной кутикулой, под которой лежит участок специализированного, возможно чувствительного, эпителия. Функция этих образований достоверно неизвестна.

Иногда в учебной литературе (например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008) их не совсем корректно называют «омматидиями». Никакого отношения к этим структурным элементам сложных глаз членистоногих омматоиды телифонов не имеют.

<sup>50</sup> Иногда в литературе их называют г н а т о к о к с а м и.

<sup>51</sup> В литературе можно найти и иную трактовку набора члеников в составе конечностей ложноскорпионов (см., например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008). Считается, что у ложноскорпионов, подобно настоящим скорпионам, в составе просомальных конечностей отсутствует пателла — см. Примечание <sup>46</sup> и табл. 4.

В действительности количество члеников в составе просомальных придатков у представителей разных таксонов ложноскорпионов варьирует от 5 до 7. Уменьшение количества подомеров в составе ножки до 5 — это результат слияния некоторых из них. Семичлениковая конечность возникает в результате дополнительного расчленения одного из члеников. Количество члеников в составе просомальной конечности широко используется как надежный систематический признак при определении семейств и некоторых родов.

<sup>52</sup> В литературе эти образования фигурируют под разными названиями. Одни авторы называют их цилиндрическими органами, другие половыми, или генитальными мешками и т. п. В специальной англоязычной литературе он фигурирует под названием «gam's horn organ», что дословно переводится как орган «рог барана». В спокойном состоянии они действительно напоминают неправильной формы мешки, но в период спаривания они выворачиваются наружу в виде длинных слегка изогнутых рогоподобных придатков (см. с. 000).

<sup>53</sup> Описанные выше процессы по своей сути немного напоминают развитие малощетинковых червей в коконах, которое часто трактуется как скрытый метаморфоз (с. 000). У олигохет развитие оплодотворенного яйца протекает в изолированном от внешней среды пространстве кокона, т. е. вне материнского организма. Формирующиеся зародыши очень рано приобретают эмбриональную глотку и кишку. С помощью последних они усваивают альбумин, которым червь заполняет объем кокона при его формировании. Существенное различие заключается лишь в том, что у олигохет все эти процессы протекают автономно, во внешней среде, тогда как у ложноскорпионов значительно сильнее выражена забота о потомстве, и все развитие молодежи протекает в тесном контакте с материнским организмом.

<sup>54</sup> В научной и учебной литературе можно найти несколько вариантов трактовки состава конечностей сольпуг, в том числе и педипальп. В более старых работах у сольпуг, впрочем, как и у представителей других таксонов паукообразных (скорпионов, лжескорпионов, иксодовых клещей и др.) (см. табл. 4), в составе конечности не упоминается колленный членик, или пателла. Соответственно, «лишний» членик относят к вертлужной области и обозначают как «вертлуг 3-й). Столь же варьируют и трактовки состава дистального отдела ходной ноги — лапки.

<sup>55</sup> Описанная выше опушенность коготков ходных ног свойственна, в первую очередь, сольпугам, относящимся к сем. Galeodidae. У представителей других таксонов основания коготков гладкие и лишены опушения.

<sup>56</sup> В «Зоологии беспозвоночных в двух томах» (Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008) в тексте (с. 498) ошибочно указано, что просомальные стигмы расположены между коксами ходных ног. 3-й и 4-й пар. Тем не менее, на рисунке, сопровождающем текст (илл. 670, Б), положение стигм показано совершенно правильно.

<sup>57</sup> В учебном пособии К. Г. Михайлова «Общая арахнология. Краткий курс. Ч. 1. Введение. Малые отряды». М.: МГУ, Т-во научных изданий КМК, указано, что дыхальца у сольпуг располагаются на втором, третьем и четвертом сегментах опистосомы. Расхождение с вышеприведенными данными обусловлено тем, что автор, как уже неоднократно упоминалось ранее, не включает в состав опистосомы предполовой (VII) сегмент. Отсчет сегментов опистосомы начинается с полового сегмента, который соответственно становится первым сегментом. Естественно, что при этом нумерация последующих сегментов также смещается на один пункт.

<sup>58</sup> Если VII сегмент не включать в состав опистосомы, а рассматривать как самостоятельный предполовой отдел (см. Михайлов К. Г. Общая арахнология. Краткий курс. Ч. 1. Введение. Малые отряды. 2011. Ч. 2 Пауки: морфология, анатомия, биология. 2012. М.: МГУ, Т-во научных изданий КМК), то отмеченное противоречие легко снимается, так как

отсчет сегментов опистосомы в этом случае ведется с VIII сегмента тела. Хотя в настоящем издании принята традиционная точка зрения на положение границы между двумя основными тагами в теле хелицеровых (подробнее см. с. 000), заднюю вздутую часть тела пауков при дальнейшем изложении материала мы будем называть опистосомой.

<sup>59</sup> Сказанное относится не только к рассматриваемому *Araneus diadematus*, но ко всем паукам, иногда объединяемым в большую группу (подотряд) Opisthothelae. В эту группу включают так называемых мигаломорфных пауков (Mysgalomorphae) и высших пауков Aganemothelae. Но в составе таксона Aganemidae выделяют еще подотряд Mesothelae, или членистоногих пауков. Все представители этой небольшой группы характеризуются наличием членистой опистосомы, на дорсальной поверхности которой расположены 11 хорошо развитых тергитов. Правда, на вентральной поверхности стерниты отсутствуют, и количество сегментов полностью подсчитать не удается.

<sup>60</sup> В некоторых учебных пособиях (Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. Изд. 3-е. М.: Высшая школа, 1983. С. 233 и рис. 213) претарзус называют придатком лапки.

<sup>61</sup> У иксодовых клещей, относящихся к родам *Dermacentor*, *Hyalomma* и др., вокруг хоботка, частично или полностью погруженного в покровы позвоночного животного, формируется особый цементный чехол. Для его построения используется специальный клейкий секрет слюнных желез, который выделяется в самом начале акта питания, а позднее уплотняется и затвердевает.

## MANDIBULATA — ЧЕЛЮСТНЫЕ ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

В таксон Mandibulata традиционно включают три крупные клады, у представителей которых, как уже было сказано ранее, в состав ротового аппарата входят специализированные ротовые конечности — мандибулы, или верхние челюсти. Это «ракообразные» — Crustacea, «насекомые», или шестиногие — Hexapoda и многоножки — Mugiapoda. Таксономический статус перечисленных групп, которым ранее обычно присваивали ранг *классов*, и их возможные родственные связи в настоящее время активно обсуждаются. Выше уже говорилось, что Hexapoda и Mugiapoda долгое время рассматривались как близкородственные таксоны, вместе составляющие обширный надтаксон Tracheata<sup>62</sup>, или трахейнодышащие. Однако в настоящее время существование этой группы уже никем не поддерживается. И результаты многочисленных исследований, выполненных с использованием методов молекулярной биологии, и данные современных нейроморфологических работ однозначно показали, что между многоножками и шестиногими сколько-нибудь близкое родство отсутствует. Во всех филогенетических построениях многоножки оказывались значительно ближе к хелицеровым, чем к «ракообразным» и шестиногим. А вот родство двух последних групп выявлялось достаточно отчетливо. Некоторые исследователи предложили объединять раков и шестиногих в одну группу Pancrustacea (или Tetraconata см. ниже). Естественно, что сохранение таксона Mandibulata в этом случае теряло всякий смысл. Подобное решение выглядело вполне логичным, так как, на первый взгляд, подтверждалось и результатами более ранних работ, авторы которых считали, что представители разных таксонов приобретали «челюсти» (мандибулы) независимо друг от друга. Соответственно состав и природа этих придатков существенно различаются. У многоножек вся конечность соответствующего сегмента превращалась в мандибулу, тогда как у «ракообразных» и шестиногих от конечности сохранялся только основной членик (кокса) с мощно развитой гнато базой (гнато базический тип мандибул) (S. Manton).

В конечном счете, идея С. Мэнтон о независимом происхождении мандибул представителей разных групп членистоногих не нашла своего подтверждения и сейчас оставлена. А вот близкое родство «ракообразных», или хотя бы части из них, с шестиногими было неоднократно подтверждено с использованием широкого спектра современных методов исследования. В первую очередь, это построение многочисленных филогенетических деревьев на основе анализа нуклеотидных последовательностей разных генов (18S РНК, 28S РНК, «одно-копийные» белок-кодирующие гены). На эти работы хорошо накладываются результаты современных нейроморфологических исследований. Детальное изучение нервной системы и, в частности, передних ее отделов показало, что у «ракообразных» и шестиногих она устроена очень сходно, что лишний раз подтверждает тесное родство этих групп (S. Harzsch; M Fanenbruck, S. Harzsch, и др.). Еще более разительным представляется сходство строения омматидиев их сложных глаз

(подробнее см. с. 000 и 000). Именно эту особенность отражает использование некоторыми исследователями (W. Dohle) для обозначения всей совокупности «ракообразных» и шестиногих названия Tetraconata. По сути дела, оно полностью синонимично упоминавшемуся ранее названию Pancrustacea.

Определение положения Myriapoda (многоножек)<sup>63</sup> в системе Arthropoda оказалось более сложной задачей. Результаты разных молекулярно-биологических исследований не дают однозначного ответа. Одни исследователи полностью отделяют многоножек от Tetraconata и сближают их с хелицеровыми. Для обозначения подобной группировки было предложено название Paradoxopoda (Mallatt et al.). Таким образом, группа Paradoxopoda, включающая хелицерных и многоножек, рассматривается как сестринская по отношению к группе Tetraconata (= Pancrustacea), в составе которой объединены «ракообразные» (Crustacea) и шестиногие (Hexapoda). Эта точка зрения, хотя и успела найти отражение в некоторых современных учебных изданиях (см., например, «Зоология беспозвоночных в двух томах». Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 2. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. С. 902), однако, общепринятой так и не стала.

Многие специалисты, основываясь на результатах детального изучения особенностей развития членистоногих и анализа структуры строения их ЦНС, предлагают сохранить таксон Mandibulata. Правда, многоножки и в этом варианте филогении никак не связаны с Hexapoda, а выступают как самостоятельная группа, сестринская по отношению к Tetraconata (= Pancrustacea). Кроме того, было показано, что конфигурация филогенетических деревьев зависит как от выбора генов—маркеров, так и от выбора внешних групп (out groups).

Существование группы Tetraconata было убедительно подтверждено при создании филогенетического древа на основе анализа последовательностей однокопийных белок-синтезирующих генов (Regier et al.). И в этом варианте филогении «раки» и шестиногие формируют огромный монофилетический таксон, для обозначения которого авторы используют название Pancrustacea. Myriapoda и Tetraconata (= Pancrustacea) представляют собой два сестринских таксона в составе надтаксона Mandibulata.

## TETRACONATA (= PANCRUSTACEA)

Этот таксон, реальность которого ныне признается большинством специалистов, объединяет в своем составе несколько достаточно обособленных групп первичноводных членистоногих, ранее известных под общим названием Crustacea, или «ракообразные», и большую группу наземных организмов — Hexapoda, или шестиногие (в отечественной учебной литературе они до сих пор часто фигурируют под общим названием *насекомые*) (см. ниже, с. 000). В настоящее время оснований для объединения «раков» и «насекомых» в один таксон накопилось много. Это и практически одинаковое строение омматидиев их сложных глаз (см. ниже), и удивительное сходство организации передних отделов их ЦНС, и некоторые общие черты в закладке и развитии нервной системы.

Единодушие исследователей относительно монофилии Tetraconata не означает такого же единства взглядов на таксономическую структуру самого этого таксона. Широкое распространение получила точка зрения, согласно которой Crustacea (ракообразные) и Hexapoda (шестиногие) представляют собой два сестринских монофилетических таксона. Однако, наряду с этим, некоторые исследователи предполагали, что «Crustacea» — это парафилетическая группировка, представленная несколькими обособленными кладами, один из которых (Miracrustacea) и включает Hexapoda. Основанием для подобных высказываний служили данные не только молекулярно-биологических работ, но и результаты нейроморфологических исследований.

Согласно современным взглядам, таксон Tetraconata подразделяется на два неравных по объему субтаксона — Oligostraca и Altocrustacea. Первый включает небольшое количество древних и крайне специализированных свободноживущих и паразитических групп. Это, прежде всего, Ostracoda, или ракушковые раки, эктопаразиты рыб Branchiura, или карповые вши, крайне специализированные эндопаразиты рептилий, птиц и млекопитающих Pentastomida, или пятиустки, и др. Некоторые из этих таксонов ранее входили в состав явно сборной группы «Maxillopoda».

Altocrustacea, напротив, объединяют в своем составе основной массив бывших «Crustacea». Правда, и они разделяются на два субтаксона — Vericrustacea и Miracrustacea. Первый из них — Vericrustacea включает практически все главные группы «ракообразных»: это большая и достаточно гетерогенная группа жаброногих раков Branchiopoda, состоящая из Anostraca (см. с. 000) и Phyllopoda, т. е. листоногих раков (см. с. 000). Сюда же относятся и, так называемые, высшие раки, или Malacostraca, в состав которой входят и десятиногие, или Decapoda (см. с. 000), веслоногие рачки, или Copepoda, уsonoгие раки, или Cirripedia, и др.

Miracrustacea объединяет два сестринских таксона Xenocarida и Hexapoda. Ксенокариды представляют особый интерес, так как включают ракообразных, сохранивших ряд очень архаичных признаков. В частности это Remipedia, у которых тагмозис проявляется только в обособлении головы (см. с. 000 и рис. 70, А). Что же касается сестринского таксона Hexapoda, то это и есть бывший класс Insecta, или насекомые — самая многочисленная группа животных на нашей планете (см. с. 000).

Главным морфологическим признаком, общим для всех упомянутых выше и столь несхожих между собой организмов, является строение их сложных глаз, точнее, омматидиев, из которых и построены сложные глаза. Выше уже было сказано, что омматидиям мечехвостов (см. с. 000) свойственно непостоянство клеточного состава. Более того, в процессе постэмбрионального развития мечехвостов омматидии увеличиваются в размерах, а количество образующих их клеток растет. В составе же самого омматидия отсутствуют клетки хрустального конуса.

Омматидии Tetraconata характеризуются альтернативными признаками. Количество образующих клеток невелико и, по большей части строго постоянно. Снаружи каждый омматидий одет прозрачной кутикулой, под которой располагаются всего **две** клетки. У «ракообразных» — это так называемые **к о р н е а г е н**

ные клетки, которые представляют собой специализированные клетки гиподермы. В омматидиях Nephropoda эти клетки соответственно замещаются **двумя** более специализированными первичными пигментными клетками. Далее залегает специальная светопреломляющая структура — хрустальный конус. Он образован всего **четырьмя** клетками — клетками конуса (cone cells), от каждой из которых в проксимальном направлении отходит тонкий отросток. Проксимальный отдел омматидия образован **восемью** клетками ретикулы. Они плотно прилегают друг другу, образуя цилиндрический столбик. По оси этого столбика располагается рабдом — светочувствительный элемент омматидия, образованный плотно упакованными микроворсинками клеток ретикулы. Вокруг рабдома, между клетками ретикулы, и залегают упоминавшиеся ранее 4 отростка клеток хрустального конуса. Вся эта конструкция по периферии окружена дополнительными пигментными клетками, количество которых, в отличие от других клеточных элементов омматидия, варьирует.

Универсальность этой схемы клеточного состава омматидиев в пределах группы Tetraconata не вызывает сомнений. Гомологичность описанных выше структур подтверждается не только удивительным сходством образуемых ими конструкций. Так, было показано, что клетки кристаллического конуса и «ракообразных», и шестиногих характеризуются очень близким химизмом — они содержат идентичный специфический гликопротеин. Очень сходно протекают и процессы формирования омматидиев у представителей рассматриваемых групп.

Принимая в целом приведенную выше систему Tetraconata, мы, тем не менее, в дальнейшем при изложении материала в какой-то мере сохраним парафилетическую группу «Crustacea». Будучи очень древними первичноводными организмами (палеонтологическая летопись некоторых «ракообразных» прослеживается с Нижнего Кембрия), «Crustacea» сохранили ряд общих достаточно архаичных особенностей организации, в том числе и обусловленных водным образом жизни. Это обстоятельство позволяет привести общую характеристику рассматриваемой группы.

### «Crustacea» («ракообразные»)

Эта парафилетическая группа объединяет большое количество разнообразных первичноводных организмов, широко распространенных как в морях, так и в пресных водоемах. Отдельные представители разных таксонов вторично перешли к амфибионтному и даже к наземному образу жизни. Немало среди «ракообразных» и паразитов. В соответствии с современными представлениями, к «ракообразным» относятся несколько уже упоминавшихся выше таксонов высокого ранга: Remipedia, Cephalocarida, Anostraca, Phyllopoда, Malacostraca, Copepoda, Cirripedia и др.<sup>64</sup> Морфологическое разнообразие «ракообразных» исключительно велико. Прежде всего, это касается количества сегментов, входящих в состав их тела, и особенностей тагмозиса.

Количество сегментов у представителей разных таксонов сильно варьирует. Copepoda, например, характеризуются «коротким» телом — число сегментов в их



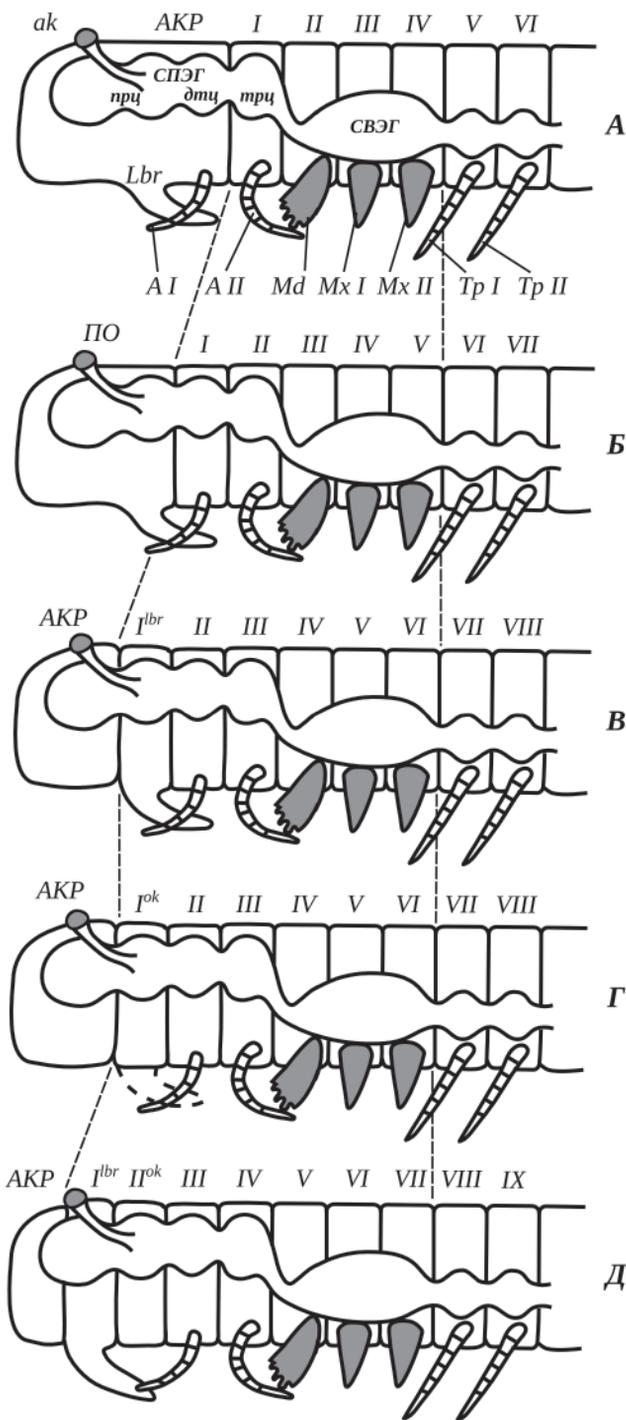


Рис. 71. Сегментарный состав головы «Mandibulata», на примере ракообразных.

Схемы А–Д отражают взгляды разных авторов (А — по: Snodgrass; Б — по: Sholtz, Edgecombe, схема сегментации, принятая в настоящем издании; В — по: Rempel, Pross и др.; Г — по: Walossek и др.; Д — по: Ott-Schmidt и др.).

Римские цифры I–IX — порядковые номера сегментов; АКР — акрон; дтц — дейтоцеребрум; ПО — преантеннальный отдел; прц — протоцеребрум; СВЭГ — субэзофагальный ганглий; СПЭГ — супразофагальный ганглий; трц — тритоцеребрум; А I — антенны I, А II — антенны II, Lbr — лабрум, Md — мандибулы (верхние челюсти), Mx I — первая пара нижних челюстей, Mx II — вторая пара нижних челюстей, ok — глаза, Tr — торакальная ножка (торакопода). Остальные пояснения в тексте.

теле не превышает 15. В то же время представители ряда групп обладают «длинным» телом, которое состоит из 45–49 сегментов (Remipedia; Notostraca, или щитни — см. с. 000). В большинстве случаев взрослые особи конкретного таксона характеризуются постоянством сегментарного состава. Наряду с этим есть группы (например, Notostraca), у которых число сегментов варьирует от 30 до 49.

Тагмозис «ракообразных» по сравнению с другими таксонами членистоногих также чрезвычайно разнообразен. У представителей разных групп варьируют и набор тагм, и количество образующих их сегментов, и степень интеграции (объединения) сегментов в пределах конкретной тагмы. Иногда тагмы могут объединяться друг с другом целиком, а иногда лишь часть сегментов, исходно относящихся к одной тагме, входит в состав соседней (рис. 70, А, В, Д, Е).

У «ракообразных» постоянным сегментарным составом обладает лишь «голова» — *cephalon*., Согласно принятой в настоящем издании схеме, она включает преантеннальный отдел (ПО) и *п я т ь*<sup>65</sup> головных сегментов (рис. 71, Б).

На ПО располагаются глаза (см. ниже с. 000, 000), а на последующих пяти сегментах соответственно две пары антенн и три пары ротовых конечностей: I сегмент — А I, II — А II. III — мандибулы, или верхние челюсти (Md), IV — максиллы I, или первая пара нижних челюстей (Mx I), V — максиллы II, или вторая пара нижних челюстей (Mx II). В редких случаях (например, у Cephalocarida) Mx II по своему строению практически еще ничем не отличаются от конечностей торакса — ходных ног (рис. 70, Г).

Степень слияния сегментов головы у «ракообразных» варьирует. Всегда объединяются ПО и антеннальные сегменты (По+I+II). Продукт их интеграции обозначается как *протоцефалон*, или *первичная голова* (см. рис. 70, Б, В). Челюстные сегменты при этом могут оставаться свободными (см. рис. 70, Б и с. 000) или объединяться с последующими сегментами торакса, образуя вторичную сложную тагму — *гнатоторакс*, или *челюстегрудь* (см. рис. 70, В и с. 000). Чаще, однако, сегменты головы полностью сливаются друг с другом. При этом образуется прочная и компактная головная капсула. У представителей ряда таксонов к ней вторично присоединяются 1–2 первых грудных сегмента. Образующийся отдел тела традиционно называется *сложной головой*, или *синцефалоном* (рис. 70, А, Д). Если с головой объединяются несколько или даже все торакальные сегменты, то такую сложную тагму называют *цефалотораксом*, или *головогрудью*. Торакальные сегменты, не вошедшие в состав синцефалона или цефалоторакса и часто остающиеся свободными, образуют *перен* (рис. 70, В, Д, Е).

Сегментарный состав груди и брюшка у «ракообразных» варьирует даже у представителей таксонов не очень высокого ранга. Сами эти две тагмы различаются судьбой расположенных на них конечностей. В подавляющем большинстве случаев только торакс несет конечности — *торакоподы*, которые очень часто локомоторную функцию совмещают с рядом других, — в первую очередь, с пищедобывающей и дыхательной. Торакоподы передних грудных сегментов, вошедших в состав цефалоторакса (синцефалона), участвующие в добывании

и измельчении пищи, называются максиллопедами, или ногочелюстями (Mxp). Ножки остальных грудных сегментов — переона, называемые переподами (Ppr), чаще всего используются для локомоции и дыхания. Абдомен, или плеон, как правило, конечностей лишен. Значительно реже (например, у Malacostraca — см. с. 000) все туловищные сегменты снабжены парными придатками. Однако в таких случаях грудные и брюшные конечности (плеоподы) сильно отличаются друг от друга и по своему строению, и по выполняемым ими функциям (см. с. 000).

В очень редких случаях тагмозис ограничивается только цефализацией, (например, у Remipedia) — многочисленные туловищные сегменты остаются свободными и, главное, гомономными.

Завершается тело «ракообразных» тельсоном, который, по общепринятому мнению, не является сериальным гомологом. Обычно на тельсоне располагаются два придатка, образующие фуруку (вилочку).

Исходно «ракообразным» присущи двуветвистые конечности, состоящие из основания — протоподита и расположенных на нем двух ветвей экзоподита и эндоподита. Протоподит состоит из двух члеников — коксоподита и базиподита. Ветви всегда располагаются на базиподите. Экзоподит чаще всего состоит из основного довольно крупного членика и узкого терминального жгута, разбитого на многочисленные кольца. Эндоподит, напротив, образован серией дифференцированных подомеров. Непосредственно к базиподиту примыкает ишиоподит, а далее по направлению к концу конечности последовательно располагаются мероподит, карпоподит, проподит и дактилоподит (см. рис. 88, Д–Ж).

Иногда на члениках протоподита развиваются дополнительные придатки — экзиты (см. с. 000, 000) и эндиты (см. с. 000, 000). Крупные экзиты, выполняющие функцию жабр, часто обозначаются как эпиподиты (см. с. 000, 000, 000). Самый проксимальный эндит называется гнатобазой (см. с. 000).

Перечисленные выше отделы двуветвистой конечности далеко не всегда сохраняются у «ракообразных». Чаще всего имеет место утрата одних (обычно это экзоподит) и гипертрофированное развитие других структур (например, коксоподита и гнатобазы). Прежде всего, это обусловлено региональной морфологической и функциональной специализацией конечностей, которые приобретают строение, наиболее полно соответствующее выполнению той или иной функции (локомоторной, дыхательной, половой, жевательной и т. п.).

Описанный выше тип конечности, состоящей из относительно узких и хорошо обособленных почти цилиндрических члеников, получил название стеноподии (см. рис. 88). Одной из широко распространенных модификаций стеноподий являются хелпеды, или *клешненосные конечности*. Настоящая клешня (хела) формируется двумя терминальными члениками стеноподии: на проподите рядом с основанием дактилоподита образуется массивный направленный вперед вырост (неподвижный палец клешни), к которому с большим усили-

ем может прижиматься сохраняющий подвижность дактилоподит — подвижный палец клешни (см. рис. 88, Г).

Во многих случаях вместо настоящей клешни развивается более просто устроенная ложная клешня, или подклешня (субхела). Она также образована двумя концевыми члениками конечности — проподитом и дактилоподитом. Но в этом случае дактилоподит расположен терминально на свободном конце проподита. Правда, он обладает значительной подвижностью и способен почти мгновенно отгибаться назад, с силой прижимаясь по всей длине к проподиту. Вся эта конструкция немного напоминает перочинный нож с откидывающимся вперед лезвием <sup>66</sup>.

Однако очень часто «ракообразные» обладают практически нерасчлененными, листовидными конечностями, которые называются ф и л л о п о д я м и (см., например, рис. 74, 79, 85). Встречаются и промежуточные варианты между этими двумя состояниями.

Кутикула, одевающая тело «ракообразных», часто бывает очень твердой. Это достигается не только за счет склеротизации, но и минерализации — в толще кутикулы в значительном количестве откладываются минеральные соли, в первую очередь  $\text{Ca}^{++}$  [ $\text{CaCO}_3$  и  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ].

Свободные сегменты сохраняют свой набор кутикулярных склеритов (см. с. 000), однако в тех случаях, когда интеграция сегментов заходит достаточно далеко, их перекрывает сплошной кутикулярный щит. В первую очередь, это имеет место на переднем конце тела. При слиянии только головных сегментов образуется головная капсула, к которой спереди снизу крепятся антенны и ротовые конечности. Когда же образуется цефалоторакс (или гнатоторакс), его накрывает к а р а п а к с или «г о л о в о г р у д н о й щ и т» <sup>67</sup> (подробнее см. с. 000, 000, 000). Длина последнего варьирует у представителей разных таксонов. В одних случаях он закрывает только синцефалон или короткий цефалоторакс, тогда как все свободные сегменты груди остаются неприкрытыми. В других же он достигает заднего конца торакса, а иногда заходит и на брюшко

Мышечная система «ракообразных» сложно дифференцирована. В компактных тагмах, возникающих в результате частичного или полного слияния сегментов (cephalon, thorax, cephalothorax и др.), мышцы по большей части представлены специализированными пучками, обеспечивающими работу конечностей и отдельных внутренних органов (например, жевательного желудка у Decapoda — см. с. 000 и рис. 92, 93). Строго выраженная метамерность в их расположении часто утрачивается. В тагмах же, сегменты которых сочленены подвижно, продольно, косо и поперечно ориентированные мышечные пучки располагаются более или менее правильными метамерными группами (см. рис. 91, А, Б) и даже отдаленно не напоминают мышечные элементы кожно-мускульного мешка разных червей. Такие тагмы сохраняют гибкость и могут активно сгибаться и разгибаться.

Пищеварительная система «ракообразных», как правило, разделена на несколько четко обособленных отделов. Самый передний — б у к к а л ь -

ный — спереди ограничен верхней губой (лабрумом), а с боков и сзади — комплексом ротовых конечностей, а иногда и максиллопед (ногочелюстей). Этот комплекс придатков окружает и частично прикрывает снаружи ротовое отверстие, от которого и берет начало собственно пищеварительный тракт. Ротовое отверстие расположено не терминально на переднем конце тела, а смещено назад, что обуславливает J-образную форму пищеварительного тракта. Ротовое отверстие ведет в эктодермальную переднюю кишку, которая сначала направляется немного вперед и вверх, а затем круто поворачивает назад. Она может быть представлена относительно просто устроенным коротким трубчатым пищеводом или подразделяться на несколько участков (собственно пищевод, жевательный (кардиальный) желудок, пилорический желудок и т. п. — см. рис. 92, А, Б). В энтодермальную среднюю кишку в самом начале впадают протоки двух печеночных выростов. Протяженность средней кишки у представителей разных таксонов варьирует в широких пределах. Существует известная корреляция между степенью развития печеночных выростов и длиной средней кишки. Если выросты не велики, то кишка, как правило, длинная (см. рис. 72, А; 77), и наоборот, если выросты развиты сильно и превращаются в настоящую «дольчатую» печень, то средняя кишка становится очень короткой (рис. 92). Завершается пищеварительный тракт эктодермальной задней кишкой. Последняя выстлана кутикулой. Длина задней кишки напрямую зависит от длины средней кишки. Анальное отверстие обычно расположено на вентральной поверхности тельсона.

Гемоцель, как правило, хорошо развит. Только у маленьких раков он имеет вид общей полости, нерасчлененной на отдельные участки. Значительно чаще он представлен системой синусов и более узких лакун. У крупных «ракообразных» заметно выделяется система венозных синусов, по которым гемолимфа собирается в окружающий сердце перикардиальный синус<sup>68</sup>.

Центральные отделы кровеносной системы, как правило, хорошо выражены лишь у крупных форм, у которых они представлены сердцем и самыми толстыми сосудами — аортой и артериями. Сердце трубчатое или мешковидное. Трубочатое сердце обычно представляет собой серию метамерно расположенных камер, отделенных друг от друга узкими перетяжками. Из гемоцеля в полость сердца гемолимфа поступает во время диастолы через остии — небольшие отверстия, снабженные клапанами. При систоле она выталкивается в крупные сосуды (артерии), наличие которых хоть в какой-то мере обеспечивает направленное движение гемолимфы к главным органам (мозг, брюшная нервная цепочка и т. п.). Даже крупные сосуды ракообразных лишены собственной эпителиальной выстилки.

У маленьких раков сосуды полностью редуцируются, хотя сердце еще может сохраняться (см. с. 000 и рис. 77, 80). Есть формы, у которых исчезает и сердце.

Выделительная система «ракообразных» исходно представлена двумя парами модифицированных целомодуктов<sup>69</sup>. Они всегда строго приурочены к головным

сегментам — А II и максилл I и соответственно называются антеннальными и максиллярными железами. У современных форм, как правило, сохраняется только одна пара целомодуков.

Каждый целомодук состоит из относительно небольшого деривата целома соответствующего сегмента и компактно упакованного извитого протока (рис. 95) Нефридиопоры располагаются у основания соответствующих ротовых конечностей.

У «ракообразных» можно найти практически все варианты организации ЦНС — от типичной брюшной нервной лестницы до максимально конденсированной нервной массы, включающей все сегментарные туловищные ганглии.

К обычному для большинства членистоногих набору органов чувств у некоторых «ракообразных» добавляются органы равновесия — типичные статокиты.

«Ракообразные» в своем подавляющем большинстве раздельнополы, хотя среди них встречаются и синхронные, и последовательные гермафродиты. У представителей ряда таксонов широко распространен партеногенез. Парные по происхождению гонады часто сливаются в одну половую железу, но гонодукты, тем не менее, остаются парными. Копулятивный аппарат пениального типа. Очень часто роль penisов берут на себя специализированные конечности — гоноподии. Оплодотворение наружно-внутреннее — обычно с помощью сперматофоров. Достаточно часто встречается забота о потомстве: самки вынашивают на себе развивающиеся яйца, а иногда какое-то время и молодь. Для некоторых «ракообразных» характерен хорошо выраженный половой диморфизм, проявляющийся не только в разном строении половых придатков, но и в размерах самцов и самок. Очень широко распространены у «ракообразных» карликовые, и часто морфологически недоразвитые самцы.

Большинству «ракообразных» свойственно меробластическое (поверхностное) дробление, правда, у ряда форм имеет место и настоящее голобластическое дробление, иногда внешне напоминающее спиральное дробление *Spiralia*.

У очень многих «ракообразных», представляющих самые разные таксоны, развитие яйца оканчивается формированием личинки — науплиуса (рис. 75, А). Тело личинки образовано ПО и первыми тремя сегментами (I–III), несущими соответственно три пары конечностей — А I, А II и Md, которые используются как сенсорный, локомоторный и пищедобывающий аппарат. На переднем конце тела у личинок многих видов располагается свойственный только ракообразным так называемый науплиальный (науплиусов) глаз — фоторецепторный орган, включающий несколько (3–4) простых глазков. Последующее развитие личинки протекает по типу анаморфоза — в процессе каждой очередной линьки в зоне роста, расположенной по переднему краю тельсона, последовательно закладываются недостающие сегменты. Несколько позднее на них формируются соответствующие конечности.

Наблюдаемое у многих представителей таксона смещение ранних этапов развития на период нахождения зародыша в яйце приводит к тому, что во внешнюю

среду выходят личинки, достигшие более поздней стадии развития. Прежде всего, это так называемые м е т а н а у п л и у с ы. Тело последних включает не 3, а большее количество сегментов, которые уже несут в разной степени сформированные конечности.

Очень часто яйцо покидает непополовозрелый организм с практически полным набором сегментов. Во всяком случае, все сегменты абдомена и замыкающий тельце тельсон хорошо выражены (см. рис. 100), но плеоподы на них отсутствуют. В то же время, сегменты переона остаются недоразвитыми, зачатки переопод на них, если и закладываются, то, как правило, в количестве одной-двух пар. Морфологически и биологически такие личинки (протозоа, зоа (мизис), филлосома и др.) очень сильно отличаются от взрослых половозрелых особей. И в подобных случаях метаморфоз обязательно включает в себя несколько линек, которые, однако, не сопровождаются последовательным формированием новых туловищных сегментов.

Замыкают этот ряд формы, для которых характерно прямое развитие — из яиц вылупляются молодые миниатюрные особи (ювенили), отличающиеся от взрослых форм лишь размерами и отсутствием функционирующей половой системы.

## Branchiopoda, или жаброногие раки<sup>70</sup> (надкласс)

*Материал.* Для знакомства с жаброногими раками можно использовать разных представителей, относящихся к двум основным таксонам — Anostraca и Phyllopoda. Предлагаемые объекты (за исключением щитней) легко культивируются в лабораторных условиях, что позволяет на занятиях иметь наряду с тотальными препаратами и массовый живой материал.

Для знакомства с группой Anostraca лучше всего использовать широко распространенную артемию [*Artemia* sp. (*salina* ?)]. В южных районах эти рачки в изобилии встречаются в солоноватых водоемах. Постоянная культура артемий легко поддерживается в лабораторных условиях. Доступны и яйца артемий, которые в высушенном состоянии можно хранить длительное время. Это позволяет к моменту проведения занятия получать разновозрастный материал по развитию рачков — науплиусов, ранних и поздних метанауплиусов и т. д. Демонстрация живых рачков и стадий их развития крайне желательна, ибо позволяет наглядно продемонстрировать работу конечностей.

Особенности организации Phyllopoda можно продемонстрировать на двух примерах: Anomopoda (часть Cladocera) и Notostraca. Из ветвистоусых рачков наиболее доступны виды рода *Daphnia* (*D. pulex* и др.). Они легко поддерживаются в лабораторных культурах, что позволяет на занятиях работать с живым материалом. Это важно, ибо тотальные окрашенные препараты менее информативны. Некоторые особенности организации и, главное, особенности работы торакальных конечностей, более наглядно можно продемонстрировать на рачках рода *Simocephalus*, которые тоже легко культивируются в лабораторных условиях.

Щитни (Notostraca), которые не поддаются устойчивому культивированию в условиях учебной лаборатории, заранее заготавливаются в природе в период их массового размножения во временных водоемах. Отловленных рачков фиксируют либо непосредственно 70°-ным спиртом, либо 4%-ным нейтральным формалином. Однако для длительного хра-

нения их следует также перевести в 70°-ный спирт. В дальнейшем фиксированных рачков используют как раздаточный материал.

Удобнее всего работать с крупными, достигающими 4–4,5 см в длину рачками *Lepidurus arcticus*. Этот холодолюбивый вид в летние месяцы в массовых количествах размножается в арктических тундровых озерах. Более доступен, однако, *Lepidurus apus*. Эти не очень крупные, но более теплолюбивые рачки периодически с апреля до сентября в больших количествах появляются в небольших (часто временных) водоемах средних широт.

### **Anostraca, или голые жаброногие раки (класс)**

Сравнительно небольшая группа, включающая не более 200 современных видов. Характерной особенностью всех представителей этого таксона является отсутствие у взрослых животных настоящего карапакса. Все сегменты за исключением антеннальных, максиллярных и генитальных, остаются свободными (см. рис. 70, Б). Количество туловищных сегментов (торакальных и абдоминальных) варьирует у представителей разных таксонов.

#### **ПРЕПАРАТ — строение жаброногого рачка *Artemia* sp. (*salina*?)** (рис. 72, А, Б; 73, А–В)

*Методические указания.* На занятиях изучают тотальные препараты, изготовленные из половозрелых рачков, окрашенных кармином. При наличии богатой лабораторной культуры можно выдавать и временные препараты. Для этой цели лучше использовать не очень крупных, неполовозрелых рачков. Студентам на руки выдают два препарата — самца и самку. Сначала под биноклем необходимо зарисовать внешний вид самки, а затем под малым увеличением микроскопа детально разобрать строение головы самца. Третий и четвертый рисунки — это генитальные отделы (половые системы) половозрелых самца и самки. Для их изучения используют и малое, и большое (объектив 40<sup>x</sup>) увеличения микроскопа. Детали внутреннего строения (в первую очередь, пищеварительную и кровеносную системы) можно хорошо рассмотреть на временных препаратах, приготовленных из живых рачков.

Отдельно следует познакомиться с особенностями движения артемий. Для этого их помещают в часовые стекла или маленькие чашки Петри с небольшим количеством жидкости, достаточным, однако, для того, чтобы рачки могли плавать. В культуральную жидкость можно добавить небольшое количество любой мелкодисперсной взвеси — культуру одноклеточных зеленых или диатомовых водорослей, растертую тушь и т. п. Это позволит наблюдать за работой грудных конечностей, которые, кроме локомоторной, выполняют еще и пищедобывающую функцию.

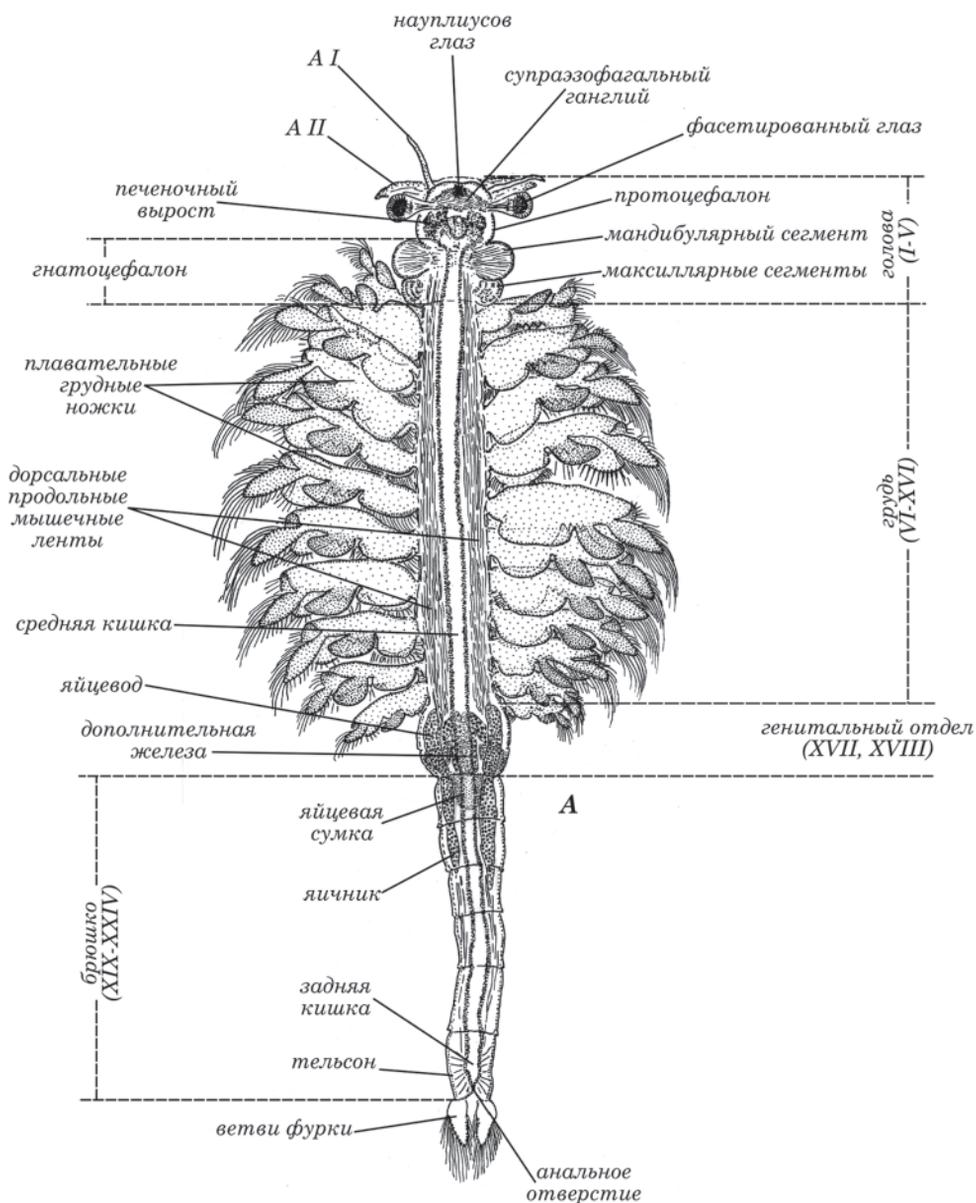
Тело половозрелого рачка достигает в длину 10–12 мм. В учебной литературе традиционно в составе тела артемий выделяют три основных отдела — голову, грудь и брюшко. Границы между ними кажутся хорошо выраженными, благодаря характерному распределению листовидных плавательных ножек. Последние приурочены исключительно к грудным сегментам. Однако в действительности дело обстоит несколько сложнее, так как между грудными и типичными брюшными сегментами залегают еще два генитальных сегмента, которые, по мнению некоторых исследователей, можно рассматривать как самостоятельную тагму (см. ниже).

Голова (цефалон, cephalon, сегменты I–V) артемии сохраняет отчетливые следы метамерного происхождения. Она начинается *протоцефалон*ом, который представляет собой результат слияния ПО и двух первых сегментов (I, II) — сегментов A I и A II. Протоцефалон соответственно несет сложные, *фасетированные глаза*. Последние располагаются по бокам головы на стебельках. Благодаря этому рачок может менять их положение. Немного впереди и строго по середине залегает так называемый *науплиусов глаз*, который при малом увеличении имеет вид простого пигментного пятна. Однако в действительности это сложная структура, включающая у голых жаброногов три пигментных бокала. Кроме глаз протоцефалон несет две первые пары головных конечностей — *антенны I (A I)* и *антенны II (A II)*. A I имеют вид простых нерасчлененных щупиков. Так как протоцефалон в естественном положении подогнут вниз и немного назад, то они занимают самое переднее положение на передней (фронтальной) поверхности головы и даже могут быть несколько смещены вниз — ближе к вентральной поверхности. Непосредственно за ними лежит пара массивных конических придатков — A II. Последние всегда сильно подогнуты на вентральную поверхность, а их свободные концы обращены назад. Однако при изготовлении тотальных препаратов очень часто стараются отогнуть протоцефалон вперед, что позволяет лучше рассмотреть его придатки. При этом антенны I, естественно, оказываются на «спинной» поверхности, а антенны II заметно смещаются вперед.

За протоцефалон

ом следует второй отдел головы, часто обозначаемый как *гнатоцефалон*. На образующих его сегментах расположены собственно ротовые конечности — челюсти. Самый мощный сегмент головы (III) — *мандибулярный*. Он несет хорошо заметные *мандибулы (Md)*, или верхние челюсти. Каждая мандибула представляет собой массивную, слегка изогнутую кутикулярную пластинку с расширенным, почти сферическим основанием. Свободный конец мандибулы, обращенный к средней линии тела, несет хорошо выраженную жевательную поверхность (рис. 72, Б). В отличие от многих других ракообразных мандибулы артемий лишены мандибулярных щупиков (см. с. 000). В основании мандибул залегают мощные *жевательные* (мандибулярные) *мышцы*. Непосредственно перед мандибулами располагается рот. И рот, и мандибулы снизу прикрыты массивной верхней губой — *лабрум*ом.

Следующие два сегмента гнатоцефалона (IV, V) — максиллярные — полностью сливаются друг с другом. Они несут соответственно *максиллы I (Mx I)* и *максиллы II (Mx II)* — 1-ю и 2-ю пары нижних челюстей (рис. 72, Б). По сравнению с верхними челюстями нижние челюсти развиты значительно слабее. Максиллы I обращены навстречу друг к другу и заканчиваются плоскими кутикулярными гребнями, образованными длинными щетинками. Свободные концы последних заходят под лабрум и почти достигают мандибул. Маленькие максиллы II располагаются за максиллами I и также заканчиваются небольшими гребешками из щетинок.

Рис. 72. *Artemia* sp. (*salina*?).

А — молодая самка, вид со спинной стороны; Б — голова самца, вид с брюшной стороны.

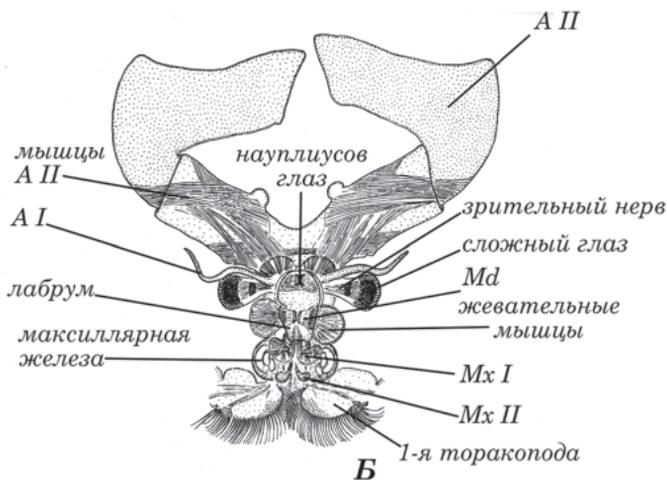


Рис. 72. Продолжение.

Сегментарный состав головы самца и набор располагающихся на них конечностей принципиально такие же (рис. 72, Б). Бросающиеся в глаза отличия касаются лишь А II, которые сильно разрастаются и превращаются в мощный «хватательный» аппарат, которым самец удерживает самку в момент спаривания. Обычно А II подогнуты на вентральную сторону. При изготовлении тотальных препаратов эти придатки, как и А II самок отгибают вперед. При этом становится хорошо видно, что проксимальные членики А II сливаются своими основаниями и образуют непарную пластинку. В самих члениках располагаются мощные мышечные пучки — *мышцы А II*. Дистальные членики, наоборот, уплощены и практически полностью лишены мышц. Их заостренные концы обращены к средней линии тела.

Следующая тагма — это *грудь* (торакс, thorax). У *Artemia* sp. (*salina*?) в ее составе традиционно насчитывают 11 сегментов (VI–XVI), каждый из которых несет по паре нерасчлененных *плавательных грудных ножек*. Эти грудные конечности, или торакоподы представляют собой типичные филлоподии (подробнее см. с. 000, препарат «Строение филлоподии...»). Все торакоподы имеют сходное строение, лишь самые передние и задние отличаются несколько меньшими размерами. У живых артемий с вентральной стороны можно рассмотреть узкую пищевую (иногда ее называют паховой) бороздку, которая тянется вдоль всего торакса по средней линии тела между основаниями конечностей.

Далее располагается так называемый *генитальный отдел*. Он образован двумя слившимися сегментами (XVII, XVIII). Первый из них несет гонопоры. В строении генитального отдела, отчетливо проявляется половой диморфизм. У самок здесь располагается *яйцевая*, или яйценосная *сумка*, часто называемая яйцевым мешком, у самцов — парные копулятивные придатки — пе-

нысы (подробнее см. ниже — рис. 73, А, Б). Эти два сегмента отличаются от предшествующих торакальных и последующих абдоминальных набором Нох-генов, которые экспрессируются в клетках этих отделов в процессе развития рачка.

Последний участок тела — *брюшко* (абдомен, abdomen, сегменты XIX–XXIV) образован шестью цилиндрическими, подвижно сочлененными друг с другом сегментами, лишенными конечностей. Тело рачка завершается *тельсоном*, который несет две *ветви фурки*, снабженные длинными щетинками.

На хороших тотальных препаратах можно рассмотреть некоторые детали строения мышечной системы рачков (рис. 72, А; 73, В). Даже при использовании малого увеличения микроскопа хорошо видны *продольные мышечные ленты* — две *дорсальные*<sup>71</sup> и две вентральные, которые тянутся практически вдоль всего тела — от начала груди до конца брюшка. Первые залегают на уровне кишечника, вторые — сильно смещены в вентральном направлении и лежат по бокам от пищевой бороздки. Иногда бывают видны и трансверсальные (поперечные) сегментарные мышцы.

Специализированные мышечные пучки имеются и в каждой филлоподии, но они будут рассмотрены ниже (см. с. 000, препарат «Строение филлоподии...»). Мощные жевательные мышцы мандибулярного сегмента и хорошо развитые мышечные пучки, расположенные в основании антенн II, были указаны выше (см. рис. 72, Б).

Пищеварительная система устроена относительно просто (рис. 72, А, Б). Ротовое отверстие заметно смещено назад от переднего конца тела и залегает вентрально на протоцефалоне, непосредственно за мозгом. Как уже было сказано выше, спереди и снизу рот прикрыт массивной верхней губой (лабрумом).

Рот ведет в короткую переднюю кишку, которая у артемий представлена просто устроенным коротким пищеводом, выстланным тонкой кутикулой. Последний на обычных тотальных препаратах, как правило, рассмотреть удастся с трудом. Лучше пищевод бывает виден у живых рачков на временных препаратах.

Передний конец средней кишки несет два направленных вперед *печеночных выроста*, которые почти достигают мозга. У взрослых рачков их стенки не гладкие, а образуют короткие и массивные дивертикулы. Сама *средняя кишка* в виде простой трубки тянется через все тело рачка. Ближе к заднему концу брюшка она соединяется с короткой *задней кишкой*, которая, как и пищевод, имеет кутикулярную выстилку. *Анальное отверстие* располагается на тельсоне.

Кровеносная система рачков представлена только трубчатым *сердцем* (см. рис. 73, В), залегающим непосредственно над кишкой. На тотальных препаратах его можно рассмотреть лишь с некоторым трудом, но у живых рачков оно видно очень хорошо. Сердце тянется от максиллярных сегментов до заднего конца брюшка. Оно разбито на отдельные, расположенные строго метамерно *камеры*. Каждая камера снабжена парой боковых остий, а самая последняя, расположенная в заднем конце брюшка, терминально несет непарную остию. Спереди сердечная трубка открывается широким отверстием, через которое гемолимфа



ющего собой дериват целома, и сильно извитого протока, образующего несколько плотно упакованных петель. Нефридиопор расположен у основания Мх II.

Из деталей строения ЦНС на тотальных препаратах хорошо бывает виден только мозг — *супраэзофагальный* (надглоточный) *ганглий* (рис. 72, А). Он вытянут в поперечном направлении в самой передней части головы и состоит из двух боковых утолщенных долей и соединяющей их толстой и короткой комиссуры.

Дорсально, над мозгом лежит *науплиусов глаз*. Фактически он состоит из трех простых глазков, пигментные бокалы которых тесно сближены друг с другом. Увидеть это можно лишь при использовании большого увеличения (объектив 40×). На переднем же конце головы, только по бокам, на длинных и подвижных стебельках располагаются парные *сложные* (фасетированные) *глаза*. Они соединены с боковыми долями мозга толстыми *зрительными*, или оптическими *нервами*.

Половая система самок представлена двумя относительно короткими *яичниками* (рис. 72, А; 73, Б). Они залегают в генитальных сегментах, а их проксимальные концы заходят в передние (XIX–XXI) брюшные сегменты. От дистальных концов яичников берут начало короткие *яйцеводы*, которые, сначала направляются вперед, затем, образуя *петлю*, поворачивают назад и открываются в непарную расширенную маточную камеру (матку). За счет последней формируется объемистая *яйцевая сумка* (яйцевой мешок)<sup>72</sup>. В ней и накапливаются формирующиеся *яйца*. Здесь же располагается и *дополнительная железа* женской половой системы. У только приступающих к размножению самок она компактная и занимает медиальное положение (см. рис. 72, А), тогда как у полностью созревших особей, мешок которых заполнен большим количеством одетых плотной оболочкой яиц, она образует многочисленные отростки и петли (рис. 73, Б). Наружу яйцевой мешок открывается *непарным женским гонопором*, расположенным на конце небольшого выроста.

Органы мужской половой системы (рис. 73, А) также приурочены к ограниченному количеству передних брюшных сегментов. Начинаются парные *семенники* во 2–3-м абдоминальных сегментах (XX, XXI) и тянутся вперед — в генитальные сегменты. Их дистальные концы плавно переходят в *семяпроводы*, которые практически сразу поворачивают назад и преобразуются в расширенные *семенные пузырьки*. От последних берут начало более узкие извитые протоки. Они заканчиваются в *парных пенисах*, широкие и массивные основания которых сливаются друг с другом.

### **ПРЕПАРАТ — строение филлоподии *Artemia* sp. (*salina?*)**

(рис. 74)

*Методические указания.* На занятиях изучают постоянные препараты, изготовленные из отпрепарированных филлоподий *Artemia* sp. (*salina?*). Сначала с использованием бинокуляра или малого увеличения микроскопа зарисовывают контуры ножки, а затем при

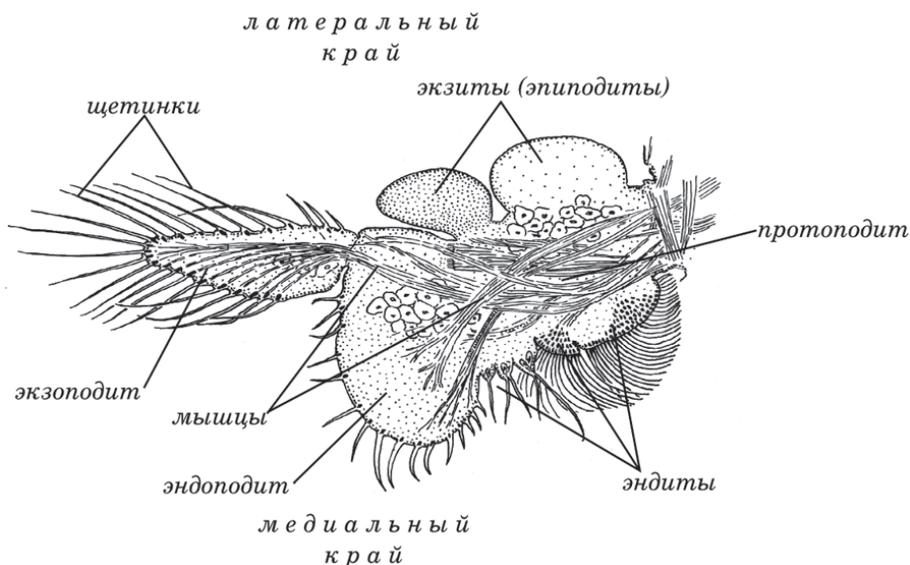


Рис. 74. Филлоподия *Artemia* sp. (*salina?*).

большом увеличении рассматривают и дополняют первичный рисунок деталями кутикулярного вооружения конечности и ее мышечной системы.

Филлоподии, или плавательные грудные конечности (торакоподы) представляют собой относительно короткие и нерасчлененные выросты, расположенные попарно по бокам каждого грудного сегмента тела. Они сильно уплощены в переднезаднем направлении и несут лопастевидные придатки. У живых, плавающих рачков торакоподы не распластаны широко в стороны, как это можно видеть на тотальных препаратах, а направлены вниз, под тело. При этом «нижний», или вентральный край ножки оказывается обращенным к средней линии тела — в сторону паховой борозды, тогда как «верхний» (дорсальный) край, наоборот, смотрит наружу (вбок). Соответственно в литературе их обычно и называют *медиальным* и *латеральным краями*. Уплощенные, свисающие вниз ножки расположены почти перпендикулярно по отношению к продольной оси тела. Соответственно у них можно выделить фронтальную (обращенную вперед) и заднюю поверхности.

Считается, что, несмотря на почти полную утрату расчлененности, листовидные ножки анострок сохранили двуветвистость. Терминально, на дистальном конце располагается узкая лопасть ланцетовидной формы, сохранившая сочленение с остальной конечностью с помощью узкой перетяжки. Край этой лопасти несет один ряд мощных и длинных *щетинок*. По общему мнению, это спинная ветвь двуветвистой конечности, или *экзоподит*.

Вентрально от него располагается полукруглый *эндоподит*. Четкая граница между ним и основанием конечности отсутствует. По своему свободно-

му краю эндоподит также несет расположенные в один ряд щетинки, правда, не столь длинные как щетинки экзоподита.

Собственно, основная часть конечности, на которой и располагаются экзо- и эндоподит, рассматривается как нерасчлененный *протоподит*.

Латеральный край протоподита несет две хорошо выраженные тонкостенные лопасти. Они смещены от свободного конца в сторону основания ножки. Дистальная лопасть имеет неправильно языковидную форму и наклонена в сторону свободного конца конечности. Проксимальная лопасть соединена с филлоподией широким основанием и совсем прозрачна. Обычно эти лопасти, активно участвующие и в газообмене (жабры), и в обмене ионов называются *экситами* (*эниподитами*). Крупные щетинки на экзитах отсутствуют.

На медиальном крае протоподита, фактически «напротив» экзитов расположено еще несколько придатков, различающихся по форме и размерам. Сразу же за эндоподитом единую группу образуют три небольших конических выроста, несущих 1–2 длинных и жестких щетинки. Далее, занимая уже все основание филлоподии, залегает протяженная полукруглая лопасть, подразделенная на две доли — ее небольшой проксимальный участок отделен от основной доли неглубокой перетяжкой. По свободному краю обе доли несут многочисленные тонкие и довольно длинные щетинки, которые образуют очень частый гребень, обращенный к средней линии тела. В совокупности эти гребни и ограничивают упоминающуюся выше паховую борозду (см. с. 000). Все лопасти, расположенные по внутреннему краю филлоподии за эндоподитом, называются *эндитами*.

Мышечная система филлоподий характеризуется рядом специфических особенностей. Она не расчленена на отдельные мышечные блоки, как это преимущественно имеет место в членистых конечностях (стеноподиях) большинства *Arthropoda*, а представлена двумя параллельными системами *мышц*, одна из которых приурочена к фронтальной, а вторая — к задней поверхности филлоподии<sup>73</sup>.

Фронтальный тяж начинается в самом основании протоподита, где он непосредственно связан с сегментарными туловищными мышцами. Далее в дистальном направлении он тянется по середине протоподита. У основания эндоподита он раздваивается — одна ветвь пронизывает эндоподит и фактически достигает его свободного конца, а вторая проходит через узкое сочленение протоподита с экзоподитом и заканчивается в последнем. Задний мышечный комплекс в целом имеет сходное строение. Правда, он несколько смещен к латеральному краю ножки. Кроме того, ветви этого тяжа более короткие. Его верхняя ветвь, тянущаяся непосредственно под основаниями эпиподитов, не выходит за пределы протоподита, а нижняя лишь немного пересекает границу эндоподита.

Еще один изолированный мышечный тяж тянется от основания протоподита к малой доле проксимального эндита. На всем протяжении его сопровождает нерв.

**ПРЕПАРАТ — науплиус и метанауплиус *Artemia* sp. (*salina*?)**

(рис. 75, А–В; 76, А, Б)

*Методические указания.* На занятиях можно использовать как живой материал, так и тотальные препараты. В первом случае из личинок готовят временные препараты, которые студенты изучают, используя и малое, и большое увеличения микроскопа. Кроме того, желательнее под бинокулярным микроскопом выставить чашку Петри с плавающими личинками, чтобы продемонстрировать студентам движение личинок и работу их конечностей.

Во втором случае студентам на руки выдают постоянные, тотальные препараты с личинками, окрашенными кармином. Желательно чтобы на стеклах присутствовали личинки разных возрастов: и науплиусы, и метанауплиусы.

Только что вылупившаяся из яйца личинка *Artemia* sp. (*salina*?) — науплиус — обладает микроскопическими размерами. Тельце личинки овальное, лишь иногда передний конец немного расширен (рис. 75, А; 76, А). Внешнее расчленение отсутствует.

Самое переднее положение занимает непарный *науплиусов* *глаз*. Он располагается дорсально, непосредственно за фронтальным краем головного отдела личинки. При использовании большого увеличения (объектив 40 $\times$ ) можно увидеть, что он состоит из трех простых глазков. На дорсальной поверхности передней половины тельца личинки утолщенные покровы образуют хорошо заметную круглую пластинку — *головной щит* (подробнее см. ниже).

Немного позади уровня расположения науплиусова глаза, но только вентрально, непосредственно перед основанием лабрума к головной лопасти крепятся нерасчлененные *антенны I (A I)*. Они направлены вперед и немного в стороны. Каждая антенна на своем дистальном конце несет три длинных щетинки. Позади A I, но еще более латерально расположены массивные *антенны II (A II)*. Это самые крупные придатки науплиуса. Они не расчленены, но при этом отчетливо двуветвисты. Вдоль заднего края более крупного *экзоподита* тянется мощный гребень из щетинок. Меньших размеров палочковидный *эндоподит* на своем дистальном конце несет лишь небольшой пучок щетинок. В основании A II расположен еще один направленный назад отросток — *эндит*, заканчивающийся длинной твердой щетинкой, напоминающей слегка изогнутый шип. Самая задняя третья пара конечностей — это *мандибулы (Md)*. По своим размерам они заметно уступают A II. Их более крупный экзоподит и сильно редуцированный эндоподит несут по несколько щетинок.

С вентральной стороны основания A II и Md прикрыты хорошо развитым *лабрум*ом. Последний представляет собой массивную непарную складку, немного расширяющуюся к свободному концу и направленную косо вниз и назад. Задний конец лабрума частично перекрывает туловищный отдел личинки.

Короткий *туловищный отдел* плавно закруглен на конце. По своему составу это тельсон с примыкающей к нему спереди зоной роста.

Из внутренних органов обычно хорошо бывает виден лишь кишечник (рис. 75 А, Б). Пищеварительная система начинается округлым *ротовым отверстием*, расположенным под лабрумом, у самого его основания. Оно

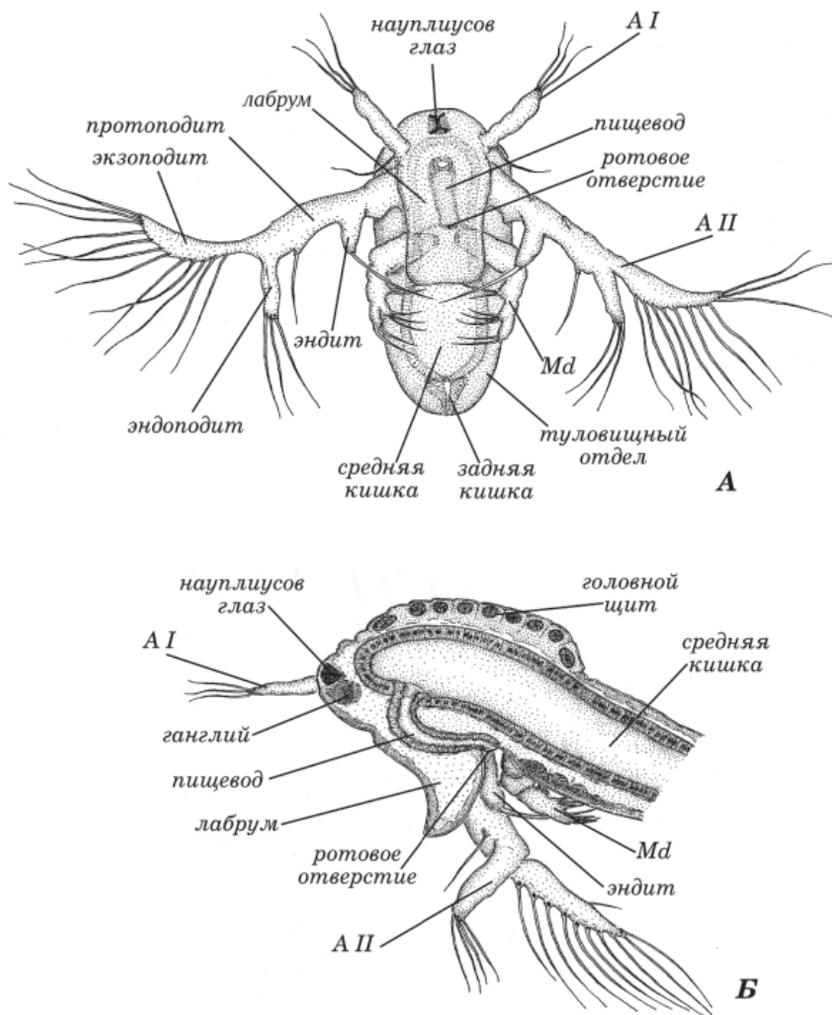


Рис. 75. Постэмбриональные стадии развития *Artemia* sp. (*salina*?).

*A* — ранний науплиус (вид с вентральной стороны); *Б* — ранний метанауплиус (вид сбоку, оптический срез); *В* — поздний метанауплиус, начало сегментации (вид с дорсальной стороны).

ведет в короткий и узкий *пищевод*, направляющийся косо вперед, к дорсальной поверхности. Пищевод снизу открывается в широкую *среднюю кишку*, передний конец которой у науплиусов плавно закруглен — печеночные выросты на этой стадии развития еще отсутствуют. На заднем конце тельца личинки уже хорошо выражен зачаток эктодермальной *задней кишки* (проктодеум), однако со средней кишкой он еще не соединен. Эта связь возникнет позднее.

Лежащие в основании *А II* органы выделения личинки — антеннальные железы на постоянных препаратах рассмотреть, как правило, не удастся. У живых

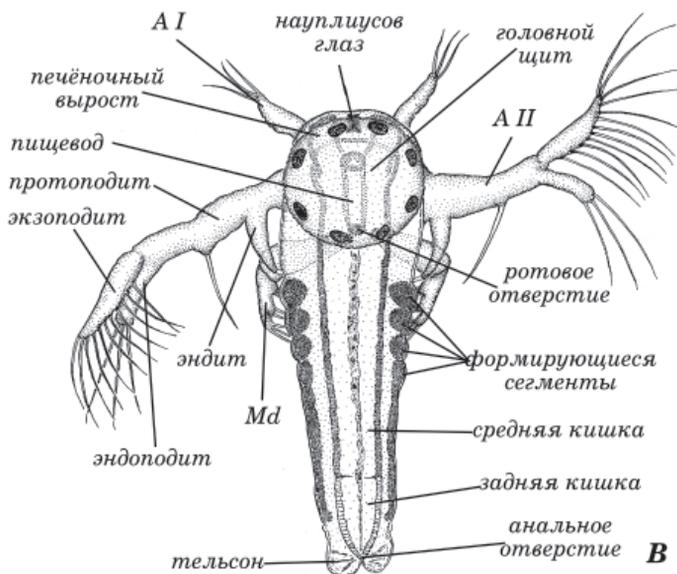


Рис. 75. Продолжение.

личинок это можно сделать с использованием фазово-контрастного микроскопа. Обычно хорошо видны участки слабо извитого протока.

Превращение науплиуса в следующую личиночную стадию — метанауплиуса (рис. 75, В; 76, Б) предстает собой ранние этапы анаморфного роста (регулярной анамерии) и осуществляется в процессе серии линек. При этом, как уже говорилось выше (см. с. 000), в зоне роста сначала последовательно закладываются сами сегменты, и лишь позднее, во время следующих линек на них появляются зачатки конечностей. Таким образом, внешний вид метанауплиуса, количество сегментов, входящих в состав его тельца, и степень развития и дифференцировки конечностей определяются его возрастом (стадией развития).

Состав и строение головного отдела самых ранних метанауплиусов скольконибудь серьезных преобразований не претерпевают. И расположенные на нем придатки — *AI*, *AI*, *Md*, и *науплиусов глаз* сохраняют присущие им основные особенности строения. Сохраняется и мощный, хорошо развитый лабрум.

Напротив, туловищный отдел изменяется очень заметно. Прежде всего, он сильно вытягивается в длину. На его суженом заднем конце четко обособливается *тельсон*, непосредственно перед которым располагается зона роста. Участок тела, лежащий перед зоной роста, как правило, снаружи еще не расчленен. У более развитых метанауплиусов *задняя кишка* соединяется со *средней кишкой*. На ее заднем конце окончательно формируется *анальное отверстие*, и пищеварительный тракт становится сквозным.

У личинок старших возрастных стадий (рис. 75, В; 76, Б) в туловищном отделе сразу же за головным отделом уже можно различить несколько новых еще толь-

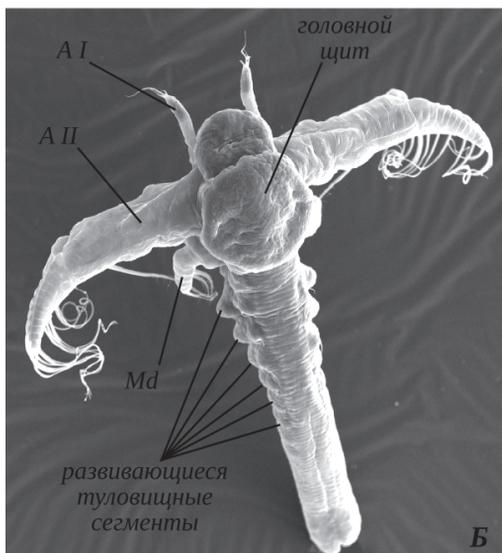
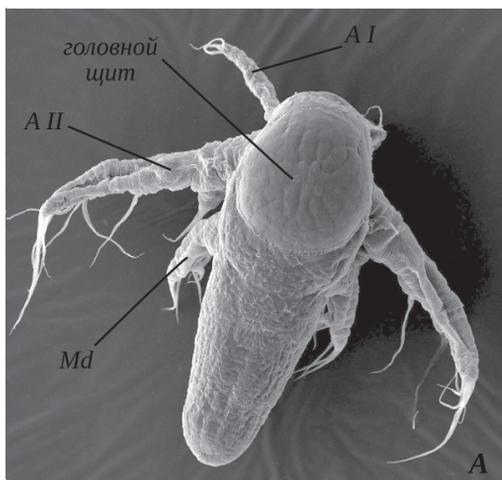


Рис. 76. Личинки *Artemia* sp. (*salina*?).

*А* — поздний науплиус, вид с дорсальной стороны;  
*Б* — поздний метанауплиус, начало образования сегментов.

Сканирующий электронный микроскоп, ориг.  
А. Миролобува.

**crustacea: Branchiopoda: Anostraca** (кл.): **Artemiidae** (сем.). Долгое время считалось, что *A. salina* — это один вид, если и не космополитический, то, во всяком случае, широко распространенный и приуроченный к солоноватым водоемам или распресненным эстуарным участкам. Правда, имеются данные, что рачки легко приспосабливаются к жизни и в гипергалинных водоемах. Было также показано, что в зависимости от условий обитания

ко формирующихся сегментов. Сначала они имеют вид простых колец, разделенных лишь неглубокими перетяжками и еще лишенных зачатков конечностей.

На спинной стороне головного отдела личинки отчетливо выделяется *головной щит* (рис. 75, *Б*, *В*; 76). Последний имеет вид круглой пластинки, одетой очень тонкой прозрачной кутикулой. Сам щит образован крупными клетками, которые содержат соответственно и более крупные ядра (на рис. 75, *В* показаны только овальные ядра восьми краевых клеток). Головной щит прикрывает весь головной отдел личинки. Зачаточные максиллярные сегменты, еще лишенные соответствующих придатков, остаются свободными.

У метанауплиусов можно рассмотреть и некоторые детали внутреннего строения. В частности, становятся хорошо заметными разрастающиеся зачатки *печеночных выростов* на переднем конце *средней кишки*. На этом этапе развития они еще гладкие и не несут дивертикулов. В сегменте максилл II обособливаются максиллярные железы, которые сменяют функционировавшие у науплиуса антеннальные железы. Последние к этому времени полностью резорбируются.

*Artemia* sp. (*salina*?) [**Arthropoda** (тип): **Mandibulata** (подтип): **Tetracnata**: («Crustacea») **Altocrustacea: Veri-**

этот «вид» демонстрирует очень широкую морфологическую изменчивость — варьируют размеры тела, пропорции его отделов и придатков, количество и размеры щетинок. Разные исследователи неоднократно писали о существовании в пределах этого «вида» нескольких физиологических и географических рас. Известно, например, что в Центральной Европе (Германия) «местные» артемии размножаются только партеногенетически — ни в природных популяциях, ни при лабораторном культивировании никогда и никому не удавалось обнаружить самцов. В то же время в популяциях артемий, населяющих эстуарии и лиманы северного Причерноморья, самцы присутствуют постоянно. Детальное изучение с использованием современных методов морфологии рачков и их хромосом показало, что в действительности существуют, по меньшей мере, 5–6 очень близких видов (виды-двойники). Аналогичные данные были получены и с помощью молекулярно-биологических методов.

Рачки постоянно держатся в толще воды. Они активно плавают, располагаясь при этом «вверх ногами» — их вентральная поверхность и активно работающие торакоподы обращены вверх. Ритмичная работа филлоподий, вдоль ряда которых постоянно пробегает метахрональная волна, обеспечивает не только движение, но и активное питание рачков. Пищей артемиям чаще всего служат различные микроскопические водоросли — зеленые, диатомовые, перидиней.

Движения конечностей плывущего и одновременно питающегося рачка строго скоординированы. При этом в силу упомянутой выше метахрональности две последовательно расположенные соседние ножки работают не синхронно, а с небольшим сдвигом по фазе. Полное совпадение фаз двигательной активности наблюдается только у ножек, разделенных пятью другими. Таким образом, одна «волна» распространяется на 7 пар конечностей. Сами ножки способны совершать движения в двух направлениях. Они могут отклоняться вперед и назад и поворачиваться вдоль своей продольной оси. При движении назад (рабочий удар) плоскость ножки совпадает с поперечной плоскостью тела и расположена перпендикулярно фронтальной плоскости тела рачка. При совершении же возвратного движения, когда конечность перемещается вперед, она заметно поворачивается вдоль своей продольной оси. Ее плоскость по отношению к фронтальной плоскости тела теперь располагается под острым углом.

Метахрональная волна возникает сзади и постепенно распространяется вперед. Промежутки между конечностями — так называемые «м е ж д у н о ж и я» — закономерно и в определенной последовательности изменяют свой объем, что сопровождается изменением давления находящейся в них воды. При увеличении объема давление внутри камеры падает и вода подсасывается в междуножие извне, при уменьшении — давление возрастает, что неизбежно приводит к выбросу воды вовне. Гибкие части ножек (в первую очередь, эпподиты и экзоподит легко изгибаются и часто выступают в роли клапанов, определяющих направление токов воды во всей этой сложной и динамичной системе.

Очередной цикл начинается с того, что ножки 11-й пары, достигнув самой задней точки при совершении рабочего удара, начинают возвратное движение вперед. При этом они, как уже было сказано ранее, поворачиваются вокруг своей продольной оси так, что их медиальный (внутренний) край (см. с. 000) выдвигается вперед, а латеральный (наружный) — наоборот, отклоняется назад. Тонкие и гибкие экзиты и дистальные придатки (экзоподит и эндоподит) под давлением встречного тока воды также сильно отгибаются назад. Всё это вместе взятое снижает сопротивление воды при возвратном движении ножки.

Вслед за 11-й начинают перемещаться вперед ножки 10-й, а затем и 9-й и т. д. пар, вплоть до 1-й. Однако, когда эта «волна» доходит до 5-й пары торакопод, ножки 11-й пары, достигнув в своей траектории крайней передней точки, начинают движение назад (рабочий удар). Так как филлоподии 10-й пары продолжают еще свое возвратное движение вперед,

то расстояние между ними и конечностями 11-й пары быстро увеличивается, объем междуножия растет, а давление в нем падает. Это обусловлено тем, что экзиты и дистальные придатки конечностей 10-й пары все еще отклонены назад и перекрывают междуножия с боков и с дистального конца. Но при этом расширяется щель между основаниями этих двух соседних конечностей, что открывает доступ воде, движущейся назад вдоль вентральной поверхности между двумя рядами ножек. Однако попасть в междуножия эта вода может, только пройдя через густой гребень щетинок, окаймляющих проксимальные эндиты (см. рис. 74). В совокупности гребни всех одинадцати пар ножек образуют два частых фильтра, ограничивающих с боков пищевую (паховую) бороздку. Взвешенные в воде пищевые частицы остаются на этих фильтрах со стороны пищевой борозды. С помощью других щетинок эти фильтры очищаются, а собранная пища транспортируется вперед. По мере смещения метакрональной волны вперед этот пищевой поток постоянно пополняется у каждой пары междуножий. Достигнув переднего конца торакса, транспортируемые частицы загоняются под лабрум, где склеиваются специально выделяемой слизью в пищевые комки. Жесткие гребни максилл I как воронка (см. рис. 72, Б) направляют их к мандибулам, непосредственно перед которыми и располагается ротовое отверстие.

Мгновение спустя рабочий удар, т. е. движение назад начинают ножки 10-й пары. При этом быстро увеличивается объем междуножий между 10-й и 9-й парами (последние еще продолжают движение вперед) и т. д., вплоть до переднего конца тела.

Что же касается междуножий между 11-й и 10-й парами торакпод, то они, напротив, уменьшаются в объеме. Это создает избыточное давление внутри междуножия. Особенно быстро этот процесс нарастает, когда ножки 11-й пары достигают задней точки траектории рабочего удара и начинают возвратное движение. В этот момент конечности 11-й и 10-й пар (последние еще не достигли крайнего заднего положения) вообще движутся навстречу друг другу. Давление внутри камеры резко возрастает. Вход со стороны пищевой бороздки в этот момент оказывается полностью перекрытым, а эпиподиты и дистальные придатки, наоборот, распрямляются под давлением воды, находящейся внутри сужающегося междуножия. Вода стремительно выбрасывается в латеральном направлении и вентрально между дистальными придатками. Это усиливает локомоторный эффект рабочего удара ножек.

Как только конечности 10-й пары вслед за 11-й начинают двигаться вперед, объем междуножия сначала немного возрастает, что делает возможным частичный подсос воды из пищевой бороздки, а затем на какой-то короткий промежуток времени стабилизируется. Далее аналогичные события повторяются во всех предшествующих междуножиях. Но когда волна возвратных движений достигает 5-й пары ножек, конечности 11-й пары снова начинают рабочий удар. Так как описанные выше циклы непрерывно повторяются, то артемии практически постоянно движутся.

Как уже было упомянуто выше, морфологически сходные виды артемий весьма существенно различаются по способу размножения. Для одних характерен исключительно партеногенез, для других же — вполне типичный амфимиксис. В популяциях последних всегда присутствуют и самки, и самцы, для которых характерен отчетливо выраженный половой диморфизм. Спаривание начинается с того, что самец своими огромными «рогами» (А II) хватается самку поперек тела со спинной стороны. Удерживая ее таким способом, он изгибается так, чтобы его генитальный отдел, несущий парные пенисы, оказался под генитальным отделом самки. При этом пенисы удлиняются и вводятся в непарное маточное отверстие.

Яйца артемий характеризуются удивительной устойчивостью к высушиванию и способны длительное время сохранять жизнеспособность. Они легко выдерживают промораживание и воздействие экстремально высоких температур (до 90–100 °С). Вылупляющиеся из яиц науплиусы при благоприятных условиях достигают половой зрелости за 25–30 дней.

## Phyllopoda, или листоногие раки (класс)

Этот таксон, в соответствии с современными представлениями, включает, по крайней мере, 7 достаточно четко обособленных субтаксонов (отрядов). В его составе объединяются рачки, обладающие типичными филлоподиями и исходно хорошо развитым панцирем. Последний, как у Notostraca, может иметь вид сплошного щита, прикрывающего значительную часть тела животного с дорсальной стороны. Его небольшой передний участок формируется за счет головного щита науплиуса, тогда как вся остальная часть представляет собой разрастающуюся назад складку покровов II максиллярного сегмента, т.е. настоящий *карапакс* (см. выше — с. 000 и Примечание<sup>67</sup>). Представители двух групп — «Cladocera» и «Conchostraca»<sup>74</sup> вместо сплошного щита обладают двустворчатой раковинкой. Это образование некоторые исследователи рассматривают как вторичный карапакс (см. Примечание<sup>67</sup>). В редких случаях панцирь в той или иной мере подвергается редукции. Количество сегментов в теле рачков и степень их интеграции варьируют в очень широких пределах.

### **ПРЕПАРАТ — партеногенетическая самка *Daphnia* sp. (рис. 77)**

*Методические указания.* При наличии лабораторной культуры лучше всего использовать живой материал. Из живых рачков изготавливают временные препараты, которые и раздают на руки студентам. Контуры тела и основные органы рачков сначала зарисовывают при малом увеличении микроскопа, а затем, используя объектив 40<sup>x</sup>, изучают более тонкие детали их строения. Перед изготовлением временных препаратов дафний можно предварительно выдержать в мелкодисперсной суспензии какого-нибудь нерастворимого в воде красителя (например, кармина). В этом случае значительно лучше видны все детали строения пищеварительной системы, которая быстро заполняется частицами краски.

Тело дафний заметно сплющено с боков и покрыто хитиновым панцирем, который отчетливо разделяется на два неравных по размерам отдела (рис. 77). Передний одевает так называемую «голову» (см. ниже). Последняя имеет сложную форму: будучи относительно широкой в своей дорсальной части, она клиновидно сужается в вентральном направлении. Самая нижняя часть «головы» оттянута вниз и немного назад в виде острого клюва — *р о с т р у м а*. Считается, что хитиновые покровы, прикрывающие значительную часть поверхности «головы», являются производными головного щита (см. с. 000). От заднего — туловищного отдела тела «голова» с вентральной стороны отделена узкой и глубокой перетяжкой<sup>75</sup>.

Задний отдел панциря имеет форму двустворчатой раковинки. В виде двух больших складок он свисает по бокам тела, целиком прикрывая не только все туловищные сегменты, но и торакальные ножки. На спинной стороне эти складки — «створки» не разделены и непосредственно переходят одна в другую, тогда как с вентральной стороны между их свободными краями остается довольно широкая щель. Через эту щель рачок периодически выставляет конец брюшка, которое обычно подогнуто вниз и вперед. На временных препаратах, когда рачок сильно придавлен покровным стеклом, наружу может отгибаться вся задняя часть

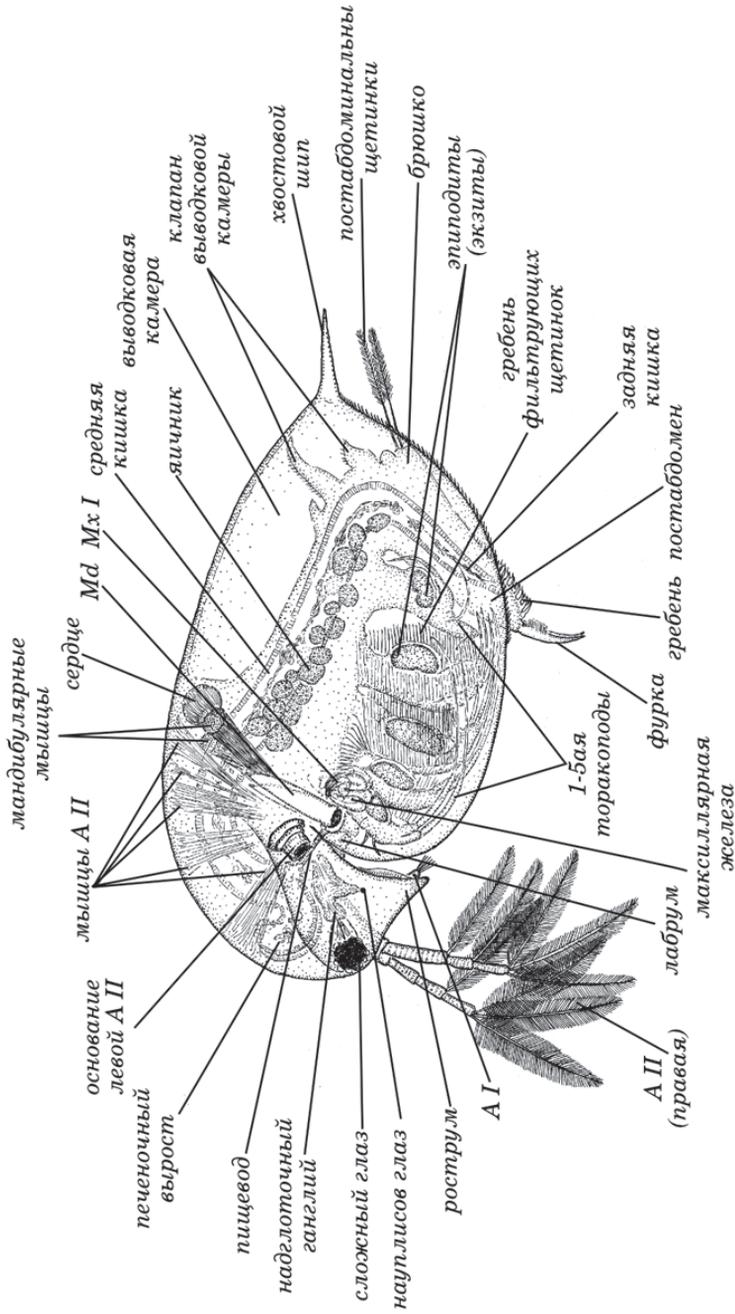


Рис. 77. Партогенетическая самка *Daphnia* sp. (вид сбоку, левая А II удалена, рисунок с временного препарата).

туловища, включая и торакальные сегменты. У многих видов дафний на самом заднем конце раковинки терминально располагается характерный *хвостовой шип*.

В литературе двустворчатую раковину ветвистоусых рачков иногда называют вторичным карапаксом <sup>76</sup>.

У большинства представителей рода *Daphnia* граница между головным щитом и двустворчатой раковинкой на спинной поверхности тела выражена достаточно слабо. При рассматривании рачков сбоку ее часто вообще не удается заметить — дорсальная поверхность головы плавно переходит в дорсальную поверхность раковинки. (Наглядно продемонстрировать описанные выше особенности строения панциря можно на примере представителей рода *Simocephalus*, относящегося к тому же таксону Anomopoda, что и дафнии, — см. с. 000 и рис. 80.)

О сегментарном составе тела рачка и особенностях тагмозиса можно судить, в первую очередь, по расположению конечностей, ибо сегменты практически полностью сливаются друг с другом и границы между ними неразличимы. Упомянутая выше «голова» соответствует протоцефалону. На нижнем конце роострума, слегка субтерминально располагаются крошечные, сильно редуцированные *А I* (рис. 77, 78, Б). Каждая из них состоит из маленького *основного членика*, на свободном конце которого располагается пучок довольно длинных полых щетинок. Это, так называемые, *эстетаски*. Считается, что они выполняют функции хеморецепторов.

Двуветвистые *А II*, напротив, достигают очень мощного развития (рис. 77, 78, В). Они крепятся у основания «голова» с помощью очень короткого *коксоподита*. На вытянутом, почти цилиндрическом втором членике (*базиподите*) расположены 4-членковый *экзоподит* и 3-членковый *эндоподит*. Обе ветви снабжены длинными перистыми *гребными щетинками* — дистальные членики несут по 3 щетинки, а следующие за ними — по одной. У дафний *А II* являются основными локомоторными органами и часто называются «плавательными антеннами». Кроме антенн «голова» рачков несет еще и глаза (см. ниже).

Непосредственно за *А II*, уже под створками раковины залегают *мандибулы* (*Md*) (рис. 77, 78, Г, Д; подробнее — Препарат «Верхняя губа и ротовые конечности...», с. 000). Они хорошо заметны, так как одеты толстой кутикулой. При рассматривании сбоку особенно хорошо видны пигментированные (темно-бурые, коричневые) свободные концы мандибул, несущие жевательные поверхности.

*Максиллы I* (*Mx I*), напротив, на целом живом рачке рассмотреть можно лишь частично (рис. 77). Эти небольшие, но сложно организованные придатки залегают сразу же за мандибулами и в значительной мере прикрыты основаниями первой пары торакальных ножек (см. ниже). Кроме того, в створках раковины, почти на уровне расположения максилл I, залегают клубки протоков органов выделения рачка — максиллярных желез (см. ниже). Чаще всего у небольших прозрачных и сильно придавленных рачков удастся увидеть (используя большое

увеличение микроскопа — 40 $\times$ ) одну под другой две группы плотно упакованных, изогнутых толстых щетинок. Их заостренные и густо опушенные свободные концы направлены вверх и вперед, в сторону мандибул. Основания, на которых сидят эти щетинки (собственно максиллы I) на временных тотальных препаратах обычно неразличимы (подробнее см. Препарат «Верхняя губа и конечности...», с. 000 и рис. 78, E, Ж). Максиллы II можно обнаружить только у зародышей — у взрослых дафний они не сохраняются.

Далее следуют 5 пар грудных ножек — *торакопод*, которые заметно различаются по своему строению (рис. 77, 79, A–D). В целом это достаточно типичные двуветвистые филлоподии, снабженные многочисленными и мощными щетинками. На живых рачках изучить все детали их строения невозможно. Обычно сквозь створки удается рассмотреть *эпиподиты* (*экзиты*), имеющие вид довольно плотных, мешковидных тел, которые заметно выделяются на фоне многочисленных щетинок. У небольших рачков с относительно прозрачными створками лучше других видны третья и четвертая пары торакопод. Это самые крупные ножки, массивные эндиты которых несут *фильтрующие гребни*, построенные из плотно упакованных щетинок.

Подвижное *брюшко* лишено конечностей. При сгибании и разгибании на его поверхности появляются характерные складки, которые, однако, к истинным границам сегментов никакого отношения не имеют. Поверхность брюшка несет разнообразные выросты, щетинки и шипики. Дорсально у основания брюшка одна за другой расположены две высокие поперечные складки, которые в спокойном состоянии, при естественном положении тельца рачка под раковиной, прижимаются к внутренней поверхности последней. Это так называемый *клапан выводковой камеры*. Он изолирует свободное пространство между дорсальной поверхностью задней части торакса и свободно нависающим сверху карапаксом — собственно *выводковую камеру*, в которую поступают парthenогенетические яйца самок, и в которой протекает их развитие.

Немного далее, также на спинной поверхности располагается пара длинных опушенных щетинок. Считается, что они маркируют границу собственно брюшных сегментов и *постабдомена* (тельсона), поэтому в литературе их часто называют *постабдоминальными щетинками*. Вдоль задней половины тельсона также дорсально, параллельно друг другу тянутся два мощных *гребня*, образованных крупными кутикулярными шипами. На конце тельсон несет *фурку*, ветви которой преобразованы в два мощных когтя. Дорсально же, между гребнями, немного отступя вперед от основания фурки, открывается анальное отверстие.

Пищеварительная система дафнии начинается ротовым отверстием, расположенным непосредственно перед свободными концами мандибул. Снизу оно прикрыто *лабрумом* — верхней губой (рис. 77, 78, A). В плане это длинный треугольник, сужающийся к своему свободному концу, в профиль же — не очень ровная пластинка. Снизу лабрум не только прикрывает мандибулы и максиллы I, но и достигает оснований торакопод 1-й пары.

Ротовое отверстие ведет в узкий *пищевод*, направляющийся вперед и вверх. На уровне оснований А II он открывается в значительно более широкую *среднюю кишку*. Последняя почти сразу поворачивает назад и далее тянется вдоль спинной поверхности тела. У самого переднего конца средней кишки, в месте перегиба в нее со спинной стороны впадают два коротких и широких *печеночных выроста*, называемых также *цекумами*. Они слегка отогнуты назад и имеют бобовидную форму. В брюшке средняя кишка соединяется с *задней кишкой*. Эта граница маркируется заметным уменьшением диаметра пищеварительного тракта. Задняя кишка оканчивается анальным отверстием, расположенным на тельсоне дорсально в области гребней.

Кровеносная система дафний сильно редуцирована. Она представлена маленьким мешковидным *сердцем*, снабженным всего одной парой остий. Гемолимфа, поступающая в сердце через остии, выбрасывается обратно в полость тела — гемоцель через непарное отверстие, расположенное на его передней стенке. Сердце локализуется дорсально над кишкой, примерно на уровне максилл и непосредственно перед выводковой камерой. У живых рачков хорошо видна работа сердца.

Выделительная система дафний представлена парными *максиллярными железами*. Они расположены в грудном отделе, почти сразу же за мандибулами. У не очень крупных экземпляров через прозрачные створки удастся рассмотреть лишь их толстые извитые протоки. Каждый проток образует вертикально ориентированные петли. У живых рачков обычно хорошо видны три колена такого протока. Рассмотреть целомический пузырек и нефридиопор на временных препаратах не удастся.

Из органов нервной системы у живых рачков можно увидеть лишь *надглоточный* (супраззофагальный) *ганглий*, расположенный в головном отделе. Передняя его часть образует массивные оптические доли, от которых отходит непарный оптический нерв к расположенному впереди сложному глазу. Вентрально с мозгом связан непарный науплиусов глаз (см. ниже). Парные продольные стволы брюшной нервной лестницы, тянущиеся в грудном отделе над основаниями конечностей, на живых рачках, как правило, рассмотреть не удастся. Органы чувств представлены многочисленными и разнообразными чувствительными щетинками, расположенными в разных участках тела. Примером могут служить упоминавшиеся ранее эстетаски А I (рис 78, Б), которым приписывается функция хеморецепторов, или расположенные на брюшке чувствительные постабдоминальные щетинки.

Фоторецепторы представлены образованиями двух типов. Прежде всего, это крупный *сложный глаз*, расположенный непосредственно перед мозгом, у самого фронтального края «головы». У дафний глаз состоит из 22 тесно сближенных омматидиев. Границы между ними не видны, поэтому сложный глаз выглядит как компактное пигментное тело округлой формы, на поверхности которого лежат почти сферические, прозрачные и сильно преломляющие свет «линзы» отдельных омматидиев. Глаз соединен с мозгом толстым оптическим нервом. Кро-

ме того, к нему подходят 3 специализированные окулярные мышцы, обеспечивающие его подвижность. Хотя взрослые рачки обладают всего одним сложным глазом, развивается он из двух зачатков.

В нижней части «головы», под мозгом располагается маленький *науплиусов* глаз. У дафний, как и у всех остальных ветвистоусых рачков, он образован четырьмя простыми глазками, однако рассмотреть их у живых особей невозможно.

Половая система партеногенетических самок дафний устроена очень просто. Парные трубчатые *яичники* тянутся по бокам от кишечника вдоль всего торакального отдела. От каждого из них отходит короткий яйцевод, который открывается непосредственно в выводковую камеру. Внешний вид этих структур может сильно варьировать в зависимости от возраста рачка и степени его генеративной зрелости. У молодых особей выводковая камера еще может оставаться пустой, но зато хорошо виден сам яичник, заполненный развивающимися яйцами. Последние имеют вид крупных неправильно овальных или округлых клеток с грубозернистой цитоплазмой и крупным светлым ядром. Альтернативный вариант — зрелые самки, завершающие размножение. Их выводковая камера заполнена зародышами, находящимися на той или иной стадии развития, а яичник оказывается пустым и трудно различимым. Естественно, что между этими двумя крайними вариантами можно обнаружить большое количество промежуточных.

### **ПРЕПАРАТ — Верхняя губа и конечности партеногенетической самки *Daphnia* sp. (рис. 78, А—Е; 79, А—Д)**

*Методические указания.* Это задание следует рассматривать как дополнительное. Выполнять его можно двояким образом. При наличии запаса времени студентам в часовых стеклах или маленьких чашках Петри выдают предварительно фиксированных формалином или жидкостью Буэна крупных дафний (для этих целей лучше всего подходит *Daphnia magna*). Для препаровки используют остро заточенные препаровальные иглы или, что более удобно, тонкие энтомологические булавки. Все операции по расчленению рачка проводят под биноклем. Прежде всего отделяют рострум с расположенными на нем А I и лабрумом, и А II. Из отделяемых придатков сразу же изготавливают временные препараты, которые изучают под микроскопом, используя и малое и большое (40 $\times$ ) увеличения.

Далее следует отделить от собственно туловищного отдела мандибулы и максиллы, составляющие единый комплекс. Последний аккуратно очищают от остатков лабрума, пищеварительной и нервной систем, если таковые еще сохранились. Полученный препарат помещают в толстой капле воды на предметное стекло (можно использовать предметные стекла с лунками) и располагают вентральной поверхностью вверх. Препарат, не накрывая покровным стеклом, рассматривают под микроскопом (желательно работать с объективом 20 $\times$ ). Чтобы объект не подсыхал, необходимо периодически очень осторожно тонкой пипеткой добавлять к нему небольшие порции жидкости. На таком препарате хорошо видны свободные концы мандибул с жевательными поверхностями и максиллы в естественном положении.

Изучив этот препарат, следует (под бинокляром) отделить мандибулы от максилл и из каждой пары конечностей изготовить временный препарат. Мандибулы при этом не следует отделять одну от другой, что позволяет сохранить комплекс основных связок и мышц, объединяющих верхние челюсти в единый аппарат. Максиллы, напротив, следует максимально очистить от окружающих тканей. Под давлением покровного стекла форма свободной части максиллы неизбежно искажается, но зато становятся хорошо видны крупные щетинки и их опушение.

Торакальные ножки последовательно отчленивают от туловищного отдела с одной стороны (либо правые, либо левые). Затем из них изготавливают временные микроскопические препараты. При этом все ножки укладывают либо фронтальной, либо тыльной стороной кверху. При изучении препаратов необходимо учитывать, что 1-я и 2-я торакоподы по всей своей длине желобовидно изогнуты, а у 3-й и 4-й торакопод гребни фильтрующих щетинок расположены под углом  $90^\circ$  к плоскости ножки. Это часто приводит к тому, что под давлением покровного стекла ножка деформируется, а какие-то отделы целиком подворачиваются под остальную ее часть. При изучении торакальных ножек следует использовать большое увеличение микроскопа ( $40\times$ ).

При недостатке времени студентам можно раздать заранее изготовленные постоянные микроскопические препараты с верхней губой и полным набором конечностей.

*Лабрум*, или верхняя губа при рассматривании с вентральной стороны имеет форму вытянутого равнобедренного треугольника, основание которого расположено непосредственно перед *ротовым отверстием*, а вершина — на уровне торакальных конечностей первой пары. Сбоку же видно, что это слегка изогнутая, залегающая горизонтально пластинка (рис. 78, А). Лабрум полностью прикрывает снизу *мандибулы* (*Мд*) и *максиллы* (*Мх*) и оканчивается слегка отогнутой вниз прозрачной языковидной *концевой лопастью*. Последняя сильно опущена — сверху (со стороны ротовых конечностей) она несет короткие щетинки, ее дистальный конец, образующий подобие кия, снабжен длинными и гибкими щетинками, а на боковых поверхностях расположены пучки коротких и жестких щетинок. Вся масса этой лопасти пронизана многочисленными радиально расположенными тонкими мышечными волокнами.

В базальную, пластинчатую часть лабрума заходит продолжение гемоцеля, который пронизан вертикально ориентированными мышечными пучками. Значительную часть объема полости лабрума занимают крупные секреторные клетки — *лабральные железы*. Считается, что их секрет способствует формированию пищевого комка из отфильтровываемых рачком мелких пищевых объектов.

*Антенны I* (*АI*) (рис. 78, Б) расположены у самого конца рострума, на его задней поверхности. Каждая антенна состоит из *основного членика*, который на свободном конце несет пучок из *9 эстетасков*. Это особые полые тонкостенные щетинки, представляющие собой специализированные хеморецепторы. Внутри основного членика хорошо видны *нервные отростки*, направляющиеся к эстетаскам.

*Антенны II* (*АII*) — наиболее характерная внешняя особенность ветвистоусых рачков (рис. 78, В). Во-первых, в отличие от торакальных конечностей они сохраняют признаки стеноподий, так как образованы узкими, вытянутыми в

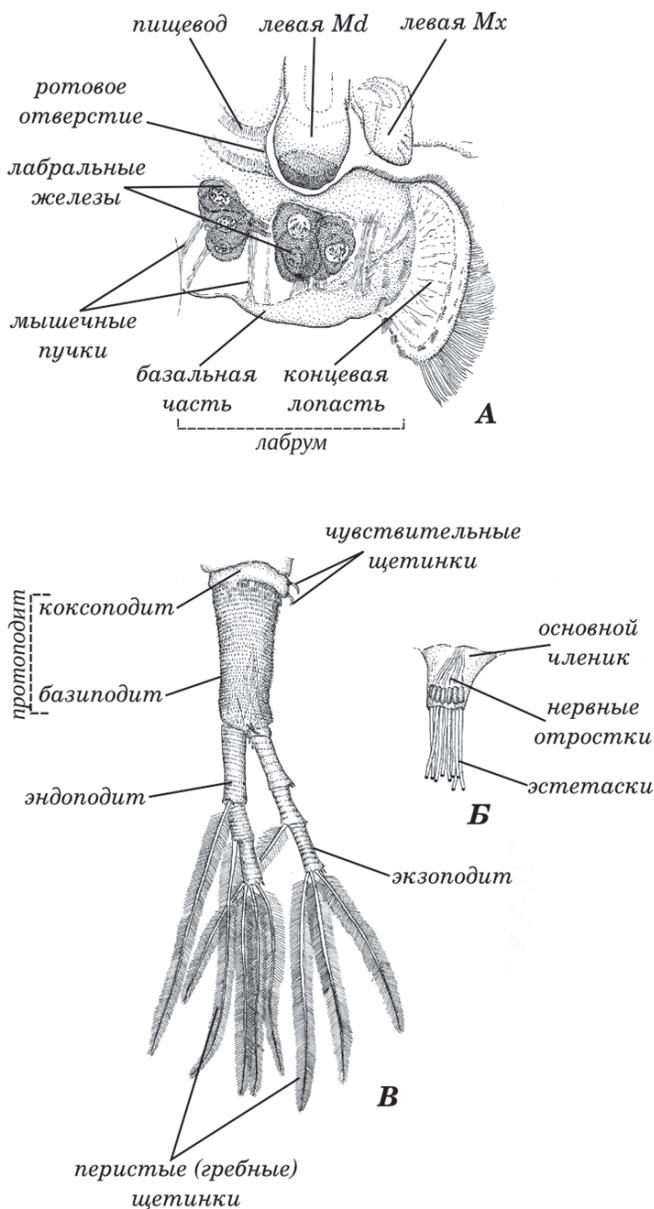


Рис. 78. Верхняя губа, антенны и ротовые конечности *Darnia* sp.

*A* — верхняя губа (вид сбоку), *Б* — антенна I, *В* — левая антенна II, вид спереди, *Г* — правая мандибула (общий вид с внутренней стороны и жевательная поверхность), *Д* — мандибулярный комплекс (вид спереди), на препарате частично сохранены соединительно-тканные связки и мандибулярные мышцы), *Е* — общий вид максилл I (вид с вентральной стороны, стрелкой указано направление к переднему концу тела), *Ж* — дистальный отдел правой максиллы (вид с вентральной поверхности и со стороны мидсагиттальной плоскости).

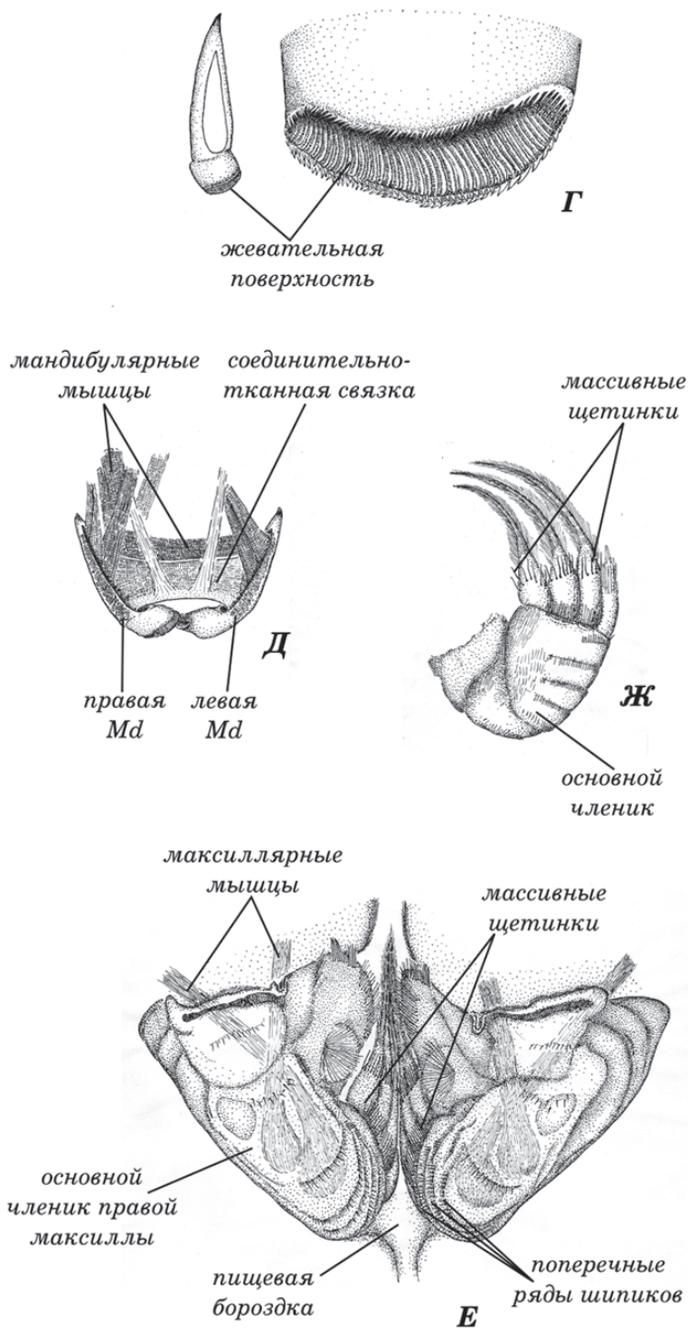


Рис. 78. Продолжение.

длину члениками. Во-вторых, это самые крупные конечности, используемые веслоногими для движения.

*Протоподит* состоит из двух члеников. Основной членик (*коксоподит*) сбоку несет две *чувствительные щетинки*, а следующий (*базиподит*) на дистальном конце — одну. Терминально на базиподите располагаются 2 ветви: 4-члениковый *экзоподит* и 3-члениковый *эндоподит*. При этом нужно учесть, что 1-й (базальный) членик экзоподита очень короткий, и при использовании малого увеличения микроскопа он не всегда бывает хорошо виден. Поверхность всех члеников А II (кроме коксоподита) покрыта правильными поперечными рядами мелких кутикулярных шипиков.

Обе ветви несут очень крупные перистые щетинки. Иногда их называют *гребными щетинками*. На дистальных концах ветвей располагается по 3 таких щетинки. Два предшествующих членика эндоподита несут по одной гребной щетинке. На экзоподите только один членик снабжен подобной щетинкой, тогда как как два проксимальных членика таких щетинок лишены.

*Мандибулы* (рис. 78, Г, Д) представлены нерасчлененными придатками. В целом каждая мандибула состоит из двух частей — клиновидного основания и расположенной под некоторым углом к нему более массивной головки, несущей на свободном конце жевательную поверхность. В теле рачка мандибулы расположены таким образом, что их жевательные поверхности обращены в сторону мидсагиттальной плоскости, навстречу друг другу (рис. 78, Д).

На внутренней поверхности основания расположено вытянутое отверстие в кутикуле, через которое внутрь мандибулы заходят *соединительно-тканые связки* и *мандибулярные мышцы*. И те, и другие крепятся к внутренней поверхности кутикулы. Наличие связок обеспечивает относительное постоянство взаимного расположения мандбул в процессе работы (см. с. 000).

В строении головок отчетливо проявляется асимметрия. Головка левой мандибулы несколько вздута. Ее жевательная поверхность по всей длине желобовидно вогнута. Головка правой мандибулы (рис. 78, Г) уплощена, а ее более длинная жевательная поверхность слабо выпуклая.

*Жевательную поверхность* каждой мандибулы покрывают поперечно ориентированные ряды мелких зубчиков, разделенные неглубокими желобками. Вся жевательная поверхность окаймлена жесткими и очень острыми зубцами. Последние заметно различаются по размерам, форме и месту расположения на мандибуле. Это позволяет выделять несколько групп таких зубцов.

*Максиллы I* (рис. 78, Е, Ж) располагаются непосредственно за мандибулами и заметно уступают по размерам последним. В учебной литературе их часто характеризуют как рудиментарные, однако это справедливо только в отношении максилл II (см. ниже). Что же касается 1-й пары нижних челюстей, то, несмотря на свои небольшие размеры, они имеют довольно сложное строение. При рассмотрении максилл I со стороны вентральной поверхности (снизу) хорошо видно, что каждая из них состоит из массивной основной части и расположенных по ее

краю 4-х столь же массивных изогнутых щетинок, которые образуют короткий продольный ряд. *Основные членики* максилл выдаются над вентральной поверхностью рачка в виде двух вытянутых в длину бугорков с уплощенными вершинами. По отношению к продольной оси тела они расположены под небольшим углом — их проксимальные концы расставлены, тогда как задние боковые участки дистальных концов заметно сближены. Однако в отличие от мандибул они не соприкасаются друг с другом. Между ними всегда остается узкий канал — *пищевая бороздка*. На поверхности основного членика максиллы I расположены многочисленные и разнообразные шипики и щетинки. Задняя поверхность дистального конца каждой максиллы несет несколько *поперечных рядов* относительно коротких *шипиков*, а на собственно боковой поверхности, обращенной в сторону мидсагиттальной плоскости, располагается несколько полей более длинных и тонких щетинок (рис. 78, Ж).

По заднему, свободному краю основного членика, частично переходя на боковую поверхность, располагаются упоминавшиеся выше 4 *массивные щетинки*. При этом они направлены вверх и вперед, т. е. в сторону дорсальной поверхности рачка.

Три передние щетинки очень длинные (именно они бывают видны у придавленных рачков на временных препаратах). Каждая щетинка состоит из толстой, относительно короткой базальной части и длинного, отогнутого в сторону переднего конца тела бичевидного отростка. Граница между этими двумя участками хорошо маркируется поперечным рядом жестких и толстых волосков. Бичевидный отросток, напротив, опушен очень тонкими и гибкими волосками. Четвертая, самая задняя щетинка фактически состоит только из расширенной базальной части. Ее рудиментарный бичевидный отросток, окруженный концентрическим рядом жестких волосков, не всегда бывает заметен.

Описанные щетинки, как уже говорилось выше, отходят от свободного конца максиллы I вверх и при этом сильно отклоняются вперед, в сторону мандибул. По сути дела, непосредственно перед ротовым отверстием они образуют боковые стенки самого последнего участка пищевой бороздки. К тому же снизу, со стороны внешней среды этот отдел бороздки надежно прикрыт лабрумом (см. рис. 78, А). В совокупности эти элементы пищедобывающего аппарата образуют настоящую воронку, которая направляет пищевой поток непосредственно на жевательные поверхности мандибул и далее в рот. По набору функциональных элементов описанная конструкция очень похожа на аналогичный аппарат артемий (см. с. 000).

Максиллы II, как уже было сказано ранее, у представителей рода *Daphnia* полностью редуцированы, а их зачатки можно рассмотреть только у эмбрионов.

Представители таксона Daphniidae (*Daphnia*, *Simocephalus*) обладают пятью парами торакальных конечностей. Все торакоподы представляют собой типичные филлоподии (рис. 79). Кроме того, конечности всех пяти пар довольно заметно отличаются друг от друга строением, так как ножки каждой пары выполняют только им присущие функции. Вместе они образуют совершенный вододвига-

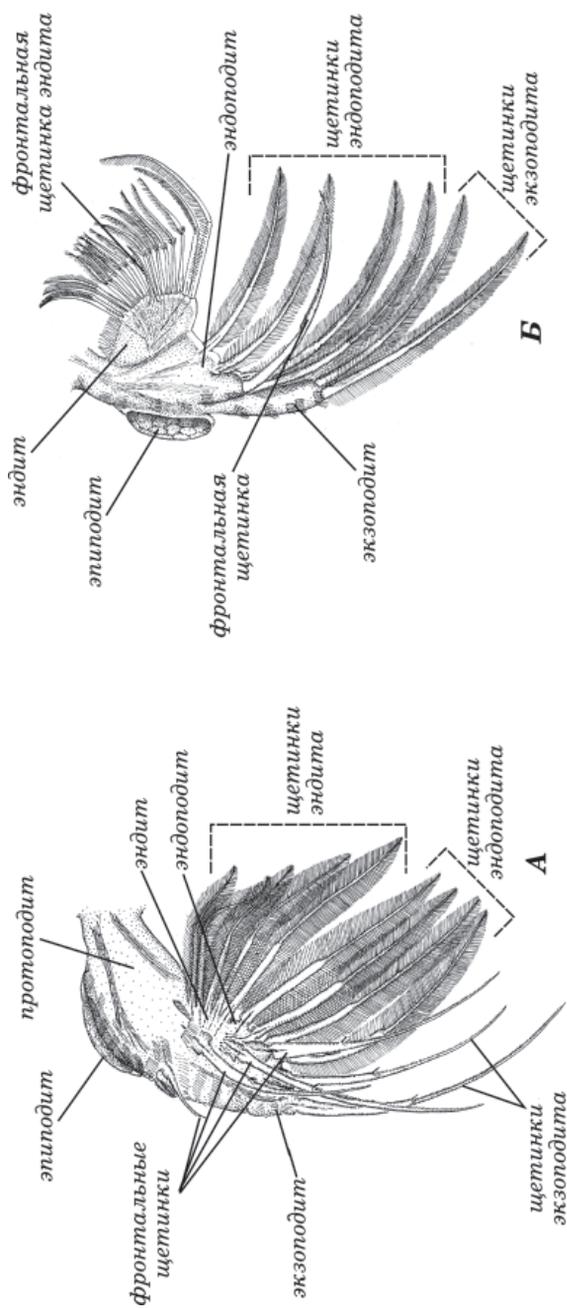


Рис. 79. Торакальные конечности *Daphnia* sp. (конечности правой стороны тела, вид спереди). *A* — торакальная ножка 1-й пары, *B* — торакальная ножка 2-й пары, *B* — торакальная ножка 3-й пары, фильтрационный гребень сохраняет естественное положение и отогнут от плоскости ножки почти на  $90^\circ$ , *Г* — торакальная ножка 4-й пары, фильтрационный гребень полностью подогнут под протоподит, *Д* — торакальная ножка 5-й пары.

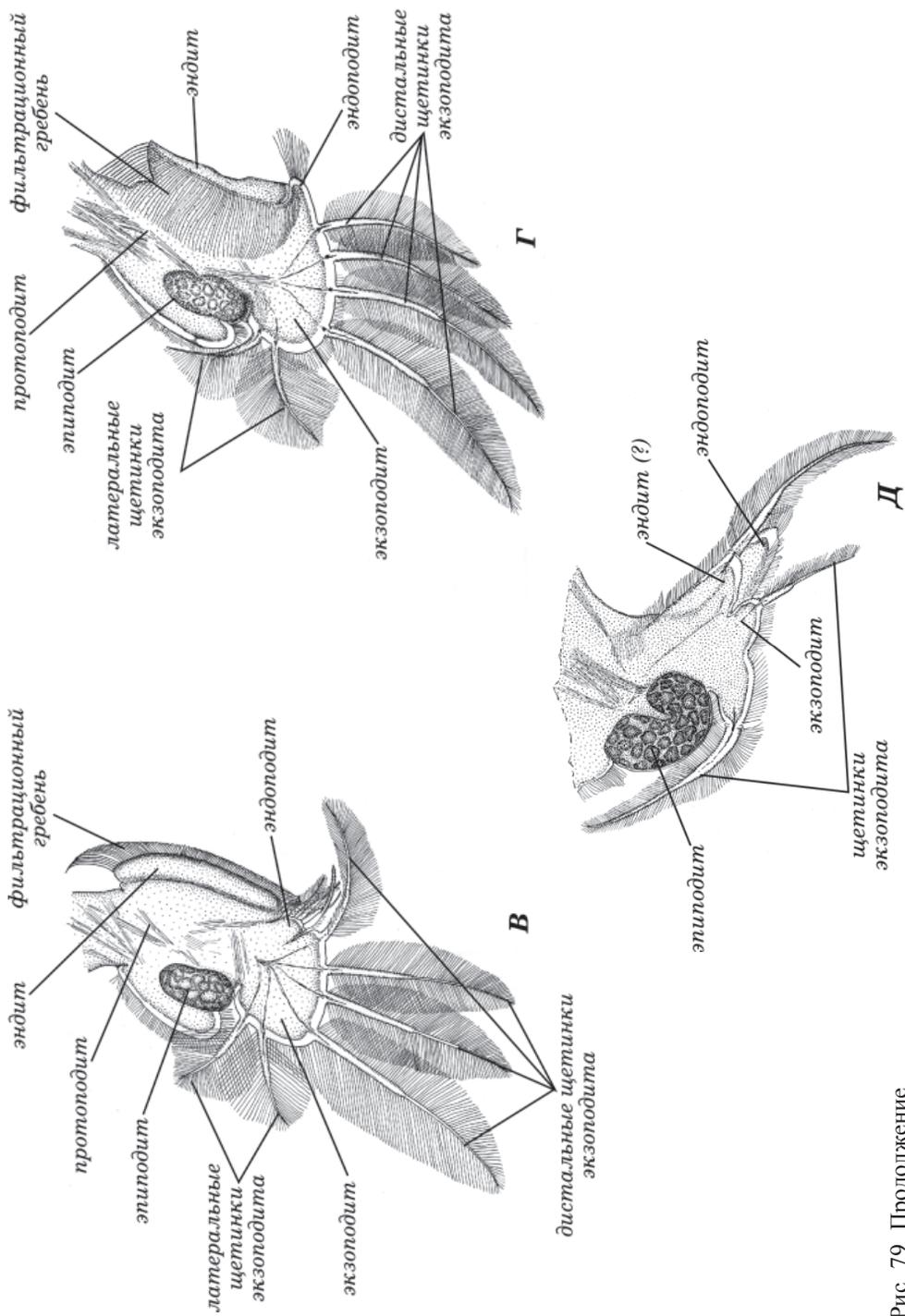


Рис. 79. Продолжение.

тельный фильтрационный аппарат. Об особенностях функционирования этого аппарата подробнее см. с. 000.

Торакальные ножки первой пары — *1-е торакоподы* (рис. 79, А) несут наибольшее количество очень длинных щетинок. Кроме того, они согнуты вдоль своей продольной оси, что придает каждой ножке вид неглубокого желобка, обращенного вогнутой поверхностью назад. Какие-либо признаки расчленения ножки отсутствуют. Узкое основание, которым ножка соединяется с телом, расширяясь, переходит в уплощенный и желобовидно изогнутый в продольном направлении *протоподит*. На самом дистальном конце протоподита с наружной стороны (обращенной к створке раковины) располагаются два не очень длинных пальцевидных выроста, каждый из которых несет по длинной щетинке. Эта часть ножки обычно рассматривается как *экзоподит*. По внутреннему (обращенному в сторону мидсагитальной плоскости) краю расположены четыре небольших бугорка, каждый из которых также несет по длинной щетинке. Этот участок соответствует *эндоподиту*. С наружной стороны, проксимально от экзоподита на протоподите располагается небольшая лопасть с хорошо заметным более темным утолщенным участком — это *эпиподит* (экзит). Внутренний край протоподита несет еще одну группу крупных щетинок, длина которых, однако, заметно уменьшается в проксимальном направлении. Все они сидят на общем основании. Последнее иногда трактуется как *эндит*. Кроме упоминавшихся выше можно выделить еще группу *фронтальных щетинок*, небольшие пальцевидные основания которых приурочены не к краю торакоподы, а к ее передней поверхности. Две самые крупные расположены на эндоподите, одна — на уровне эндита, а две совсем короткие — на экзоподите, непосредственно перед эпиподитом.

Щетинки торакальной ножки 1-й пары двухчленисты: их относительно массивный и толстый проксимальный отдел несет длинный бичевидный дистальный придаток. Различия касаются характера опушения щетинок. *Щетинки эндоподита* и *эндита* богато опушены по всей длине и имеют перистое строение. *Щетинки экзоподита* и все *фронтальные щетинки* лишены опушения. Их проксимальные бичевидные придатки несут лишь короткие жесткие шипики.

Торакальные конечности 2-й пары (*2-е торакоподы*) (рис. 79, Б) сохраняют сходный план строения, в том числе и продольный изгиб протоподита. Однако некоторые детали их строения заметно изменяются. *Экзоподит* 2-й торакоподы представлен всего одним довольно длинным пальцевидным выростом, который, правда, несет две крупные *щетинки*. Последние приобретают хорошо выраженную опушенность. Они, как и *щетинки эндоподита*, по всей длине несут по 2 ряда тонких волосков. Сам же *эндоподит* почти не изменяется, а вот *эндит* преобразуется очень сильно. Он приобретает вид хорошо обособленной лопасти, которая по свободному краю в дистальной половине несет 17 относительно небольших, но сильно специализированных щетинок. Особенно выделяются две самые дистальные — они длиннее остальных,

а их свободные концы отогнуты вперед. Проксимальная половина края эндита опущена тонкими и длинными волосками. В естественном положении щетинки эндитов обеих ножек рассматриваемой пары обращены ко дну упоминавшейся выше пищевой бороздки и на каком-то протяжении образуют ее боковые стенки. Эндиты подвижны, а их длинные щетинки принимают участие в формировании пищевой массы, которая затем передается к максиллам.

У 2-х торакопод резко сокращается количество фронтальных щетинок. На каждой ножке остается лишь по 2 таких щетинки — одна неопущенная *фронтальная щетинка* располагается на эндоподите, а вторая, сильно уменьшившаяся в размерах, — на эндите.

Строение *эниподита* практически остается таким же, как и у 1-й торакоподы.

Торакоподы 3-й и 4-й пар (*3-и торакоподы*, *4-е торакоподы* — рис. 79, В, Г) составляют основу фильтрационного аппарата дафний. По сравнению с ножками 1-й и 2-й пар они заметно более широкие и сильно уплощены. Их *протоподиты* остаются ровными, а продольный изгиб определяет только положение эндитов по отношению к остальным частям ножки.

Наиболее мощно развиты в ножках обеих пар *экзоподиты*. По своему дистальному краю они несут по 4 очень мощных *дистальных щетинки*, опущенных длинными, перекрывающими друг друга волосками. На наружном (боковом) крае экзоподитов расположено еще по 2 более коротких, но опущенных еще более длинными волосками *латеральных щетинки*. Последние частично перекрываются с волосками, окаймляющими наружный край хорошо развитого *эниподита*.

*Эндоподит* 3-й торакоподы, еще довольно отчетливо обособлен, хотя и демонстрирует все признаки редукции. Он несет 4 короткие щетинки. Одна из них, полностью лишенная опушения, немного сдвинута на фронтальную поверхность и, по-видимому, соответствует единственной фронтальной щетинке эндоподита 2-й торакоподы. *Эндоподит* 4-й торакоподы представляет собой уже слабо обособленный вырост, который несет лишь пучок волосков.

*Эндиты* 3-й и 4-й торакопод, напротив, хорошо развиты. Эндит каждой ножки, обращенный в сторону пищевой бороздки, заметно вытянут вдоль всего протоподита и по отношению к плоскости ножки отогнут назад и вверх под углом 90°. По свободному краю эндит несет ряд тонких и упругих щетинок, которые в совокупности образуют густой *фильтрационный гребень*. Гребни двух последовательно расположенных торакопод частично перекрывают друг друга. Спереди этот сплошной ряд щетинок, фактически образующий боковую стенку пищевой бороздки, достигает специализированных щетинок эндита 2-й торакоподы, а сзади перекрывает 5-ю торакоподу. Таким образом, пищевая бороздка по всей длине с обеих сторон ограничена сплошными филтрами.

Торакоподы 5-й пары (*5-е торакоподы* — рис. 79, Д) устроены проще всех остальных грудных ножек. Они более узкие, чем все предшествующие торакоподы. *Экзоподит* представлен небольшой слабо обособленной лопастью, с

которой связаны две опушенные, перистые *щетки*. Одна, более короткая расположена дистально и обращена вниз, вторая же, более длинная начинается на наружном крае экзоподита и круто поднимается вверх параллельно наружному краю ножки. Она огибает хорошо развитый *эпиподит* и фактически достигает вентральной поверхности тела рачка.

*Эндоподит*, напротив, хорошо обособлен и имеет вид удлинненной узкой лопасти, края которой богато опушены тонкими волосками. Настоящих сложных щетинок эндоподит лишен.

У основания эндоподита расположен узкий и довольно длинный конический вырост, оканчивающийся длинной перистой щетинкой, направленной вниз и назад. Возможно, этот элемент 5-й торакоподы соответствует *эндитам* предшествующих грудных конечностей.

### **ПРЕПАРАТ — Партеногенетическая самка *Simocephalus* sp.** (рис. 80, А–В)

*Методические указания.* Дафнии вполне могут быть заменены представителями рода *Simocephalus*, относящегося к тому же семейству Daphniidae. Внутреннее строение этих рачков очень сходно со строением дафний. Однако по некоторым признакам они даже удобнее «традиционных» дафний. Прежде всего, у рачков этого рода отчетливо выражена граница между головным щитом и двустворчатой раковиной (вторичным карапаксом). Кроме того, форма этой раковинки такова, что рачки могут подолгу лежать на спине на одном месте, но при этом активно фильтровать и питаться. Это позволяет прижизненно наблюдать работу фильтрационного и ротового аппаратов.

Для изучения строения рачков (вид сбоку) из них, также как и из дафний, изготавливают временные препараты (см. с. 000). Для прижизненных наблюдений рачков помещают в толстую каплю на предметное стекло и не накрывают покровным стеклом. Объем капли должен быть достаточен для того, чтобы рачок мог свободно фильтровать, но не мог бы при этом переворачиваться и тем более свободно плавать. В процессе проведения наблюдений необходимо следить за тем, чтобы капля не подсыхала и периодически тонкой пипеткой добавлять небольшие порции воды. Сначала рачка укладывают спинной поверхностью вверх. При этом становится отчетливо видна упоминавшаяся выше граница между головным щитом и раковинкой. Используя только самое малое увеличение микроскопа (желательно объектив 3,8 $\times$ ), следует понаблюдать за положением и работой торакальных ножек. Естественно, рассмотреть детали их строения при таком увеличении не удастся. Затем рачка переворачивают и укладывают на спину, створками раковины вверх.

Для более отчетливой визуализации работы торакальных ножек в воду можно добавить небольшое количество какого-либо водонерастворимого красителя (например, кармина). Наблюдения следует проводить, используя более мощные объективы (от 8 $\times$  до 20 $\times$ ).

В теле рачков рода *Simocephalus* отчетливо выделяются голова и туловищный отдел (рис. 80, А). Сверху голова прикрыта широким *головным щитом*, простирающимся назад до уровня максилл I. От двустворчатой *раковины* головной щит на дорсальной поверхности отделен хорошо выраженным дугообразным *затылочным швом*. Последний по бокам тела опускается вниз и вперед и достигает конца глубокой и узкой вырезки, которая отделяет «голову»

от туловищного отдела с вентральной стороны. Вентральная часть головы клиновидно суживается и оканчивается обращенным вниз крошечным *рострумом*. Боковые края головного щита нависают над этой нижней частью как 2 широких козырька.

Двустворчатая раковинка симоцефалюсов при рассматривании сбоку имеет неправильно-угловатые очертания и полностью лишена хвостового шипа. Сегментарный состав тела и набор конечностей такие же, как и у дафний. Наиболее заметное отличие касается *A I*. У *Simocephalus* они более крупные и хорошо заметны даже при малом увеличении. Их основной членик имеет форму высокого цилиндра, на дистальном конце которого располагается пучок эстетасков. Кроме того, у проксимального конца этого членика хорошо заметны еще 2 чувствительные щетинки, которые отсутствуют на *A I* дафний. Остальные головные конечности (*A II*, *Md* и *Mx I*) и все торакальные ножки (*1–5-я торакоподы*) за исключением тонких деталей устроены и функционируют как у дафний. Оканчивается тело нерасчлененным брюшком и постабдоменом. Последний несет две опущенные *постабдоминальные щетинки*, 2 каудальных *гребней* и терминально *фурку*, представленную двумя мощными когтями.

Пищеварительная система включает те же отделы, что и у дафний. Ротовое отверстие снизу прикрыто хорошо заметным, крупным *лабрумом*. Узкий *пищевод* ведет в толстую *среднюю кишку*. В самом начале в нее впадают 2 коротких *печеночных выроста*. У симоцефалюсов они не отгибаются назад, как у дафний, а наоборот сильно наклонены вперед, в сторону сложного глаза. Средняя кишка тянется вдоль всего туловища. Обычно хорошо видна граница между средней и *задней кишкой*. Последняя резко сужается и открывается щелевидным *анальным отверстием* у проксимальных концов каудальных гребней.

Фронтально на голове располагается большой, непарный *сложный глаз*. У более крупных рачков часто бывает хорошо видно, что он не выступает над поверхностью головы, а лежит достаточно глубоко под кутикулой. При этом он окружен не внутренними тканями, а вдается внутрь особой изолированной полости (камеры), которая окружает его спереди и с боков. За сложным глазом, на некотором расстоянии от него расположен массивный *надглоточный ганглий*, состоящий из нескольких долей. С ним связан и относительно крупный *науплиусов глаз*.

Однокамерное *сердце* залегает в туловищном отделе, непосредственно за головным щитом и перед выводковой камерой.

Органы выделения представлены парой *максиллярных желез*. У живых симоцефалюсов, рассматриваемых сбоку, каждая из них имеет вид длинной и узкой петли, расположенной у переднего края створки раковины. Петля начинается на уровне *Mx I*, а заканчивается почти у нижнего края створки.

Два *яичника*, как и у остальных ветвистоусых, вытянуты вдоль кишечника и содержат формирующиеся яйцеклетки. В *выводковой камере* рачков могут находиться *зародыши*.

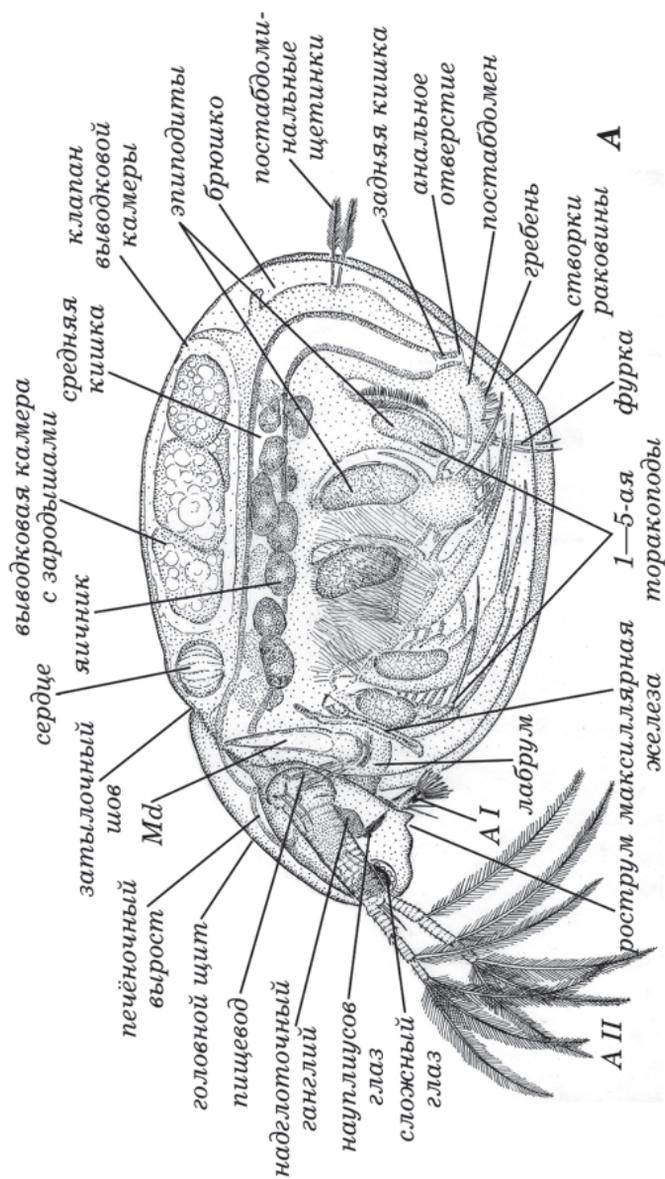


Рис. 80. Партогенетическая самка *Simoserphalus* sp.

А — вид сбоку, В — вид со спинной стороны, В — вид с брюшной стороны.

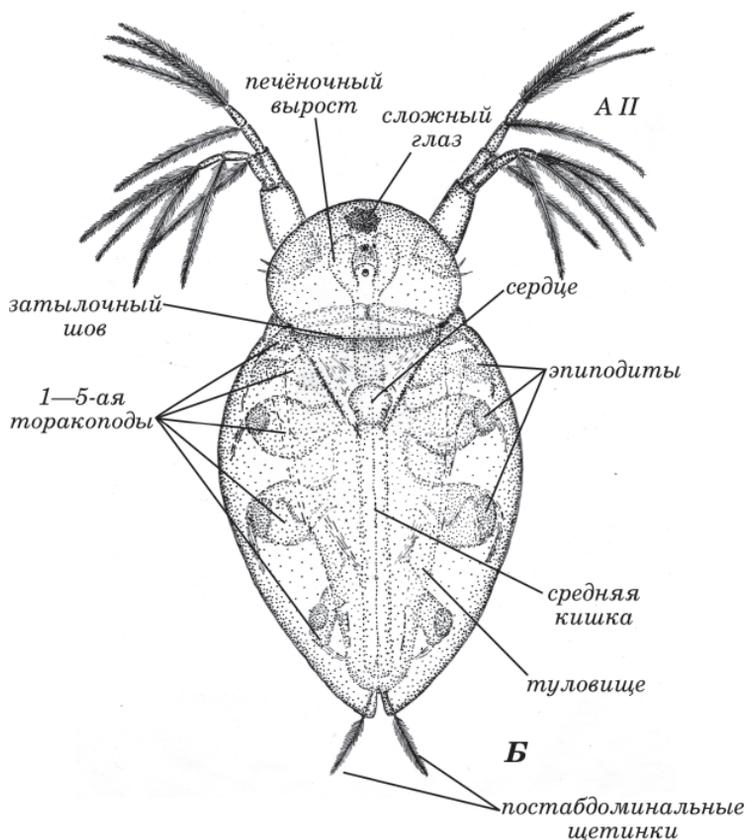


Рис. 80. Продолжение.

При рассматривании рачка с дорсальной стороны хорошо виден затылочный шов, отделяющий головной щит от вторичного карапакса (двустворчатой раковинки). Вперед и немного в стороны из-под головы выдаются две *A II*. При таком положении рачка отчетливо видно, что их 4-члениковые экзоподиты обращены наружу, а 3-члениковые эндоподиты, наоборот, — внутрь, в сторону мидсагиттальной плоскости. Основания *A II* не видны, так как полностью прикрыты нависающими над ними боковыми краями головного щита. У не очень крупных рачков через прозрачные покровы отчетливо просвечивают некоторые внутренние органы и, главное, торакоподы.

Из внутренних органов хорошо виден занимающий терминальное положение на переднем конце тела округлый сложный глаз. Непосредственно за ним просматривается передний отдел средней кишки. Два небольших печеночных выроста направлены вперед, в сторону сложного глаза и при этом слабо изогнуты навстречу друг другу. Между ними хорошо бывает виден самый передний конец кишечника, прикрывающий ганглий. Далее назад, непосредственно за затылочным швом расположено активно пульсирующее сердце.

Главная задача на этом этапе работы — познакомиться с взаимным расположением на теле грудных ножек и их работой. Еще раз следует обратить внимание на то, что для вы-

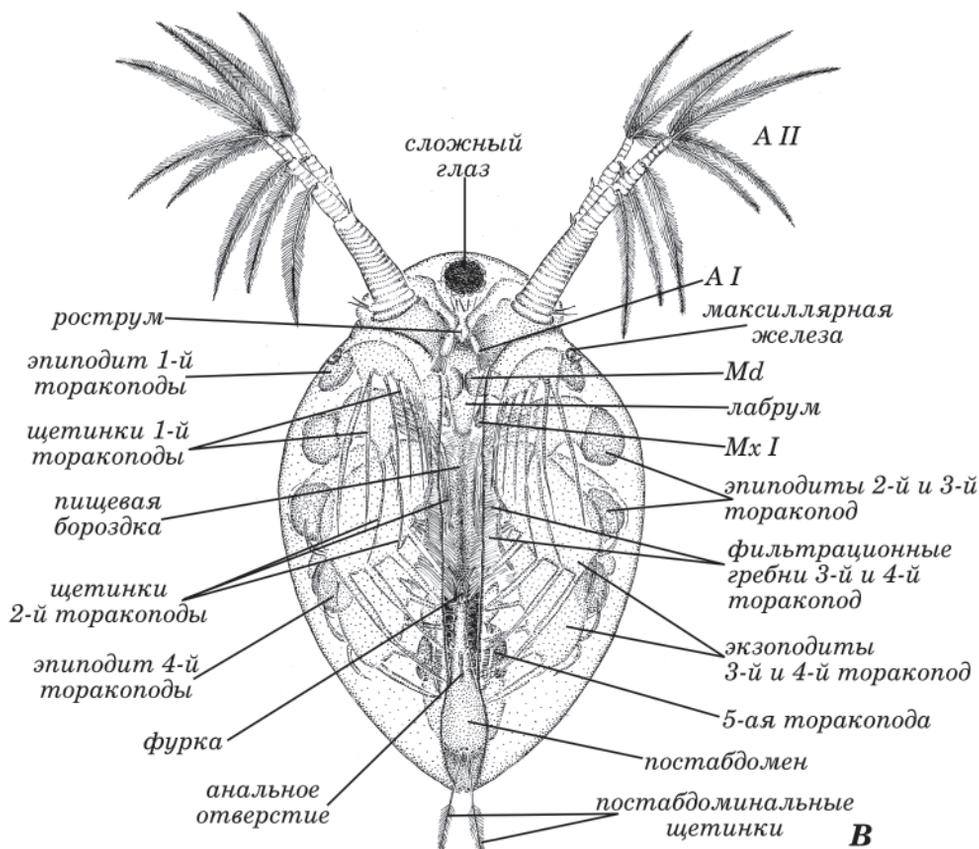


Рис. 80. Продолжение.

полнения этой части задания необходимо использовать только малое увеличение микроскопа. Практически все детали строения ножек при этом неразличимы. Хорошо видно лишь поперечное сечение — оптический срез — их протоподитов, но именно это обстоятельство позволяет отчетливо рассмотреть реальное положение грудных ножек на теле и последовательность их движений. Необходимо также помнить, что при рассматривании рачка со стороны дорсальной поверхности мы видим реальные контуры тела, расположенного внутри двустворчатой раковинки, во фронтальной плоскости, не прикрытые конечностями с их разнообразными лопастями и многочисленными щетинками.

Передний отдел туловища рачка фактически такой же ширины, как и задний конец головы. Далее назад т у л о в и щ е заметно сужается, так что в плане оно имеет вид удлиненного треугольника с направленной назад слегка закругленной вершиной — местом перегиба туловища. Подогнутый вниз на ventральную поверхность постабдомен с каудальными гребнями и фуркой при таком положении рачка не виден. Лишь передняя граница постабдомена маркируется двумя длинными перистыми п о с т а б д о м и н а л ь н ы м и щ е т и н к а м и (см. с. 000).

Между латеральными поверхностями тела рачка и внутренней поверхностью створок раковинки остается обширное свободное пространство, в которое и выдаются т о р а -

к о п о д ы (1–5 - я). Рассматривая рачка сверху, мы, по сути дела, видим оптический срез (поперечное сечение) ножек. Соответственно, на малом увеличении они выглядят не как листовидные пластинки, а как довольно массивные пальцевидные выросты, контуры которых видны совершенно отчетливо.

Форма ножек и их положение относительно друг друга на поверхности торакса немного различаются. Конечности первых двух пар, как уже было сказано ранее, изогнуты вдоль своей продольной оси и имеют форму удлиненных желобков. Вершины этих желобков обращены вперед. С каждой стороны тела 1-я и 2-я торакоподы заметно сближены друг с другом, так что при схлопывании они фактически вкладываются друг в друга и в виде двойного колпачка плотно прикрывают спереди три остальные грудные ножки.

3-я и 4-я торакоподы удалены от 2-й и друг от друга примерно на одинаковое расстояние. В поперечном сечении они почти прямые и в спокойном состоянии расположены почти строго перпендикулярно по отношению к боковой поверхности тела рачка. Расстояние между 4-й и 5-й торакоподами заметно больше, чем между остальными ножками. 5-е торакоподы сильно сдвинуты назад. Кроме того, в спокойном состоянии они направлены не вбок, а фактически расположены параллельно подогнутому вниз постабдомену.

Движения, совершаемые ножками, достаточно однообразны и ограничены. При этом отчетливо видно, что конечности составляют две функциональные группы. В первую входят 1-е и 2-е торакоподы, во вторую — все остальные (3-и, 4-е и 5-е).

Ножки первых двух пар совершают движение синхронно. Амплитуда их колебаний невелика. Совершенно иначе работают следующие 3 пары торакальных конечностей. Они движутся не синхронно, а с небольшим сдвигом по времени, что создает короткую метакрональную волну, благодаря которой и формируется постоянный ток воды внутри полости раковинки (подробнее см. с. 000 и рис. 81).

Завершив наблюдения над работой торакальных ножек, рачка следует перевернуть на спину, вентральной поверхностью кверху. Рассматривая рачка в таком положении, можно использовать более мощный объектив (20°).

У рачка, лежащего на спине, контуры собственно туловища и основания торакальных ножек рассмотреть не удастся, но зато дистальные и латеральные отделы последних (экзо- и эндоподиты) отчетливо различимы (рис. 80, Б). Хорошо видны и 3-я, и 4-я пары ножек с их фильтрационными гребнями. Помимо конечностей следует обратить внимание и на некоторые другие детали строения рачка — истинную форму рострума и положение *A I*, положение и форму лабрума, положение и работу мандибул, работу постабдомена и расположенных на нем когтевидных ветвей фурки.

Со стороны вентральной поверхности граница между «головой» и туловищным отделом маркируется передними краями створок раковинки. Относительно широкий и плавно закругленный спереди головной щит по направлению к роструму резко сужается. У самого фронтального края головы располагается непарный *сложный глаз*, а по бокам узкого *рострума* — тесно сближенные *A I*. Латерально по отношению к ним к голове крепятся *A II*. Их основания хорошо видны на фоне боковых участков головного щита. Медиально они разделены рострумом. Из-под рострума, в промежутке между створками далеко назад выдается длинный клиновидный *лабрум*. Последний полностью прикрывает жевательные отделы *Md*. Так как лабрум полупрозрачен, рассмотреть детали строения жевательных поверхностей верхних челюстей не удастся, но зато можно

наблюдать за работой этих ротовых конечностей. Хорошо видно, что движения мандибул очень ограничены — они лишь способны согласованно поворачиваться вперед и назад, причем осью вращения служит их продольная ось. Асимметрично устроенные жевательные поверхности мандибул (подробнее см. с. 000) при этом все время располагаются на одном уровне и довольно плотно прилегают друг к другу. Пищевые частицы на эту мельницу направляют расположенные сразу же за мандибулами *Mx I* (подробнее см. с. 000).

Далее, уже под створками раковинки располагаются торакальные конечности. Дистальные отделы 1-х торакопод отклоняются вперед и поэтому оказываются по бокам и даже немного впереди мандибул и максилл. Самое наружное (латеральное) положение, непосредственно под створками раковины занимают их мешковидные и более темные *эпиподиты*. Экзоподиты и эндоподиты направлены к нижним (вентральным) участкам створок. Расположенные на них *щетки* направлены назад и перекрывают следующие две пары ножек. При этом щетинки экзоподита охватывают следующие конечности латерально (до уровня расположения эпиподитов) и, частично, вентрально, а щетинки эндоподита перекрывают оставшийся участок вентральной поверхности и внутренние (медиальные) края ножек, обращенные в сторону пищевой борозды. Фактически такое же положение занимают и 2-е торакоподы, правда, длинные щетинки их экзоподитов и эндоподитов больше смещены в медальном направлении. А специализированные щетинки их эндитов (подробнее см. с. 000) вообще достигают дна *пищевой бороздки*.

*Эпиподиты* 3-й и 4-й пар торакопод занимают максимально латеральное положение, непосредственно под створками раковинки. Крупные, листовидные *экзоподиты* этих ножек, каждый из которых по своему дистальному краю несет по 4 длинных, густо опушенных щетинки, сплошным покровом полностью перекрывают всю заднюю половину полости раковинки с боков и с вентральной стороны вплоть до 5-й пары торакопод и постабдомена.

Со стороны мидсагиттальной плоскости расположены эндиты этих двух пар ножек. Они несут мощные *фильтрационные гребни*, которые фактически образуют боковые стенки пищевой бороздки.

*5-е торакоподы* расположены почти параллельно брюшку. Они в значительной мере прикрыты щетинками ножек 4-й пары и подогнутым на вентральную сторону *постабдоменом*. Обычно бывают видны лишь эпиподиты 5-х торакопод и длинные направленные назад щетинки их редуцированных экзоподитов.

Подвижный постабдомен так сильно подогнут вперед, что мы фактически видим его дорсальную поверхность. На уровне только что упоминавшихся щетинок 5-х ножек на постабдомене расположено щелевидное *анальное отверстие*. По бокам от него вплоть до заднего конца тянутся два ряда постепенно увеличивающихся в размерах жестких когтевидных шипов, образующих каудальный гребень. Терминально на заднем конце постабдомена расположены два массивных когтя — ветви *фурки*.

*Daphnia* sp. и *Simocephalus* sp. [Arthropoda (тип): Mandibulata (подтип): Tetraconata: («Crustacea»): Altocrustacea: Vericrustacea: Branchiopoda: Phyllopoda (класс): («Cladocera»): Anomopoda, (отр.): Daphniidae (сем.)]. Эти широко распространенные и хорошо известные ветвистоусые рачки относятся к числу самых обычных представителей пресноводной фауны.

Долгое время они наряду с другими формами входили в состав обширного таксона Cladocera (ветвистоусые рачки в широком смысле), однако ныне эту группу разделяют на 4 самостоятельных таксона (отряда). В современной литературе название «ветвистоусые» часто используется не в таксономическом смысле, а, скорее, как морфологическая и поведенческая характеристика. Так называют рачков с хорошо развитыми двуветвистыми А II, преимущественно используемыми для движения.

Аномоподы заселяют континентальные водоемы самого разного типа. Они могут в массе размножаться как в постоянных (озера, пруды и т. п.), так и в эфемерных водоемах (канавы, большие лужи и т. п.). Однако у каждого вида есть свои предпочтения. Так, крупные *Daphnia magna* держатся преимущественно в самом придонном слое небольших прудов и луж. А более мелкие *D. pulex* осваивают практически всю толщу воды неглубоких и часто временных водоемов, хотя встречаются и в прибрежной зоне не очень сильно заросших озер. *D. atkinsoni* обычно можно найти только в лужах, а *D. cristata* и *D. longiremis* — напротив, только в озерах и водохранилищах. Виды рода *Simocephalus* предпочитают прибрежные участки постоянных и сильно заросших стоячих и слабопроточных водоемов.

Дафнии практически все время активно плавают, сохраняя при этом постоянное положение тела в пространстве. Их спинная сторона почти все время обращена кверху. Симоцефалюсы, напротив, могут долго плавать, перевернувшись на 180°, — спиной вниз. Кроме того, они могут долго лежать на грунте практически на одном месте как на спине, так и на вентральной поверхности. При этом их торакоподы активно работают, создавая постоянный ток воды через полость раковинки.

Для движения рачки используют мощные А II, которые совершат резкие взмахи. При возвратном движении, когда плавательные антенны отводятся далеко вверх, их ветви и расположенные на них щетинки компактно складываются, так что сопротивление воды оказывается минимальным. При рабочем ударе, направленном вниз и даже немного назад, ветви и находящиеся на них щетинки максимально расправляются. Это приводит к значительному увеличению площади гребной поверхности. Тело рачка при этом получает толчок вперед и вверх. Затем во время короткой паузы рачок опускается на расправленных плавательных антеннах как на парашютах, при этом продольная ось тела рачка расположена практически вертикально. Следующий рабочий удар снова поднимает рачков вперед и вверх. Этот способ движения совершенно не похож на плавное перемещение в пространстве артемий (см. с. 000). Двигаясь, ветвистоусые постоянно совершают скачки, чередующиеся с кратким периодом пассивного парашютирования. Такой способ локомоции и обусловил широкое распространение русского названия дафний и их ближайших родственников — «в о д я н ы е б л о х и».

Участие торакопод в локомоции минимально. Главная их задача — создание потока, приносящего пищевые частицы, и фильтрация. Все аномоподы — фильтраторы, правда, одни процеживают значительные объемы воды в толще водоема, и их основной пищей служат преимущественно бактерии, тогда как другие (упоминавшаяся выше *D. magna*) в качестве пищи используют илистый осадок, взмучиваемый ими во время плавания в придонном слое.

Как и у голых жаброногов (Notostraca) токи воды создают работающие торакоподы. Главные отличия сводятся к тому, что, во-первых, у дафний и близких к ним форм токи

формируются внутри относительно небольшого пространства, ограниченного створками раковинки и, во-вторых, отсутствует протяженная метахрональная волна. Фактически торакоподы, как уже было сказано выше, разделены на две функциональные группы (рис. 81), которые различаются по ритму совершаемых ими движений. Торакоподы первых двух пар совершают взмахи практически синхронно. При завершении рабочего удара их длинные неопущенные или относительно коротко опущенные щетинки плотно охватывают со стороны пищевой бороздки и с вентральной стороны ножки следующих двух пар (3-й и 4-й). При этом они тесно сближаются между собой и с ножками 3-й пары.

Собственно фильтрация осуществляется ножками 3-й и 4-й пар, несущими мощные фильтрационные гребни. В этом принимают участие и конечности 5-й пары, которые, кроме того, очищают дорсальную поверхность постабдомена от экскрементов. Эти ножки совершают движения не синхронно, а с небольшим сдвигом по фазе, благодаря чему формируется короткая метахрональная волна.

Работа торакопод создает в полости, ограниченной створками раковинки, два потока воды. Они формируются поочередно. Первая порция воды засасывается в полость раковинки через щель между створками непосредственно за «головой», фактически на уровне лабрума (рис. 81, II, III и VIII, IX). Последний делит этот поток на две боковые струи, которые сначала поступают в область расположения ножек первых двух пар, а затем движутся назад непосредственно под створками, обтекая остальные конечности снаружи (латерально) (рис. 81, V, VI и XI, XII). Вторая порция воды поступает в полость раковинки чуть дальше, преимущественно на уровне торакопод 2-й пары и, не разделяясь на отдельные струи, между основаниями торакопод уходит медиально вглубь (рис. 81, IV, V). Дна пищевой бороздки медиальный поток достигает как раз на уровне торакопод 3-й и 4-й пар. При этом он оказывается очищенным от наиболее крупных частиц, которые задерживаются массивными щетинками эндоподитов торакопод 1-й и, главным образом, 2-й пар. Эти щетинки, несущие многочисленные но короткие волоски, однако, не образуют полноценных фильтров — они пропускают всю мелкодисперсную взвесь, осуществляя лишь самую грубую очистку.

Главными фильтрующими элементами являются 3-я и 4-я пары торакопод, снабженные эндитами с частыми гребнями из упругих щетинок. Эти «фильтры» пропускают лишь частицы, размеры которых не превышают 0,2–1 мкм. Принципиально фильтрующий аппарат дафний работает так же, как и фильтрующий аппарат артемий (см. с. 000). Благодаря тому, что объем камер между ножками 4-й и 5-й, а на мгновение позднее и между 3-й и 4-й пар последовательно изменяется за счет их сближения и сменяющего его расхождения, в этих камерах столь же закономерно и последовательно изменяется давление. При расхождении ножек оно уменьшается, а при их сближении резко возрастает. В первом случае именно в эти две пары камер и засасывается вода из медиального потока, проходя через упоминавшиеся выше очень тонкие фильтры, способные задерживать даже бактериальные клетки (рис. 81, IV, V, VI и X, XI, XII). Вход же в эти камеры со стороны карапакса и с вентральной стороны надежно закрыт эпиподитами и экзоподитами ножек 3-й и 4-й пар. Более того, именно в этот период щетинки экзоподитов и фронтальные щетинки ножек первых двух пар плотно обжимают снаружи экзоподиты и частично эпиподиты ножек двух следующих пар (рис. 80, B; 81, V, VI и XI, XII). Далее начинается сближение сначала ножек 5-й и 4-й, а чуть позднее 4-й и 3-й пар (рис. 81, I, II, III и VII, VIII, IX). Возрастающее давление внутри камер отгибает эпиподиты и экзоподиты в стороны и вниз, освобождая выход для воды в латеральном направлении непосредственно под карапакс. Так как при этом весь комплекс из задних трех пар ножек максимально отклоняется назад, а две первые пары, наоборот, достигают самого переднего положения, то в передней части полости раковинки возникает зона разрежения, и в нее извне спереди начинает поступать вода. Однако пройти дальше назад она не может, так как в этот момент ножки сближаются

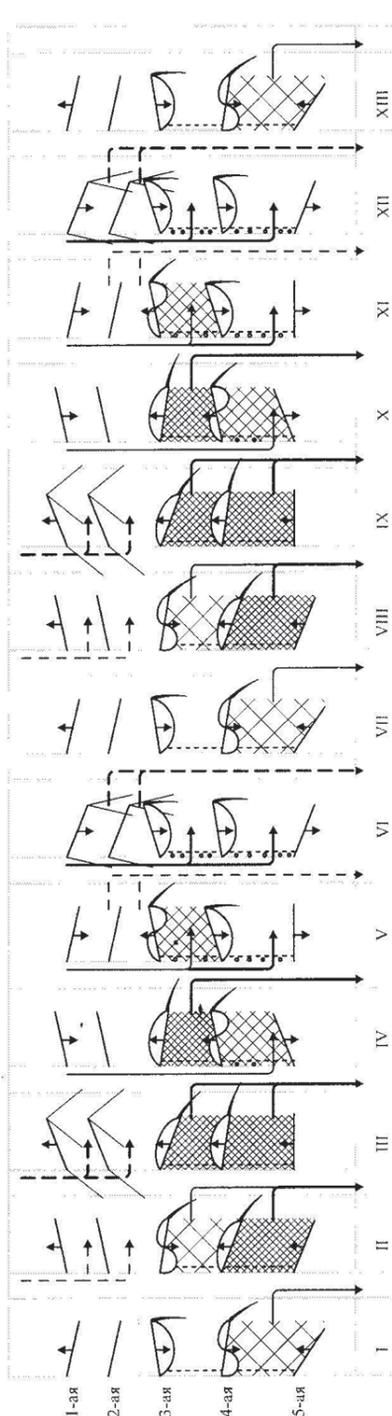


Рис. 81. Схема токов воды, создаваемых торакальными конечностями в полости раковины веслоногого рачка. Вид с вентральной стороны. Изображены ножки левой стороны тела.

**1-5-я** — порядковые номера торакопод; **римскими цифрами** помечены последовательные фазы работы торакопод; **короткая стрелка**, отходящая от середины торакоподы, показывает направление движения данной торакоподы в следующий момент, т. е. в тот короткий промежуток времени, который разделяет две соседние позиции (*I и III, III и IV и т. д.*); **короткие пунктирные линии** между основаниями 3-й, 4-й и 5-й торакопод — фильтрационные гребни; **прямые линии**, отходящие под разными углами от концов 1-й и 2-й торакопод — многочисленные щетинки этих конечностей; **сегменты** на 3-й и 4-й торакоподах — положение экзоподитов этих торакопод в данный момент времени; **толстые и слегка изогнутые линии** на свободном конце 3-й и 4-й торакопод — эпиподиты этих ножек; **редкая штриховка** — начало повышения давления воды в междуножки; **густая штриховка** — максимальное значение давления в междуножках; **средняя штриховка** — начало падения давления в междуножках; **продольные пунктирные стрелки** разной толщины — «дыхательный» поток и изменение его интенсивности; **продольные сплошные линии** разной толщины — «пищевой» поток и изменение его интенсивности. **Ряды точек** — пищевые частицы, задержанные на фильтрационных гребнях 3-й и 4-й торакопод (IV, V, VI и X, XI, XII).  
Остальные пояснения в тексте.

не только в продольном, но и в поперечном направлении — пищевая (паховая) бороздка при этом почти полностью замыкается (на рис. 81 это не показано). Путь по бокам, непосредственно под карапаксом в этот момент тоже оказывается перекрытым, так как в латеральном направлении максимально отгибаются эпиподиты и экзоподиты сначала 3-й, а мгновение спустя и 4-й пары ножек (рис. 81, *II, III* и *VIII, IX*). В это время продолжающийся рост давления в фильтрационных камерах выталкивает из них, а затем и из полости раковинки остатки процеженной воды медиального потока.

Пока развиваются описанные выше события, движения воды в передней половине полости карапакса не происходит. Но как только сближение фильтрующих конечностей закончилось, и они снова начинают последовательно отдаляться друг от друга, ситуация резко меняется. Весь комплекс фильтрующих конечностей (3–5-я пары торакопод) теперь отклоняется вперед, а конечности 1-й и 2-й пар, наоборот, начинают двигаться назад, навстречу ножкам 3-й пары (рис. 81, *V, VI* и *XI, XII*). Давление в передней части полости раковинки быстро растет, и ранее поступившая туда вода (рис. 81, *III, IX*) начинает двигаться. Однако выйти назад в пищевую бороздку она не может, ибо путь туда плотно перекрыт эндоподитами и их многочисленными щетинками, которые именно в этот момент плотно прижимаются к ножкам 3-й пары со стороны мидсагиттальной плоскости. Путь в ventральном направлении перекрыт экзоподитами и их щетинками, а также частью фронтальных щетинок конечностей 1-й и 2-й пар (рис. 81, *VI, XII*). Единственное свободное направление — это узкое пространство между латеральными краями ножек, несущими эпиподиты, и внутренними поверхностями створок раковинки. Эти стремительные латеральные потоки на короткий промежуток времени создают снаружи от фильтрационных камер между конечностями 3-й, 4-й и 5-й пар зону повышенного давления, которое удерживает эпиподиты этих ножек максимально отогнутыми назад и соответственно прижимает их к ножкам последующей пары (рис. 81, *V, VI* и *XI, XII*).

В это же время, ускоряющееся поступление воды в фильтрационные камеры из пищевой бороздки создает в последней зону пониженного давления, что сразу же вызывает приток новой порции воды извне в зоне двух первых пар торакопод. Так формируется медиальный пищевой поток, путь которого жестко детерминирован положением передних ножек и их многочисленных щетинок (рис. 81, *IV, V, VI* и *X, XI, XII*).

Работа описанного выше сложного вододвигательного аппарата дафний лежит в основе реализации двух жизненно важных функций — питания и дыхания. Пищевые частицы, собранные на фильтрационных гребнях эндитов, сбрасываются в пищевую борозду и перемещаются вперед к ротовому отверстию. В этом процессе активное участие принимают вооруженные крепкой щетинкой выросты эндитов торакопод 2-й пары. Они рассматриваются как специализированные гнатобазы этих грудных ножек. В старых работах их часто называли «максиллярными выростами».

Долгое время считалось, что в роли органов дыхания рачков выступают эпиподиты грудных конечностей. Полностью исключить участие этих тонкостенных выростов в процессах газообмена, наверное, нельзя, однако главная роль в этом случае принадлежит внутренней поверхности створок раковинки, которая интенсивно омывается латеральными токами воды. Что же касается эпиподитов, то, по современным данным, они играют важную роль в процессах обмена ионами между организмом и внешней средой.

Размножение дафний, симоцефалосов и других ветвистоусых рачков также характеризуется рядом специфических особенностей. По большей части в водоемах можно обнаружить лишь самок, которые размножаются только партеногенетически (организация именно таких самок и описана выше — с. 000 и 000). Диплоидные яйца, одетые тонкой оболочкой, из яичника по яйцеводу поступают в выводковую сумку. Развитие прямое. Стадии науплиуса и метанауплиуса отсутствуют. Полностью сформированные, но еще

маленькие и неполовозрелые рачки (ювенили) покидают выводковую сумку материнского организма и переходят к самостоятельному существованию. После отрождения молоди самка линяет, и в выводковую сумку поступает следующая порция яиц.

Пока сохраняются благоприятные внешние условия, дафнии, как правило, размножаются только путем партеногенеза. Самцы в этот период в составе популяций отсутствуют. Однако отклонение некоторых факторов от оптимальных значений (снижение температуры воды, уменьшение доступных рачкам пищевых ресурсов, изменение фотопериода и т. п.) стимулирует самок к продукции гаплоидных яиц, из которых развиваются гаплоидные самцы. При этом наглядно проявляется половой диморфизм — самцы уступают самкам по размерам и несколько иначе устроены. У них сильнее развиты А I, которые принимают участие в удерживании самок в процессе спаривания. В таком же направлении специализируются и торакоподы I. Естественно, что у самцов отсутствует выводковая камера, а их гонодуksты самостоятельно открываются на заднем конце брюшка дорсально, недалеко от анального отверстия. После спаривания самки откладывают так называемые «миктические» яйца, которые сформировались в результате оплодотворения (амфимиксиса). Эти яйца отличаются от партеногенетических наличием плотных защитных оболочек. В каждом яичнике формируется по одному такому яйцу. Они поступают в выводковую камеру. Ее стенки вместе с частью раковинки преобразуются в специальный защитный комплекс — «э ф и п п и й», или «седлышко», который при линьке сбрасывается. Эфиппии обладают удивительной устойчивостью к действию неблагоприятных факторов — они легко выдерживают значительные колебания температуры, промораживание и полное высушивание. Будучи замороженными в лед, они легко переносят зиму и весной при наступлении благоприятных условий дают начало новому поколению партеногенетических самок. Важную роль эти защитные образования играют и в расселении дафний. При полном высушивании водоема легкие эфиппии с пылью легко переносятся ветром на большие расстояния. При попадании в хорошие условия находящиеся в них яйца начинают нормально развиваться.

Описанный выше жизненный цикл реализуется далеко не всегда и не у всех ветвистоусых рачков. С одной стороны, есть формы (иногда это отдельные популяции), у которых самцы вообще не были обнаружены. Соответственно амфимиксис у них не осуществляется ни при каких условиях — ни при благоприятных, ни при неблагоприятных. С другой стороны, известны многочисленные случаи, когда переход к амфимиксису непосредственно не связан с резким ухудшением условий существования. Более того, в некоторых популяциях за летний сезон может наблюдаться несколько волн появления самцов.

Таким образом, у дафний и родственных им форм в большинстве случаев имеет место повторяющаяся во времени смена партеногенеза и амфимиксиса. Это обстоятельство позволяет некоторым исследователям трактовать их жизненный цикл как г е т е р о г о н и ю. Однако другие обращают внимание на то, что при классической гетерогонии смена партеногенетических и амфимиктического поколений характеризуется более или менее строгой периодичностью, как это имеет место, например, у дигенетических сосальщиков (Trematoda). У ветвистоусых подобная периодичность практически не выражена. Как показали специальные эксперименты, наступление амфимиксиса можно отсрочить на неограниченно долгое время, поддерживая благоприятные условия в культуре рачков. Соответственно, называть подобную стратегию реализации генеративной функции гетерогонией нет оснований. Обе эти точки зрения представлены в современной учебной литературе.

Для некоторых видов характерен ц и к л о м о р ф о з. Этим термином обозначают закономерные, приуроченные к смене сезонов изменения формы, размеров, а иногда и плодовитости организмов. Ветвистоусые рачки и, в частности дафнии, демонстрируют классические примеры цкломорфоза. У некоторых видов (например, *D. dubia*, *D. retrocurva* и др.) первые весенние поколения партеногенетических самок обладают

округлой «головой»), однако в разгар лета, при повышении температуры воды появляются рачки, «голова» которых сильно вытянута вперед и заострена (так называемая «шлемовидная голова»). Нередко на «голове» появляются дополнительные шипы, удлиняется хвостовой шип раковинки. Ближе к осени длинноголовые и «шипастые» формы снова уступают место обычным рачкам. Этот феномен сам по себе хорошо известен и очень подробно описан в литературе. Более того, неоднократно делались успешные попытки экспериментально индуцировать цикломорфные изменения в условиях стабильной лабораторной культуры рачков. Тем не менее, до сих пор нет единого мнения по поводу того, какие тонкие механизмы обуславливают проявление цикломорфоза.

Однако цикломорфоз свойствен далеко не всем представителям р. *Daphnia*.

### **ПРЕПАРАТ — щитень *Lepidurus* sp. (рис. 82, А–В; 83)**

*Методические указания.* На руки студентам выдают фиксированных спиртом или жидкостью Бузна рачков. Последних помещают в маленькие чашки Петри с небольшим количеством жидкости. Это позволяет студентам в процессе работы с объектом манипулировать им — переворачивать, отгибать карапакс и т. п. Удобнее всего использовать не очень крупных рачков, с длиной тела до 1 см. Обычно такие особи обладают еще полупрозрачным карапаксом, через который просвечивают петли каналов максиллярных желез, туловищные сегменты и даже грудные ножки. В процессе работы необходимо использовать бинокуляры. Желательно сделать два рисунка — со спинной и с брюшной стороны.

При наличии в учебных коллекциях крупных (до 4–5 см) арктических *Lepidurus arcticus* на занятиях можно использовать и этот вид щитней.

В наших широтах рачки обычно достигают средних размеров. С дорсальной стороны их тело почти целиком прикрыто широким спинным щитом — *карапаксом* (рис. 82, А, Б; 83). Незащищенными остаются лишь самые задние туловищные сегменты. Передний край карапакса, если его рассматривать сверху, широко закруглен и образует острый кант. Самая высокая, выпуклая часть спинного щита приходится на заднюю границу передней трети тела. Далее по направлению к заднему концу он сужается и плавно понижается, образуя подобие низкой двускатной крыши. Сзади карапакс несет неглубокую вырезку.

Недалеко от переднего края карапакса расположены глаза. Прежде всего, это 2 крупных почковидных *сложных* (фасетированных) *глаза*. Они лежат непосредственно по бокам от средней линии тела и настолько тесно сближены, что при рассматривании не очень крупного рачка без использования оптики может возникнуть впечатление, что это один непарный глаз, подобный тому, какой имеются у «Cladosega» (см. выше, с. 000). Непосредственно перед сложными глазами находится крошечный непарный *науплиусов глаз*, в состав которого у щитней входит 4 пигментных бокала.

Позади сложных глаз отчетливо различим *нухальный орган*. Он имеет вид светлого округлого пятна, расположенного строго медианно. Детали его строения рассмотреть не удастся.

Со спинной стороны задняя граница головы маркируется поперечной бороздкой — *затылочным швом*, который особенно хорошо выражен у крупных экземпляров.

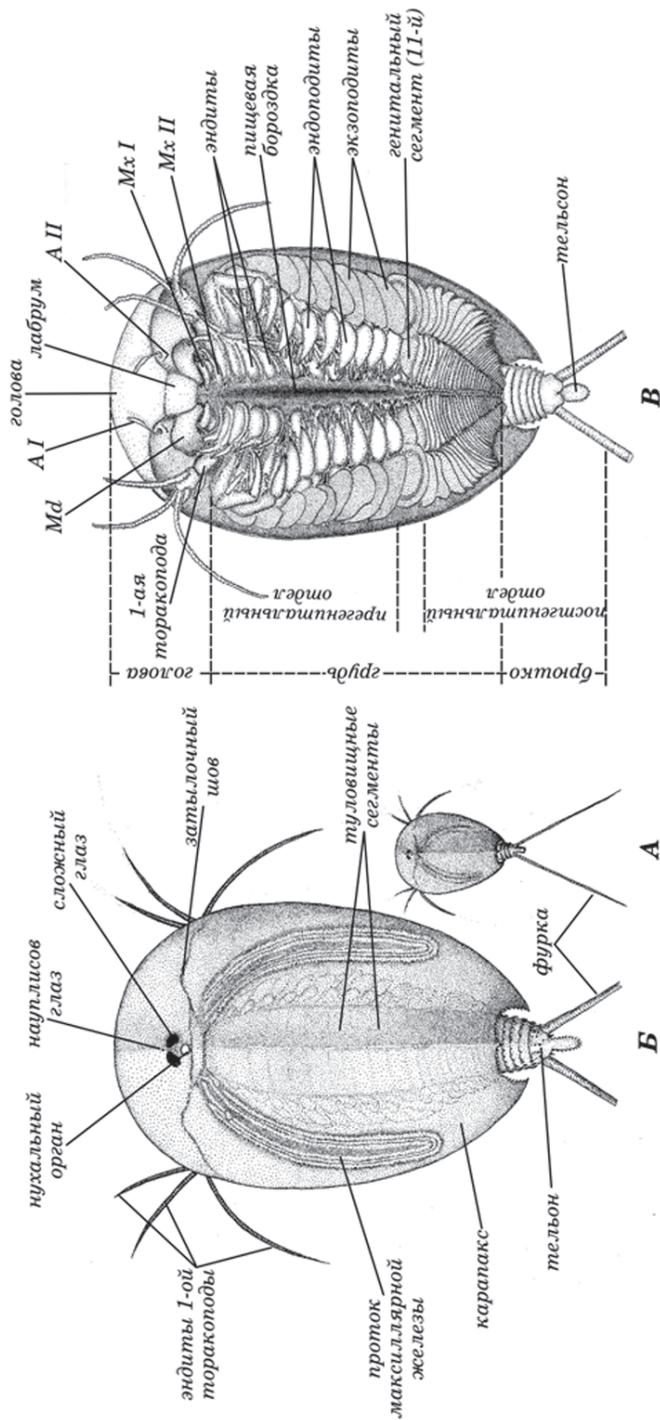


Рис. 82. Щитень *Lepidigus* sp.  
 А — общий вид; В — туловище рачка, вид со спинной стороны; В — туловище рачка, вид с брюшной стороны.

На туловищном отделе карапакса, на его боковых скатах расположены два широких, вытянутых в продольном направлении и слегка изогнутых продольных валика. Они образованы заходящими в толщу спинного щита петлями массивных *протоков* органов выделения — *максиллярных желез*. У небольших экземпляров с полупрозрачным карапаксом при подсвечивании рачка снизу хорошо видны продольные петли этих протоков.

Вдоль центральной части карапакса также могут просвечивать и *туловищные сегменты* — более крупные и длинные прегенитальные и более короткие постгенитальные.

Задние туловищные сегменты выступают из-под карапакса. У крупных экземпляров это могут быть самые последние грудные, еще несущие совсем маленькие плавательные ножки и несколько лишенных конечностей брюшных сегментов. У небольших рачков — это обычно 3–4 безногих сегмента. Заканчивается тело *тельсоном*, снабженным двумя длинными кольчатыми придатками — *ветвями фурки* (рис. 82, А). При использовании бинокля видно, что и сегменты, и лопастевидный тельсон вооружены относительно крупными кутикулярными шипами.

Особенности тагмозиса щитней и характер дифференциации их конечностей хорошо различимы только с вентральной стороны (рис. 82, В). Традиционно в теле щитней выделяют 3 тагмы: голову, грудь и брюшко. Однако более или менее отчетливо обособлена только *голова* (cephalon). Самый передний ее участок прикрыт сплошной кутикулярной пластинкой полулунной формы. Она представляет собой непосредственное продолжение карапакса, подвернутое на вентральную сторону, подобно дублюре трилобитов (см. с. 000). Сзади к этой складке непосредственно примыкает довольно крупная плоская губа — *лабрум*, которая прикрывает ротовое отверстие и дистальные концы мандибул. По бокам от верхней губы располагаются небольшие *А I* и совсем крошечные *А II*. Иногда *А II* практически полностью редуцированы. Антенны одноветвисты и нерасчленены.

Из ротовых конечностей наиболее мощно развиты *Md*. Это массивные кутикулярные пластинки, своими свободными концами, направленные к средней линии тела. У целых рачков они выглядят как ориентированные в поперечном направлении широкие гладкие валики. Если аккуратно отогнуть или удалить верхнюю губу, то можно рассмотреть зазубренные жевательные поверхности на концах мандибул, обращенные к лежащему перед ними ротовому отверстию.

*Mx I* двулопастные. Каждая из уплощенных лопастей по своему жевательному краю несет многочисленные зубчики и жесткие щетинки. Задние лопасти в литературе иногда обозначаются как парагнаты (подробнее см. ниже — препарат «Ротовые и торакальные конечности...» и Примечание <sup>78</sup>). В совокупности с мандибулами они образуют эффективный ротовой аппарат, приспособленный не только для перетирания, но и для откусывания плотных кусочков пищи. *Mx II* недоразвиты и имеют вид совсем тонких пластинок. На проксимальном конце каждой *Mx II* располагается узкий трубчатый вырост. Это дистальный конец протока максиллярной железы.

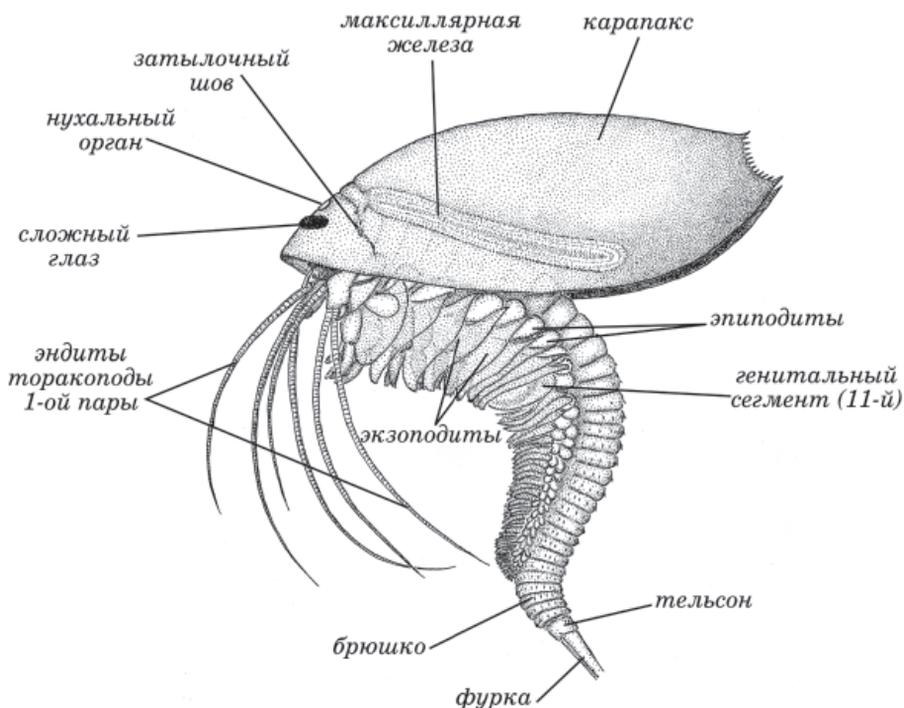


Рис. 83. Щитень *Triops cancriformis*. Вид сбоку; туловищные сегменты отогнуты от карапакса вниз.

Собственно туловище рачка вытянуто в длину и плавно сужается по направлению к заднему концу. Благодаря наличию широкого карапакса может возникнуть впечатление, что тело рачка уплощено. В действительности это совсем не так. Туловищные сегменты относительно узкие. В передней части туловища они вообще немного сжаты с боков, а в задней — почти округлы в поперечном сечении. При этом они не прирастают к нижней поверхности карапакса, благодаря чему все тельце рачка сохраняет подвижность и может сильно отгибаться вниз (рис. 83).

Формальная граница между грудью и брюшком хорошо выражена — ее определяет положение последней пары листовидных ножек. Считается, что все туловищные сегменты, несущие конечности, составляют грудь, а все безногие — брюшко. Однако строение сегментов и расположенных на них конечностей в действительности позволяет иначе разделить туловище щитней на три функционально и морфологически различающихся отдела — прегенитальный, гентиальный и постгенитальный. Прегенитальный отдел торакса щитней всегда включает 10 члеников (сегменты 1–10-й), которые несут по одной паре специализированных филлоподий, приспособленных для выполнения весьма различающихся функций (подробнее см. ниже).

11-й туловищный сегмент является *гени т а л ь н ы м*. На нем расположено половое отверстие, а его специализированные ножки у самок формируют 2 небольшие выводковые камеры для вынашивания яиц (подробнее см. с. 000).

С 12-го сегмента начинается *постгени т а л ь н ы й о т д е л*. Его переднюю часть составляют сегменты, несущие конечности, в силу чего они также считаются торакальными. И количество этих сегментов, и количество расположенных на каждом из них ножек варьируют. Один сегмент может нести до шести пар ножек. Это явление получило название *п о л и п о д и* <sup>77</sup>.

Строение конечностей по длине туловища заметно и, главное, закономерно изменяется (подробнее см. ниже — препарат «Ротовые и торакальные конечности...»). 1-я пара торакопод вообще мало напоминает филлоподии. Их тонкие жгутовидные придатки (*э н д и т ы*) выступают из-под края карапакса и хорошо видны, если рачка рассматривать с дорсальной стороны.

Следующие 4 пары ножек (2–6-я) по своему строению ближе к типичным филлоподиям, хотя они используются и для «хождения» по дну водоема. Последние прегенитальные и все последующие ножки — вполне типичные филлоподии (подробнее см. ниже — препарат «Ротовые и торакальные конечности...»). Конечности прегенитального отдела лежат достаточно свободно. В отличие от них постгени т а л ь н ы е ножки упакованы очень плотно. Благодаря этому граница между пре- и постгени т а л ь н ы м и отделами, как правило, хорошо видна. Сами постгени т а л ь н ы е ножки постепенно уменьшаются в размерах и, в конце концов, практически сходят на нет. При рассматривании рачка с вентральной поверхности отчетливо различимы расположенные латерально ряды крупных листовидных *э к з о п о д и т о в* и занимающих медиальное положение *э н д о п о д и т о в*. Самые задние конечности представлены крошечными придатками.

Между основаниями всех конечностей тянется хорошо выраженная *п и щ е в а я б о р о з д к а*, по бокам ограниченная гнато базами (эндитами I — подробнее см. ниже — препарат «Ротовые и торакальные конечности...»).

Последние несколько сегментов постгени т а л ь н о г о отдела тела лишены конечностей. Традиционно этот отдел туловища рассматривается как брюшко.

### **ПРЕПАРАТ — ротовые и торакальные конечности *Lepidurus* sp.** (рис. 84, А–Д; 85, А–Д)

*Методические указания.* На занятиях используют постоянные препараты, изготовленные из отпрепарированных и окрашенных кармином конечностей щитней. Ниже приводится описание трех ротовых конечностей, трех прегенитальных, генитальной и постгени т а л ь н о й ножки, расположенной на одном из полиподиальных сегментов. Если конечности были взяты от крупных рачков, то сначала их следует рассмотреть и зарисовать, используя бинокуляр, а потом уже проработать детали под малым увеличением микроскопа.

Ротовые конечности щитней представлены одной парой верхних челюстей (жвалы, Md) и двумя парами нижних челюстей (Mx I и Mx II).

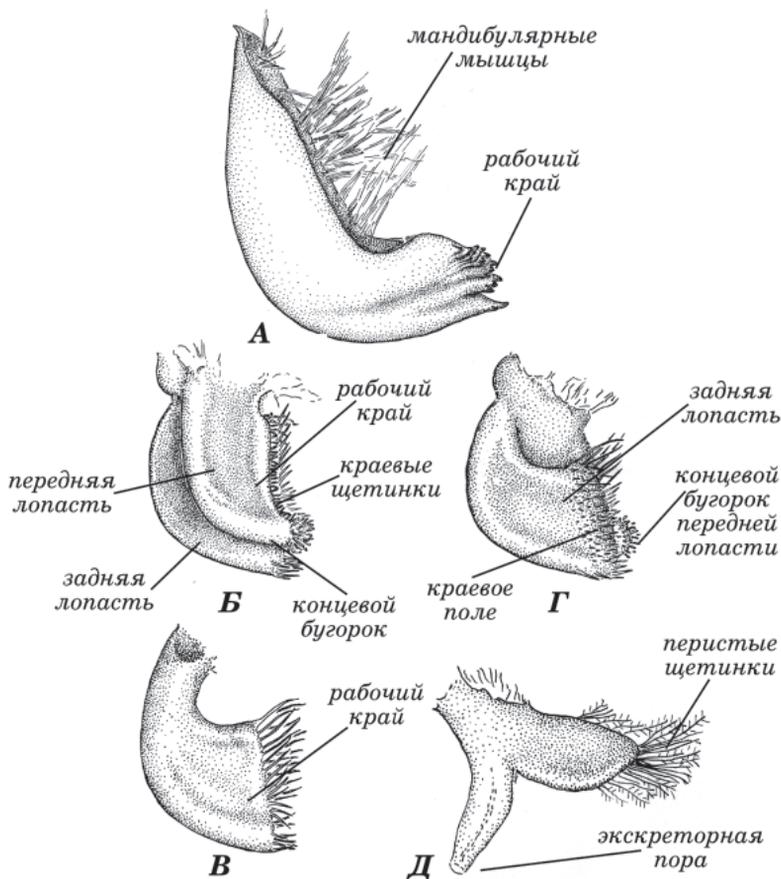


Рис. 84. Ротовые конечности *Lepidurus* sp. На рисунке изображены конечности правой стороны тела, вид спереди (кроме позиций Г).

*А* — мандибула, *Б* — Мх I с обеими лопастями, *В* — задняя лопасть Мх I, передняя лопасть удалена, *Г* — левая Мх I, вид сзади, *Д* — Мх II с выводным протоком максиллярной железы у своего основания.

Самыми крупными и массивными из этого набора, несомненно, являются м а н д и б у л ы (рис. 84, *А*). Они прикрепляются к голове рачка по бокам от ротового отверстия длинным и слегка вздутым основанием, в которое заходят мощные *мандибулярные мышцы*. Дистальный (рабочий) конец жвалы расположен по отношению к основанию под углом  $90^\circ$ , что придает ножке форму перевернутой буквы «Г». *Рабочий край* мандибулы обращен в сторону мидсагиттальной плоскости. Он образован рядом плоских гребней, каждый из которых несет несколько острых зубцов. Самый задний гребень (инцизорный) несколько отодвинут от остальных. Он фактически представлен одним очень крупным зубцом, так как остальные зубчики сильно редуцированы. Снизу рабочие

края правой и левой мандибул почти целиком прикрыты плоской верхней губой. В совокупности мандибулы представляют весьма совершенный челюстной аппарат, предназначенный не только для перетиранья добытой рачком пищи, но и для откусывания от нее небольших кусочков (см. с. 000).

**Максиллы I (Mx I)**, располагающиеся непосредственно за мандибулами, не так велики, но имеют более сложное строение. Фактически каждая из них состоит из двух тесно прижатых друг к другу лопастей, сидящих на общем основании<sup>78</sup>. «Рабочие» края лопастей обращены в сторону мидсагиттальной плоскости (рис. 84, Б, Г). *Передняя лопасть* имеет относительно широкое основание. Ее утолщенные в виде валиков латеральный и медиальный края сначала идут параллельно друг другу. Лишь у дистального конца они сближаются, и узкий конец лопасти круто поворачивает в сторону мидсагиттальной плоскости. Оканчивается лопасть небольшим *концевым бугорком*. На всем своем протяжении, от основания до бугорка медиальный край лопасти несет многочисленные короткие *краевые щетинки*. Сходные щетинки, но только немного более длинные и имеющие вид тонкостенных трубочек, ровным слоем покрывают и всю поверхность концевого бугорка, образуя здесь подобие мягкой щетки.

*Задняя лопасть* немного длиннее передней (рис. 84, В, Г). Она начинается узким, направленным вниз основанием. На некотором расстоянии лопасть резко расширяется и под углом 90° поворачивает в сторону мидсагиттальной плоскости. Самый дистальный конец *рабочего края* слабо обособлен в виде небольшой доли. С передней стороны вдоль всего рабочего края тянется ряд жестких щетинок. Самые длинные из них располагаются у проксимального конца, а заметно более короткие — у дистального. На задней поверхности (рис. 84, Г) щетинки образуют небольшое *краевое поле*. Оно начинается совсем короткими щетинками. Однако их длина быстро увеличивается по направлению к рабочему краю.

Сзади к *Mx I* вплотную прилегают такие же уплощенные **Максиллы II (Mx II)** (рис. 84, Д). Они совсем небольшие, листовидные и на своем дистальном конце несут пучок длинных, *перистых щетинок*. От основания каждой *Mx II* отходит тонкий конический вырост, на свободном конце которого открывается *эксреторная пора* — наружное отверстие протока максиллярной железы.

**Торакоподы 1-й пары (Tr I)** щитней наиболее сильно модифицированы и используются, в первую очередь, как органы чувств, преимущественно осязания (рис. 85, А). Они, по-видимому, функционально заменяют сильно редуцированные антенны. Даже внешне *Tr I* мало напоминают типичные филлоподии.

**Протоподит Tr I** отчетливо расчленен, то есть состоит из *кокс-* и *базиподита*. При этом сами членики имеют почти правильную цилиндрическую форму. Терминально на базиподите располагается маленький, явно редуцированный *эндоподит*. Собственно листовидным остается лишь небольшой

треугольный *экзоподит*, расположенный примерно посередине базиподита на латеральной (наружной) поверхности последнего. Между основаниями эндоподита и экзоподита по наружному краю базиподита тянется узкий гребень — *субапикальная лопасть* базиподита. Проксимальнее, непосредственно за экзоподитом на той же стороне ножки располагается довольно массивный, мешковидный *эпиподит* (экзит). По своим размерам он заметно превосходит и эндо-, и экзоподит.

Кроме перечисленных придатков протоподит на своей внутренней (медиальной) поверхности несет еще 5 эндитов. *1-й эндит* расположен проксимально на коксоподите и преобразован в мощную *гнатобазу*. Ее свободный конец, обращенный в сторону пищевой бороздки, вооружен маленькими шипиками и довольно длинными щетинками. Следующий относительно короткий *2-й эндит* приурочен к дистальному концу коксоподита. Базиподит несет 3 *эндита* (3–5-й), один из которых отходит от его базальной части, а два других — от его же свободного конца, рядом с эндоподитом. Именно эти 3 жгутовидных придатка имеют кольчатое строение, сильно вытянуты и обычно заметно выступают из-под карапакса.

2-е *торакоподы* (*Тр II*) сохраняют тот же план строения, однако, относительные размеры отдельных их частей заметно меняются (рис. 85, Б). В первую очередь это относится к эндоподиту и экзоподиту. *Эндоподит* преобразуется в относительно крупный уплощенный придаток, заканчивающийся острым кутикулярным когтем. Ряд таких же острых коготков, но постепенно уменьшающихся в размерах, тянется примерно на одну треть его длины по внутреннему (медианному) краю. Наружный же край эндоподита почти на всем своем протяжении несет ряд длинных и гибких щетинок.

*Экзоподит* и *эпиподит* (экзит) также увеличиваются в размерах. Оба этих придатка сохраняют присущую им форму — экзоподит остается плоским и почти треугольным, а эпиподит — мешковидным. *Субапикальная лопасть* базиподита расширяется и немного перекрывает экзоподит. *Гнатобазы* (1-й эндит) не претерпевают каких-либо серьезных изменений. Фактически это же относится и ко *2-му эндиту*. А вот следующие три *эндита* (3–5-й) заметно укорачиваются. Самый длинный из них 5-й эндит почти сравнивается по длине с эндоподитом. Сглаживается и кольчатость этих придатков — ее следы заметны, прежде всего, в расположении щетинок.

В ряду последующих прегенитальных конечностей отчетливо усиливается их «листовидность» (рис. 85, В). Все элементы 10-й *торакоподы* (*Тр X*), в том числе и *протоподит*, сильно уплощаются. Укорачивается и становится листовидным *эндоподит*. Существенно расширяется *субапикальная лопасть*, которая теперь уже заметно перекрывает часть внутреннего края экзоподита<sup>79</sup>.

Плоский *экзоподит* окончательно принимает листовидную форму — его конец, обращенный к дистальному концу ножки, плавно закруглен, а конец, обращенный к эпиподиту, остается заостренным. По свободному краю экзоподит

несет многочисленные щетинки. Непосредственно за экзоподитом располагается сохраняющий мешковидную форму массивный *эпиподит*.

Наиболее сильно модифицируются *эндиты*. Все они (кроме 1-го) сильно уплощаются и приобретают листовидную форму. Каждый из них пересекает неглубокая поперечная бороздка, вдоль которой тянется поперечный ряд длинных и упругих щетинок. Это придает 2–5-му эндитам вид двучленистых образований. Сходная поперечная бороздка со щетинками появляется и на *гнатобаза* (*эндите 1*). Щетинки, опушающие свободный край последней, длинные, некоторые из них — перистые.

Как уже было сказано выше, 11-й туловищный сегмент — генитальный, и у самок его конечности превращаются в выводковые камеры (рис. 85, Г). Наибольшей специализации при этом подвергаются «наружные» придатки ножки, расположенные на латеральном крае *протоподита*. Прежде всего, очень сильно разрастается *субапикальная лопасть*. Она превращается в слабоогнутую почти правильно округлую пластину, которая на этот раз уже полностью перекрывает расположенный за ней (а фактически, под ней) *экзоподит*. Контур последнего также округляется, а сам он выгибается назад напоподобие низкой чаши, широкое отверстие которой спереди прикрыто субапикальной лопастью. Участок пространства, изолированный между этими двумя придатками и становится полостью выводковой камеры, в которой рачок вынашивает развивающиеся *яйца*<sup>80</sup>. Эпиподит на генитальной ножке отсутствует.

Остальные структурные элементы ножек полового сегмента либо не модифицируются вообще (*гнатобаза* и *эндиты 2–5*), либо претерпевают минимальные изменения. Так *эндоподит*, который на предшествующих ножках, в той или иной мере был вытянут и сохранял форму полумесяца, на Тр XI расширяется и приобретает форму почти равностороннего треугольника.

Конечности полиподиальных сегментов сохраняют листовидное строение (рис. 85, Д) и, соответственно, все присущие им придатки. По внутреннему краю уплощенного *протоподита* последовательно располагаются относительно небольшой *эндоподит* и 4 листовидных и богато опушенных эндита (*эндиты 2–5*). Самое проксимальное положение занимает небольшой, ложкообразно вогнутый 1-й *эндит*, превратившийся в *гнатобазу*.

На свободном конце протоподита хорошо выражена *субапикальная лопасть*, которая отделяет основание эндоподита от расположенного с наружной стороны самого крупного элемента конечности — листовидного *экзоподита*. Свободный край последнего несет многочисленные и различающиеся по строению щетинки. Непосредственно за экзоподитом следует мешковидный, лишенный щетинок *эпиподит*.

*Lepidurus* sp. [Arthropoda (тип): Mandibulata (подтип): Tetraconata: («Crustacea»): Altopcrustacea: Vericrustacea: Branchiopoda: Phyllopoda (класс): Notostraca (отр.): Triopsidae (сем.)]. Щитни — немногочисленная группа, представленная всего 2 родами (*Lepidurus* и *Triops*), включающими 11 современных видов. Все щитни — обитатели пресных вод.

Строение щитней характеризуется рядом специфических особенностей, не встречающихся у других ракообразных. Прежде всего, это относится к сегментарному составу тела и тагмозису. Строгое постоянство сегментарного состава характерно лишь для прегенитального отдела тела, включающего полный набор типичных головных сегментов и первые 10 туловищных сегментов. 11-й сегмент, как уже упоминалось выше, у всех представителей рассматриваемого таксона является половым. А вот количество последующих, так называемых постгенитальных сегментов заметно варьирует. Сказанное относится и к сегментам, несущим конечности, и к «безногим» сегментам, которыми оканчивается туловищный отдел.

Общее количество туловищных сегментов колеблется от 25 до 44. Из них, соответственно, на торакс приходится 21–30, а на лишенный конечностей абдомен 4–14. В составе торакса варьирует только количество постгенитальных (полиподиальных) сегментов (10–19). Соответственно непостоянно и количество туловищных конечностей (35–71), из которых первые 10 пар являются прегенитальными, а 11-я пара — половыми, и у самок используется для вынашивания яиц.

Как уже упоминалось выше, тагмозис щитней тоже был предметом дискуссии. Это не относится к голове — ее сегменты полностью слиты, а задняя граница головы отчетливо маркируется положением затылочного, или цервикального шва. К числу специфических особенностей щитней можно отнести слабое развитие антенн, причем, главным образом, А II, которые иногда вообще могут отсутствовать, и, наоборот, мощное развитие карапакса, прикрывающего сверху большую часть туловищных сегментов. То, что карапакс в рассматриваемом случае представляет собой разрастающуюся назад складку покровов 2-го максиллярного сегмента, в какой-то мере подтверждается локализацией протоков органов выделения — максиллярных желез. По всей своей длине они полностью залегают в толще карапакса.

Все последующие сегменты, образующие туловище, обособлены. Границы между ними выражены совершенно отчетливо. Традиционно этот отдел тела по формальному признаку (наличие или отсутствие конечностей), как уже говорилось выше, традиционно разделяют на две тагмы: грудь и брюшко. Это членение, однако, не очень хорошо соответствует функциональной и морфологической дифференцировке туловищных сегментов и расположенных на них конечностей.

Первая пара торакопод, эндиты которых превратились в длинные жгутовидные придатки, по общему признанию, функционально заменяют редуцированные антенны. Об этом же говорит и сильная редукция эндоподита, который не участвует в локомоции и разрыхлении ила. Синцефалон, или короткий цефалоторакс у щитней, конечно, не образует, но функционально 1-й торакомер несомненно тяготеет к головной тагме.

Остальные ножки составляют две отчетливо различающиеся группы, граница между которыми маркируется половым отверстием, расположенным всегда на 11-м туловищном сегменте. Некоторые исследователи полагают, что это есть настоящая граница между тораксом и абдоменом. Постгенитальные, уже типично листовидные конечности сходят на нет очень постепенно. Количество полиподиальных сегментов и расположенных на них ножек и количество «безногих» сегментов варьируют. Считается, что это свидетельствует об отсутствии здесь реальной границы между настоящими тагмами.

По характеру питания щитни могут рассматриваться как неселективные седиментаторы, поглощающие взмучиваемую ими взвесь детрита и самых мелких организмов, и хищники, добывающие себе пищу как в грунте, так и в толще воды.

Значительную часть времени щитни проводят на поверхности дна и подводных предметов. Для передвижения по плотному субстрату они используют 9 пар (2–10-ю) прегенитальных торакопод, которые фактически представляют собой настоящие ходные ноги.

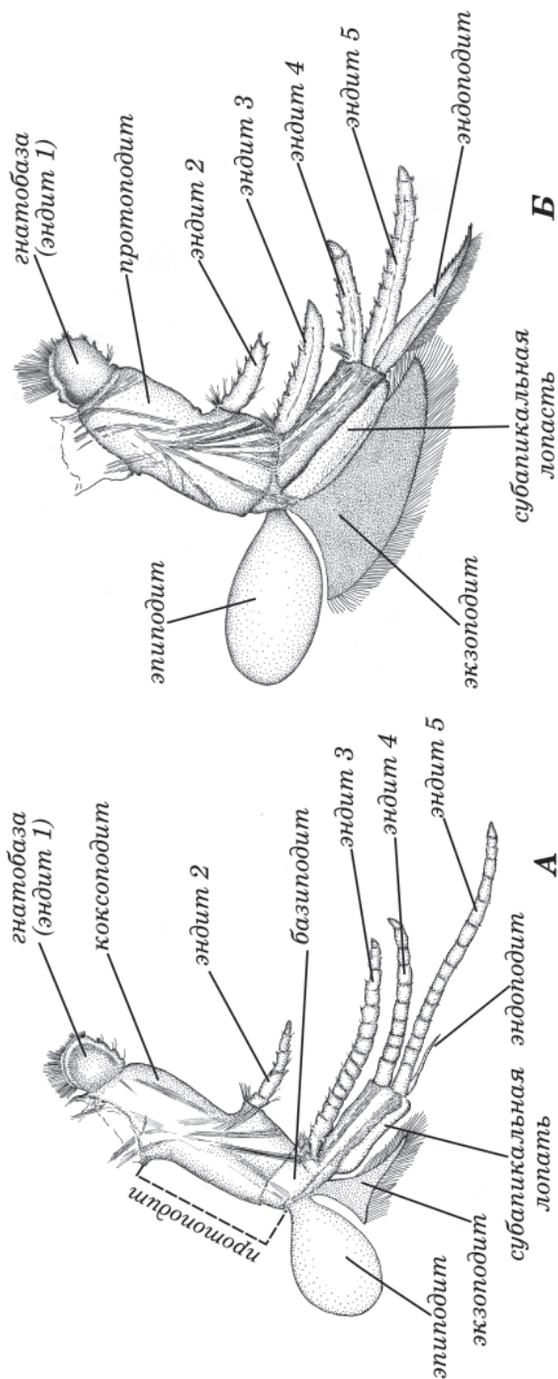


Рис. 85. Торакальные конечности *Lerdigius* sp. На рисунке изображены конечности правой стороны тела, вид спереди. *A* — 1-я торакопода; *B* — 2-я торакопода; *Г* — 10-я торакопода; *Г* — 11-я (генитальная) торакопода самки с выводковой камерой, содержащей яйца; *Д* — торакопода, расположенная в области 16–17-го грудных сегментов (полиподиальных).

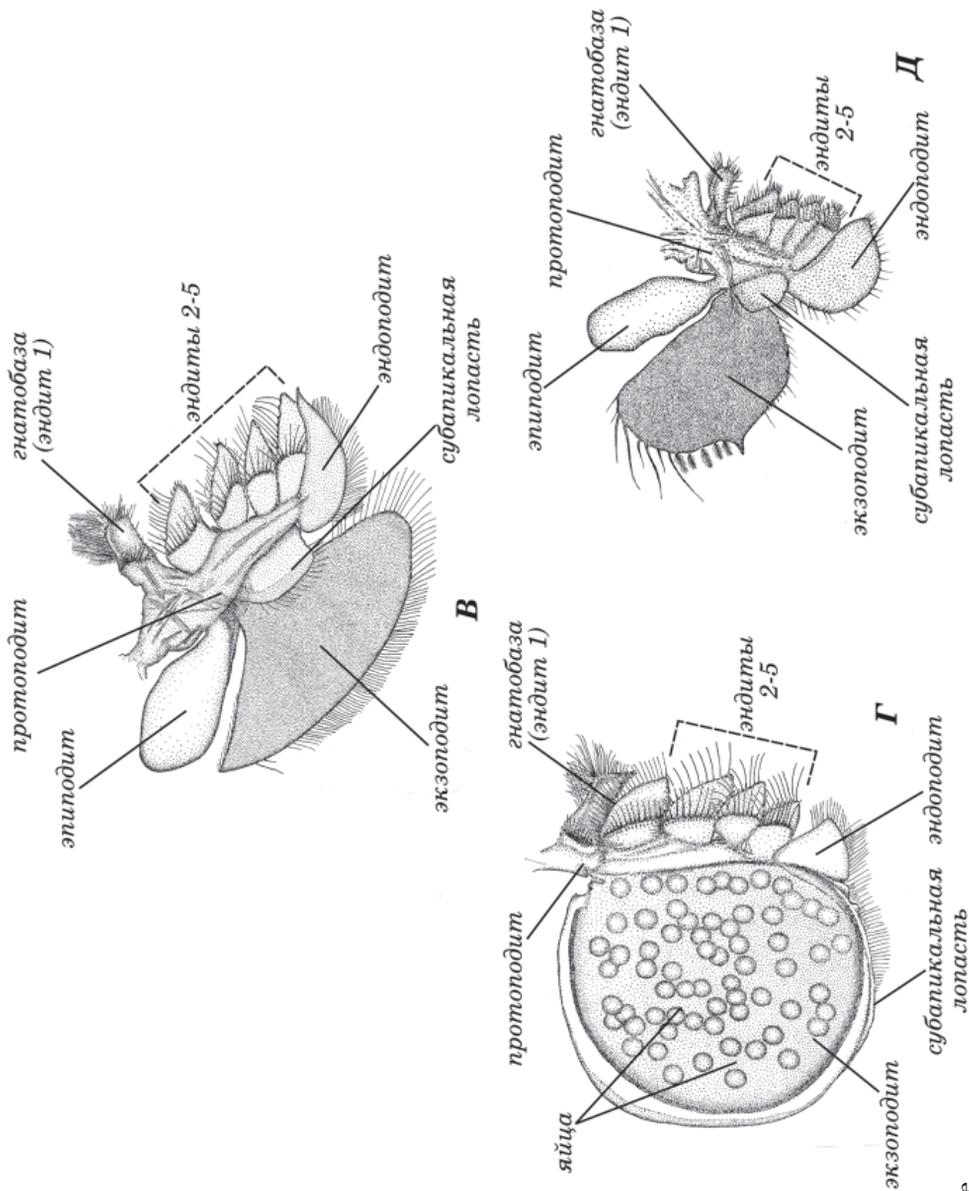


Рис. 85. Продолжение.

При этом опираются они на эндоподиты этих ножек. Когда рачок останавливается, он опирается на грунт лишь эндоподитами 2–6-й пар ножек. Его тело приподнято над субстратом, и задние прегенитальные торакоподы вместе с постгенитальными ножками создают под карапаксом и телом рачка токи воды с помощью крупных листовидных экзоподитов. Вода поступает спереди и с боков, а вытекает по бокам от заднего конца тела. Используя «коготки» эндоподитов передних торакопод (кроме 1-й пары), щитни роются в грунте. При этом они не только его разрыхляют, но и хватают «коготками» добычу. По некоторым данным, мягкий илистый грунт щитни «всхватывают» передним заостренным краем карапакса, работая им как лемехом плуга.

И мелкая, и крупная добыча поступают в пищевую бороздку. Последняя тянется по вентральной стороне тела между основаниями конечностей и с боков ограничена многочисленными щетинками гнатобаз. В передней прегенитальной области туловища эта бороздка довольно широкая. Фильтрационная сеть, образованная щетинками гантобаз, на этом участке не очень густая, так как гнатобазы раздвинуты здесь не только в поперечном, но и в продольном направлении. Это обусловлено тем, что первые 11 сегментов несут лишь по одной паре конечностей. Картина резко изменяется за половым сегментом. Пищевая бороздка сильно сужается — фактически от нее остается лишь узкая щель, а сами ножки полиподиальных сегментов плотно прилегают друг к другу. В результате щетинки их гнатобаз, многократно перекрываясь, образуют густую, мелкоячеистую сеть. Таким образом, фильтрационный аппарат оказывается разделенным на две части. В передней задерживаются лишь самые крупные частицы, которые приносят потоки воды, преимущественно создаваемые постгенитальными ножками. А мелкая фракция взвеси легко попадает в заднюю часть, в которой и концентрируется на фильтрах гнатобаз. Источником всей этой взвеси является взмученный рачком ил. Отфильтрованные частицы любых размеров в конечном счете передаются гнатобазами вперед к челюстям. Последние своими жесткими зубчиками эти частицы измельчают.

Эта жевательная функция приобретает особое значение, когда жертвами щитня становятся различные организмы: мелкие олигохеты, икра и небольшие головастики лягушек, икра рыб. В толще воды они могут охотиться на ветвистоусых рачков и мальков рыб. Не чужд им и каннибализм. Свою добычу рачок обычно хватает и удерживает эндоподитами прегенитальных конечностей. В этих процессах обычно участвуют и эндиты этих ножек, но особенно велика роль последних в передаче жертвы гнатобазам в пищевую бороздку. Сами гнатобазы не только передают пищу вперед, к челюстям, но и частично измельчают ее. По-видимому, рачки могут использовать не только животную, но и растительную пищу. По некоторым данным, щитни наносят серьезный урон рисоводческим хозяйствам, подгрызая только что рассаженные в залитые водой чеки молодые растения риса. Такой способ питания становится возможным, если ротовой аппарат используется не только для «разжевывания» пищи, но и для откусывания мелких кусочков.

Распространены щитни практически повсеместно. Они проникли даже в Арктику, где в массе встречаются в небольших озерах на арктических островах (о-в Вайгач и др.). Обычно они заселяют временные (эфемерные) водоемы (пересыхающие большие лужи, канавы, небольшие прудики, заливаемые весной или в период сильных дождей). По-видимому, такая приуроченность обусловлена отсутствием в водоемах подобного рода крупных хищников и, в первую очередь, рыб. Именно это обстоятельство позволяет им успешно осваивать упомянутые выше арктические озера. Реже встречаются щитни в соленоватых водоемах.

Щитни, как правило, раздельнополы. В природных популяциях обычно можно найти и самцов и самок. Однако в ряде случаев самцов обнаруживать не удавалось — все особи в популяции внешне выглядели как самки. В действительности, как оказалось, это

гермафродиты, которые размножаются путем самооплодотворения. У таких особей вместо настоящего яичника имеется гермафродитная гонада, в которой формируются и мужские, и женские половые клетки. Оплодотворенные яйца поступают в особые выводковые камеры, которые формируются на ножках 11-го сегмента.

Яйца щитней характеризуются удивительной устойчивостью. Длительное время они способны выдерживать высушивание. Известны случаи, когда из яиц, сохранившихся в высушенном виде более 15 лет, вылуплялись нормальные личинки — метанауплиусы<sup>81</sup>.

Количество последующих линек, во время которых осуществляется анаморфный рост рачка, не очень жестко стабилизировано. По некоторым данным, у *Triops* оно может достигать 40.

## Malacostraca, или высшие раки (класс)

Обширный таксон, включающий практически всех наиболее известных ракообразных: раков-богомолов (Stomatopoda), кумовых (Cumacea), бокоплавов (Amphipoda), равноногих (Isopoda), десятиногих (Decapoda) и др. Для всех перечисленных и многих других форм, характерно постоянство сегментарного состава. Их тело включает 5 головных, 8 грудных и 6 брюшных сегментов (всего 19). Исключение составляет лишь таксон Leptostraca (тонкопанцирные раки), у представителей которых abdomen (плеон) образован 7-ю сегментами. Общее количество сегментов в теле, соответственно, возрастает до 20. Вторая общая особенность всех высших раков — наличие конечностей на всех сегментах тела, в том числе и на абдоминальных. Среди высших раков только Leptostraca обладают более или менее типичными филлоподиями. У всех остальных представителей рассматриваемого таксона конечности представлены настоящими стеноподиями.

*Материал.* Для знакомства с «высшими» раками удобнее всего использовать представителей широко распространенного таксона Decapoda. В качестве основного объекта вполне традиционно выступают пресноводные формы, относящиеся к роду *Astacus*. Наиболее обычны в наших водоемах речной рак *A. astacus* и вытесняющий его в некоторых регионах длиннопалый рак *A. leptodactylus*. Встречающиеся в южных районах другие представители этого рода характеризуются меньшими размерами и поэтому не столь удобны на занятиях. При работе с ними приходится использовать бинокляры. Отловленных в природе или закупленных на живорыбной базе живых раков необходимо сразу же зафиксировать формалином. Непосредственно перед занятиями раки предварительно вымачиваются в проточной воде в течение 1–2 суток.

Для демонстрации феномена брахиуризации годятся любые представители так называемых «креветок». Наиболее доступны весьма обычные в арктических морях представители родов *Eualus*, *Pandalus*, *Crangon* и др. Собранных в природе креветок фиксируют и хранят в нейтральном формалине.

В качестве представителей Branchiura можно использовать любых не очень крупных крабов из числа обитающих в наших прибрежных морях. В частности, это может быть часто встречающийся в Белом море краб-паук *Hyas araneus*.

Если речные раки, на которых проводится и расчленение, и вскрытие представляют собой расходный материал, который приходится постоянно пополнять, то фиксированных креветок и крабов можно использовать много лет. Необходимо лишь периодически выбраковывать безнадежно испорченных особей и заменять их новыми сборами.

## DECAPODA, или десятиногие раки (отряд)

Большая группа морских и пресноводных ракообразных, у которых сохраняется первичная голова (протоцефалон) (см. рис. 86, В). Три челюстных сегмента (Md, Mx I, Mx II) вкуче с тремя первыми грудными сегментами (Mxp I—Mxp III) образуют слитный гнатоторакс, за которым следуют оставшиеся 5 торакальных сегментов, составляющие переон. Весь передний отдел тела сверху и с боков закрыт карапаксом. К нему спинной поверхностью прирастают не только полностью слившиеся сегменты гнатоторакса, но и переона, так что отогнуть туловищный отдел вниз, включая весь торакс, как это легко было сделать у щитня, у речного рака невозможно. Однако на вентральной поверхности границы между сегментами переона сохраняются.

Сегменты переона несут 5 пар ходных ног (переопод), что и обусловило появление названия Decapoda, или *десятиногие раки*. Локомоторную функцию переоподы совмещают с дыхательной.

Так как под карапаксом de facto объединены все сегменты головы и груди, то при описании внешней морфологии десятиногих раков для обозначения всего переднего отдела тела часто используют название «г о л о в о г р у д ь» (цефалоторакс), тем более что при рассматривании животного со спинной стороны реальные границы между передними тагмами практически не видны.

Брюшко Decapoda (плеон) исходно хорошо развито и на всех сегментах несет конечности — плеоподы. Чаще всего они функционально разделяются на гоноподии (2 пары копулятивных ножек самцов), плавательные ножки, или собственно плеоподы, и уropоды (1 пара). Последние вместе с уплощенным тельсоном образуют так называемый хвостовой плавник.

В целом для Decapoda характерна тенденция к компактизации тела. Исходно они обладают длинным туловищем, причем длина абдомена может превосходить длину «головогруди». Это характерно для так называемых «креветок», которые, как ныне считают, не являются единым таксоном и представляют две разные филогенетические ветви Deapoda. Наиболее архаичные Penaeidae относятся к таксону Dendrobranchiata, тогда как остальных «креветок» (Caridea и Stenopodidae) включают в состав обширного таксона Pleocyemata. К последнему относятся и все остальные десятиногие, объединяемые под общим названием Reptantia, или ползающие. В составе последних обычно выделяют 4 группы: Palinura, или langусты; Astacura, к которым относятся омары и пресноводные «речные раки»; Anomura, или мягкохвостые (главным образом, раки-отшельники) и, наконец Brachyura, или широкохвостые, т. е. настоящие крабы<sup>82</sup>. В ряду перечисленных выше групп легко прослеживается процесс постепенной редукции брюшка. У Palinura и Astacura абдомен еще длинный и сегментированный, но в длину уже не превышает переднего отдела. Anomura, в большинстве своем представленные раками-отшельниками, как правило, обладают внешне нерасчлененным, асимметричным брюшком, несущим лишь несколько рудиментарных плеопод. Замыкают

этот ряд настоящие крабы (*Brachyura*), обладающие массивной и широкой «головогрудью», тогда как их рудиментарный и лишенный плеопод и уропод абдомен подогнут на вентральную сторону и целиком располагается между основаниями переопод. Этот процесс замены длинного расчлененного тела, снабженным полным набором конечностей, коротким и *de facto* нерасчлененным телом, на котором сохраняются лишь ротовые конечности и не всегда полный набор торакопод, называется брахиуризацией (подробнее см. ниже, с. 000).

## **ОБЪЕКТ — внешняя морфология речного рака *Astacus* sp.**

(рис. 86, А–В)

*Методические указания.* На занятиях студентам выдают фиксированных раков. Если в качестве фиксатора был использован формалин, раков необходимо предварительно отмыть в проточной воде. Так как эти же объекты можно использовать и для выполнения следующих заданий (см. объекты: «Расчленение рака» — с. 000 и «Вскрытие рака» — с. 000) нужно следить, чтобы они не пересыхали. Для этого раков помещают в препаративные ванночки с небольшим количеством воды.

Тело речного рака внешне отчетливо подразделяется на два «отдела» — прикрытый с дорсальной стороны и с боков сплошным панцирем передний и состоящий из подвижно сочлененных сегментов — задний (рис. 86, А). Традиционно в литературе передний отдел обозначается как «головогрудь», в составе которой объединены преантеннальный отдел (ПО), 5 головных и 8 торакальных сегментов. В действительности дело обстоит несколько сложнее, так как упомянутый выше общий панцирь скрывает не один, а **три** отдела (см. рис. 86, В). Самый передний отдел, или **протоцефалон** со спинной стороны неразличим. Он, как и два последующих отдела, сверху прикрыт общим спинным щитом. Последний в литературе обычно называют *карапаксом*. Как уже неоднократно говорилось ранее, традиционно этим термином обозначают разрастание складки покровов сегмента Мх II, однако, в данном случае состав спинного щита, по всей видимости, более сложен<sup>83</sup>.

Карапакс сильно разрастается назад и в боковых направлениях. Он полностью прикрывает следующие за протоцефалоном **гнатоторакс** (челюстегрудь) и **переон**. Гнатоторакс включает три челюстных сегмента (Md, Мх I, Мх II) и три первых грудных сегмента — сегменты ногочелюстей (Мхр I, Мхр II, Мхр III). Все эти сегменты полностью сливаются между собой. Переон представлен пятью оставшимися грудными сегментами, несущими 5 пар ходных ног (переопод). Он тоже целиком скрыт, так как карапакс достигает его заднего конца.

Сवेशивающиеся вниз боковые складки карапакса, или **бранхиостегиты** полностью закрывают жабры (см. с. 000) и частично основания ногочелюстей и переопод. Вперед от карапакса отходит уплощенный и снабженный боковыми зубцами треугольный вырост *рострум*. У основания последнего, на переднем крае карапакса имеются две полукруглые вырезки, в которых располагаются **стебельчатые сложные глаза**.

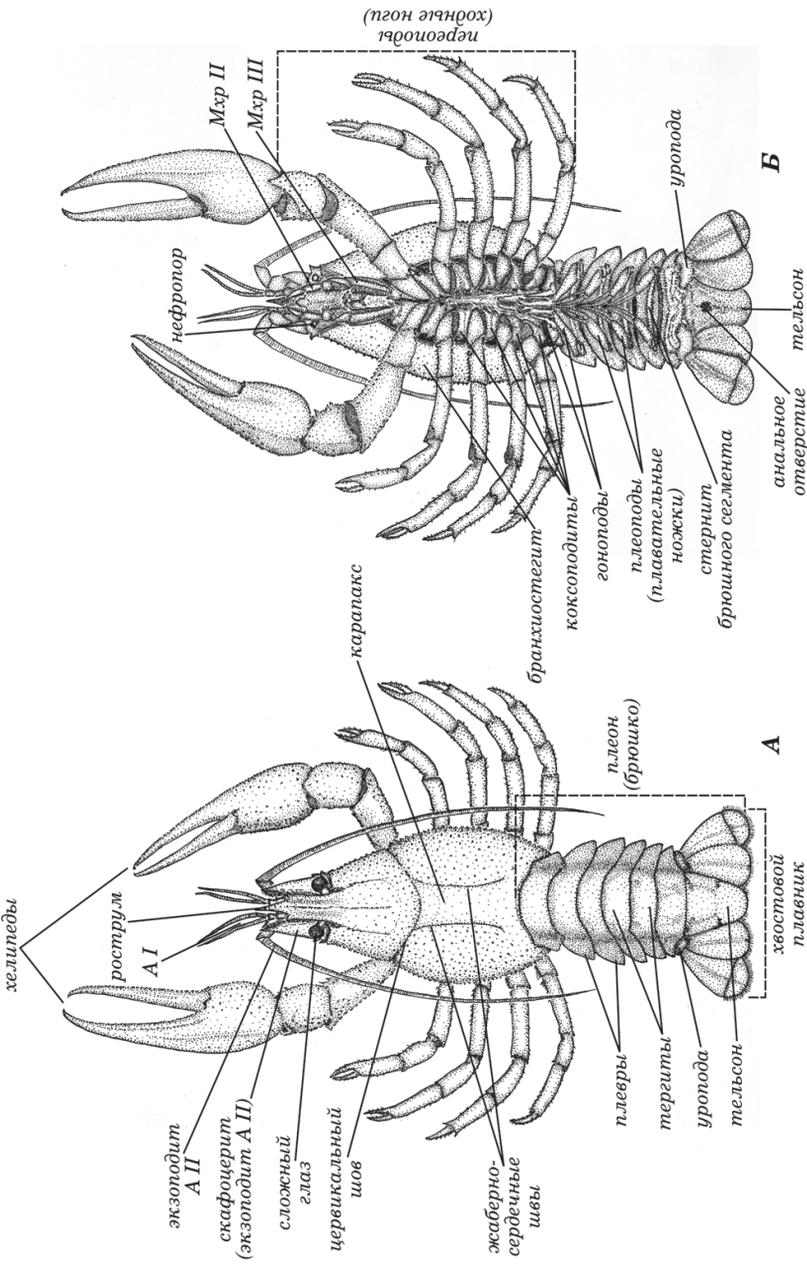


Рис. 86. Внешняя морфология самца речного рака *Astacus* sp.

*A* — вид со спинной стороны; *B* — вид с брюшной стороны; *B* — ротовое отверстие и лабрум, расположенные между основаниями ротовых конечностей. Сами ротовые придатки удалены. Места расположения соответствующих конечностей помечены буквенными обозначениями, взятыми в скобки: (*A I*) — антенна I, (*A II*) — антенна II, (*Ma I*) — мандибула, (*Mx I*) — максилла I, (*Mx II*) — максилла II, (*Mx I*) — (*Mx III*) — максиллопеды I—III, (*Prp I*) — перепода I.

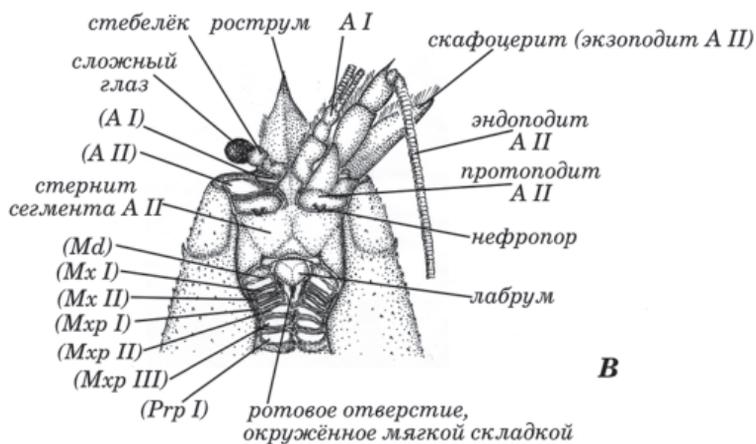


Рис. 86. Продолжение.

За рострумом, по задней границе передней трети карапакса в поперечном направлении тянется дугообразно изогнутая бороздка — *цервикальный*, или затылочный шов (см. Примечание <sup>83</sup>). От обращенной назад вершины этой дуги к заднему краю карапакса параллельно отходят еще две бороздки — это *жаберно-сердечные* швы. Иногда их называют окологордычными.

Жаберно-сердечные швы маркируют положение собственно боковых стенок тела, полностью прикрытых снаружи свисающими вниз бранхиостегитами.

Следует специально обратить внимание на то, что карапакс по всей своей длине прирастает к дорсальной поверхности сегментов груди, так что их невозможно отогнуть вниз (сравни с *Notostraca* — с. 000 и рис. 77). Фактически вся передняя часть тела рака полностью утратила гибкость.

В противовес этому *плеон* (*брюшко*, abdomen) сохраняет не только внешнюю сегментацию, но и подвижное сочленение всех составляющих его 6-ти сегментов. Каждый *тергит* своим задним краем перекрывает передний край последующего, так что мягкие сочленения между сегментами оказываются надежно защищенными. Боковые края тергитов брюшных сегментов в виде плоских складок, или *плевр*, свисают вниз и при распрямленном брюшке своими свободными концами касаются субстрата. Если брюшко подогнуто на вентральную сторону, они касаются друг друга или краев бранхиостегитов. В обоих случаях они достаточно надежно ограничивают доступ к более нежной и слабее склеротизованной вентральной поверхности абдомена.

При изучении рака со стороны дорсальной поверхности конечности удается рассмотреть лишь частично (подробное описание строения всех конечностей речного рака приведено в задании «Конечности...», с. 000). Из-под рострума вперед выступают двуветвистые *A I*. Немного позади и по бокам от них хорошо заметны крупные *A II*. Их нерасчлененные и жесткие *экзоподиты*, называемые *антеннальными чешуями*, или *скафоцеритами*, в спокойном

состоянии плотно прилегают с боков к роструму. Длинные кольчатые эндоподиты А II обычно отогнуты назад. Далее по бокам карапакса располагаются 5 пар *ходных ног (переопод)*. 1-я их пара представляет собой массивные *хелипеды*. Следующие 2 пары переопод снабжены маленькими клешнями. 4-я и 5-я пары простым, когтевидным члеником. Челюсти и ногочелюсти со спинной стороны, как правило, не видны. В лучшем случае из-под карапакса выступают несколько дистальных члеников Мхр III.

Брюшные конечности, как уже говорилось выше, прикрыты плеврами брюшных сегментов и со спины не видны. Исключение составляют лишь ножки последнего, 6-го брюшного сегмента — *уроподы*. Последние сильно уплощены и двуветвисты. Вместе с таким же плоским *тельсоном*, по бокам от которого они и располагаются, уropоды образуют *хвостовой плавник*, или хвостовой веер.

С вентральной стороны (см. рис. 86, Б) удастся более полно рассмотреть набор туловищных конечностей рака и некоторые другие детали его морфологии. При этом с помощью препаровальных иголок следует немного раздвинуть максиллопеды II и III. Это позволяет увидеть положение всего комплекса ротовых придатков. Последний заметно сдвинут назад по отношению к А I и А II. Между основаниями А II расположена жесткая пластинка, которая заметно вытянута в заднем направлении. Считается, что это *стернит сегмента А II*, т. е. элемент протоцефалона. Далее следует рассмотреть вытянутые в поперечном направлении мандибулы (Md), точнее их передний край, ибо задний прикрыт расположенными черепицеобразно следующими ротовыми конечностями. Это сильно уплощенные и более нежные Мх I, Мх II и Мхр I. Мандибулы же практически полностью закрывают *ротовое отверстие* и расположенную перед ним небольшую пластинку — верхнюю губу, или *лабрум* (см. рис. 86, В). Для того чтобы получить доступ к этим структурам, соответствующие ротовые части следует аккуратно удалить (детальное изучение переднего конца тела рака с вентральной стороны следует совместить с выполнением следующего задания. см. «Сегментарный состав и конечности...», с. 000).

Двуветвистые ногочелюсти — *Мхр II* и *Мхр III* хорошо заметны и в отличие от предшествующих придатков уже имеют вид настоящих членистых конечностей. Кроме того, они превосходят остальные ротовые части по размерам. Далее следуют 5 пар крупных и хорошо развитых *переопод* (ходных ног). При рассматривании рака с вентральной стороны хорошо видны их основные членики (*коксоподиты*). Между основаниями конечностей тянется хорошо выраженная борозда, соответствующая пищевой (паховой) бороздке других ракообразных. Латерально практически к самым основаниям переопод подходят свободные края *б р а н х и о с т е г т о в*. Между ними и телом рака на всем протяжении сохраняется узкая щель, ведущая в жаберную полость.

Вентральная поверхность абдомена (плеона), как уже говорилось выше, склеротизована значительно слабее, нежели спинная. *Стерниты*, расположенные между основаниями брюшных конечностей — *плеопод*, уже и, главное,

заметно короче чем тергиты. Благодаря этому рак может сильно подгибать брюшко на вентральную сторону.

В строении самых передних брюшных конечностей проявляется половой диморфизм. У самок первая пара плеопод сильно редуцирована. Рудименты этих ножек имеют вид крошечных, одноветвистых придатков. Следующие 4 пары, хотя и невелики по размерам, сохраняют типичное двуветвистое строение. В отличие от придатков гнатоторакса и переона основания этих ножек широко расставлены. Сами ножки направлены к середине тела и вперед, так что их эндо- и экзоподиты практически сходятся друг с другом вдоль средней линии тела. Очень часто их называют *плавательными ножками*.

У самцов передние две пары брюшных конечностей превращаются в сложно дифференцированные копулятивные придатки (*gonoподы*, или половые ножки). Количество собственно плавательных ножек соответственно сокращается до 3 пар. Самая последняя пара брюшных ножек представлена уже упоминавшимися выше уроподами, расположенными по бокам от тельсона. На последнем вентрально расположено *анальное отверстие*.

### **ОБЪЕКТ — сегментарный состав и строение конечностей речного рака *Astacus sp.* (рис. 87–89; табл. 6)**

*Методические указания.* На занятии студенты самостоятельно осуществляют препаровку рака. Необходимый для этого набор инструментов включает средний хирургический пинцет и глазные ножницы. Кроме того, понадобятся несколько листов писчей бумаги.

Вынутого из препаративной ванночки рака обсушивают фильтровальной бумагой. После этого ножницами с одной стороны следует аккуратно срезать бранхиостегит. Разрез начинают делать сзади и ведут его снаружи от жаберно-сердечного шва вплоть до затылочного шва. Далее по затылочному шву на вентральную сторону, до свободного края бранхиостегита. Разрез нужно осуществлять только кончиками ветвей ножниц, не погружая их глубоко в жаберную полость. Эта предосторожность позволяет сохранить жаберный аппарат рака в целости. Затем, перевернув рака вентральной поверхностью кверху, с той же стороны, с которой был удален бранхиостегит, последовательно, *н а ч и н я с з а д н е г о к о н ц а*, отделяют конечности от туловища. Отпрепарированные ножки аккуратно выкладывают на лист бумаги, на которой предварительно выписывают номера соответствующих сегментов (I–XIX) (см. таблицу 6).

Для препаровки брюшных конечностей, начиная с уропод, используют пинцет. Каждую конечность захватывают пинцетом за самое основание, т. е. за коксоподит и аккуратно отделяют от тела рака, стараясь не очень сильно повредить окружающие покровы. Переоподы, непосредственно связанные с жаберным аппаратом рака, необходимо удалять вместе с соответствующим набором жаберных придатков, часть из которых расположена не на коксоподите ножки, а на месте соединения последней с телом и даже на прилегающем участке стенки тела — *э п и м е р е*. В этом случае лучше воспользоваться тонкими ножницами и последовательно вырезать конечности вместе с частью эпимеры.

Сказанное выше полностью относится и к ногочелюстям, которые также связаны с жабрами. Однако в этом случае дело осложняется тем, что и ногочелюсти, и следующие за ними две максиллы (нижние челюсти) расположены очень тесно и сильно наклонены вперед, так что фактически они почти полностью перекрывают друг друга. Прежде чем от-

делять эти конечности, необходимо препаровальными иглами по возможности раздвинуть их и не давать им слипаться. На этот раз лучше воспользоваться пинцетом. При отделении конечность нужно удерживать за коксоподит. Завершается эта операция отделением А I.

В случае если какие-то конечности оказались поврежденными или утраченными, можно воспользоваться соответствующими придатками противоположной стороны тела.

Далее необходимо изучить строение отдельных ножек и зарисовать их. При выполнении этой части задания следует руководствоваться не только приводимыми ниже описаниями, но и сводной таблицей 6. Если отобранные для препаровки раки были не очень крупными, при изучении ротовых конечностей, гонопод самцов и типичных плеопод следует использовать бинокляр.

Таблица 6

## Сегментарный состав тела и конечности речного рака

Название отдела, номер сегмента	Название придатков	Протоподит	Экзоподит	Эндоподит	Эпиподит
ПО*	Глаза				
I	Антенны I	+	+	+	—
II	Антенны II	+	+	+	—
			(скафоцерит)		
III	Мандибулы	+	—	+	—
IV	Максиллы I	+	—	+	—
V	Максиллы II	+	+	+	+
			(скафогнатит)		(скафогнатит)
VI	Максиллопеды I	+	+	+	+
VII	Максиллопеды II	+	+	+	+
VIII	Максиллопеды III	+	+	+	+
IX	Переоподы I (хелипеды)	+	—	+	+
X	Переоподы II	+	—	+	+
XI	Переоподы III	+	—	+	+
XII	Переоподы IV	+	—	+	+
XIII	Переоподы V	+	—	+	+
XIV	Самец — гонопода (плеопода) I	+***	—	+***	—
	Самка — плеопода I, рудимент				
XV	Самец — гонопода (плеопода) II	+	+	+	—
	Самка — плеопода II	+	+	+	—
XVI	Плеопода III	+	+	+	—
XVII	Плеопода IV	+	+	+	—
XVIII	Плеопода V	+	+	+	—
XIX	Плеопода VI — уропода	+	+	+	—
Тельсон	Анальное отверстие				

Примечания. «+» — соответствующий элемент конечности присутствует; «—» — соответствующий элемент конечности отсутствует.

\* — ПО — преантеннальный отдел.

\*\* — Лодочка, или скафогнатит возникла в результате слияния экзо- и эпиподита.

\*\*\* — Считается, что у самцов копулятивные ножки 1-й пары (плеоподы I) сформировались в результате слияния прото- и эндоподита.

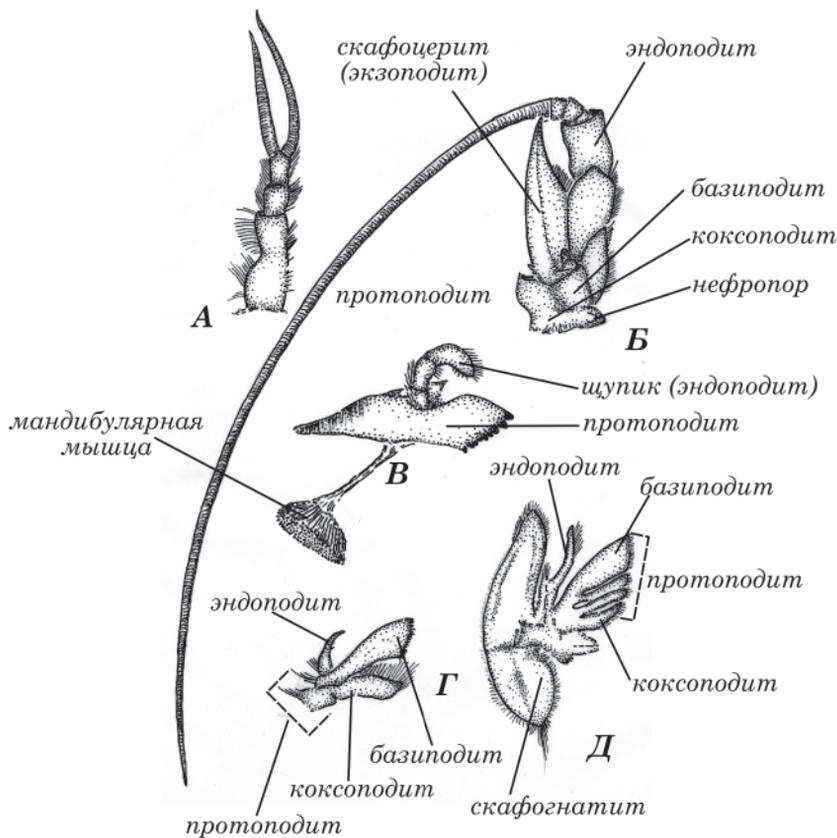


Рис. 87. Конечности головных сегментов *Astacus* sp.

*A* — антенна I (А I); *Б* — антенна II (А II); *В* — мандибула (Мд); *Г* — максилла I (Мх I); *Д* — максилла II (Мх II).

Примечание. На этом и двух следующих рисунках (рис. 82 и 83) изображены конечности, расположенные у рака, перевернутого вентральной поверхностью вверх, слева (т. е., в действительности, придатки правой стороны тела). Так как практически все конечности (кроме уропод) сильно наклонены вперед и часто черепицеобразно налегают друг на друга, при изучении рака с брюшной стороны мы видим не фронтальную, а наоборот, их заднюю поверхность. Уроподы же (см. рис. 83, Г), терминально прикрепленные к последнему туловищному сегменту, обращены назад, поэтому с брюшной стороны видна их фронтальная поверхность. Их задняя поверхность видна только при рассматривании рака со спинной стороны (см. рис. 80, А). На приводимых рисунках сохранено естественное положение конечностей на теле рака — все они, за исключением уропод, изображены с задней стороны.

Антенны I (А I) (рис. 87, А). Самая первая пара придатков заметно отличается от всех остальных конечностей рака. Их основания образованы не двумя члениками (коксо- и базиподитом), а тремя. Проксимальный членик характеризуется большей длиной и массивным вздутым основанием по сравнению с двумя остальными. Внутри него расположен орган равновесия — статоцист, полость ко-

того связана с внешней средой. Пору, ведущую внутрь статоциста, можно обнаружить на фронтальной (передней, или верхней) поверхности основного членика, только используя бинокляр. Сама пора окружена плотным скоплением прикрывающих ее щетинок. Дистальный членик несет 2 кольчатых, жгутовидных придатка, выполняющих функции органов чувств.

**А н т е н н ы II (A II)** (рис. 87, Б) включают характерный для двуветвистой конечности ракообразных набор основных элементов. Двучлениковый *протоподит* состоит из массивного, вытянутого в поперечном направлении *коксоподита* и подвижно сочлененного с ним *базиподита*. На задней (нижней) поверхности коксоподита расположен *нефропор*. Он, как правило, хорошо заметен, так как его утолщенные края выдаются над поверхностью членика в виде округлого бугорка (см. также рис. 86, Б, В). К базиподиту снаружи (латерально) приращен *экзоподит (скафоцерит*, или антеннальная чешуя), имеющий вид жесткой, заостренной на свободном конце треугольной пластинки. Считается, что с помощью скафоцеритов раки могут определять направление водного потока. *Эндоподит*, занимающий внутреннее (медиальное) положение, напротив, богато расчленен. Его базальные членики относительно крупные и подвижно сочленены. С ними также подвижно соединен длинный кольчатый, жгутовидный придаток («рачьи усы»), который в спокойном состоянии обычно отогнут назад.

**М а н д и б у л ы**, или верхние челюсти (Md) (рис. 87, В). Мандибула представляет собой вытянутую в поперечном направлении сильно склеротизованную пластинку. Ее свободный конец, вооруженный острыми зубцами, обращен к ротовому отверстию. По переднему краю мандибулы проходит короткая, косо расположенная бороздка, в которую обычно уложен небольшой трехчленистый *щупик*. В процессе препаровки конечностей мандибулы чаще всего отделяются вместе с мощной *мандибулярной мышцей* (задним мускулом аддуктором). Последняя соединяется с основанием верхней челюсти посредством узкого и длинного сухожилия.

Далеко зашедшая функциональная и морфологическая специализация мандибулы сильно затрудняет трактовку их состава. Обычно считается, что собственно нерасчлененная жвала предстывает собой протоподит, а именно коксоподит, вся свободная часть которого, соответствующая самому проксимальному эндиту, превратилась в мощную гнатобазу. Упомянутый выше щупик — это сильно редуцированный эндоподит. Остальные части, свойственные типичной двуветвистой конечности, исчезли.

**М а к с и л л ы I**, или 1-я пара нижних челюстей (Mx I) (рис. 87, Г) также подверглись сильной специализации. Эти ротовые конечности имеют вид небольших гибких пластинок, налегающих сзади и снизу<sup>84</sup> на мандибулы.

Основание Mx I — *протоподит* состоит из двух члеников — *коксо-* и *базиподита*. Оба они сильно уплощены и имеют вид тонких и гибких пластинок. Коксоподит снабжен многочисленными щетинками, а свободный, обращенный к ротовому отверстию край базиподита вооружен мелкими

зубчиками. На проксимальном конце базиподита располагается плоский, нерасчлененный щупик, трактуемый как сильно редуцированный *эндоподит*. Экзоподит полностью утрачен.

**Максиллы II**, или 2-я пара нижних челюстей (Mx II) (рис. 87, Д) включают уже практически все структурные элементы, свойственные двуветвистой конечности. Располагаются они вплотную к Mx I и, в свою очередь, прикрывают их снизу и сзади. *Протоподит*, как и в предыдущем случае, состоит из *коксо-* и *базиподита*. Правда, каждый членик рассечен глубокой поперечной бороздой, так что все основание кажется четырехлопастным. Свободные края лопастей, обращенные в сторону ротового отверстия, обильно опушены тонкими щетинками. Снаружи (латерально) с протоподитом соединена вытянутая в продольном направлении пластинка ланцетовидной формы. Это *скафогнатит*, или «лодочка» — основной элемент вододвигательного аппарата рака (подробнее см. с. 000). Поперек скафогнатита, разделяя его почти на две равные части, тянется узкая, едва заметная бороздка<sup>85</sup>. Считается, что дистальный участок представляет собой сильно измененный экзоподит, а проксимальный — эпиподит. *Эндоподит* небольшой, его проксимальный отдел слегка уплощен, а дистальный имеет вид узкого, нерасчлененного придатка, опушенного щетинками.

Этим исчерпываются сегментарные придатки «головы». Конечности «груди» — *торакоподы*, как уже говорилось выше, образуют две группы. Первая представлена тремя парами *максиллопед* (ногочелюстей), функционально относящимися к ротовому аппарату рака. Все ногочелюсти сохраняют наиболее полный набор структурных элементов, присущих двуветвистой конечности.

**Максиллопеды I**, или 1-я пара ногочелюстей (Mxp I) (рис. 88, А) внешне напоминают максиллы. Их членики листовидно уплощены и слабо склеротизованы. *Протоподит* образован относительно узким коксоподитом и плоским, почти треугольным базиподитом. Оба членика по свободному краю несут многочисленные длинные щетинки.

От проксимальной части базиподита отходят *экзо-* и *эндоподит*. Первый заметно больше второго и состоит из удлинённого проксимального членика и кольчатого концевой придатка. Эндоподит имеет сходное строение, но намного меньше. Более того, он обычно подогнут под передний край базиподита. (Чтобы рассмотреть эндоподит, его нужно аккуратно подцепить препаровальной иглой и отогнуть в латеральном направлении.)

К коксоподиту латерально причленен листовидный *эпиподит*. Поверхность этого тонкостенного придатка часто образует неправильные складки, но еще лишена настоящих жаберных выростов. Вместе со скафогнатитом эпиподит Mxp I участвует в реализации вододвигательной функции.

**Максиллопеды II**, или 2-я пара ногочелюстей (Mxp II) (рис. 88, Б) в значительно большей степени напоминают настоящие стеноподии, нежели все предыдущие конечности. Также как и в случае максиллопед I, основанием конечности служит *протоподит*, образованный коксоподитом и базиподитом. Коксоподит еще относительно крупный и слегка уплощен. Короткий базипо-

дит несет два придатка. Расположенный латерально *экзоподит* состоит из длинного основного членика и узкого кольчатого дистального участка. *Эндоподит* немного короче, но зато более массивен. Он уже содержит стандартный набор члеников, свойственный конечностям ракообразных: ишио-, меро-, карпо-, про- и дактилоподит. Дистальный конец самого последнего (дактилоподита) закруглен.

Отходящий от коксоподита эпиподит превращается в узкую длинную лопасть, на наружной (латеральной) поверхности которой развиваются многочисленные жаберные выросты. Этот так называемый *подобранхий*, т. е. «жабра, расположенная на ноге». Еще один жаберный придаток, также снабженный жаберными выростами, прикреплен непосредственно в зоне сочленения конечности с туловищем. Соответственно он называется *артробранхием*.

Максиллопеды III, или 3-я пара ногочелюстей (Mxp III) (рис. 88, В) представляют собой типичную двуветвистую конечность ракообразных. *Коксоподит* массивный, но не уплощенный. Его медиальный (внутренний) край, соответствующий гнатобазе, несет многочисленные длинные щетинки и заметно выдается в сторону паховой (пищевой) бороздки. *Базиподит* сравнительно небольшой и тоже несет длинные щетинки. К нему причленяются *экзоподит*, состоящий из длинного основного членика и жгутовидного членистого придатка, и *эндоподит*. Последний включает полный набор члеников. Дактилоподит вытянут в длину и приобретает когтевидную форму.

Заметно усложнено расчленение жаберных придатков. *Подобранхий*, кроме уже упоминавшихся жаберных выростов, в самой проксимальной своей части несет пучок очень тонких переплетающихся нитей. Появляется и еще один *артробранхий*, расположенный рядом с первым.

Далее следует вторая группа торакопод — *переоподы* (Ppr), которые в отечественной литературе часто обозначаются как «ходные» (или «ходильные») ноги. Все переоподы полностью утрачивают исходную двуветвистость — у них сохраняется только эндоподит, тогда как экзоподит полностью редуцируется.

*Переоподы* I, или 1-я пара ходных ног (Ppr I) (рис. 88, Г) представляют собой самые крупные конечности рака, снабженные мощными клешнями. Именно поэтому их часто называют *хелипедами*. Основание конечности образовано мощным *коксоподитом*. Его медиальный (внутренний) край, несущий поперечную складку, еще больше напоминает настоящую гнатобазу. А вот обособленный базиподит отсутствует. Он полностью сливается с проксимальным члеником эндоподита — ишиоподитом. Этот сложный членик обычно называют *базиишиоподитом*. Правда, граница, по которой произошло слияние, сохраняется в виде неглубокой, но, тем не менее, заметной перетяжки. Далее следуют самый длинный членик ходной ноги — *мероподит* и более короткий и широкий — *карподит*. Предпоследний членик — *проподит* становится основанием клешни. Он сильно вздувается, а от его конца в дистальном направлении отходит длинный сужающийся к свободному концу вырост, внутренняя (медиальная) поверхность которого грубо скульптурирована



многочленными зубчиками. Это — *неподвижный палец* клешни. Рядом с основанием последнего подвижно причленяется *дактилоподит*, или *подвижный палец*. По форме и размерам он сходен с неподвижным пальцем и может с силой прижиматься к последнему благодаря мощной мускулатуре, заключенной в этих двух члениках.

Состав жаберных придатков остается неизменным. *Подобранхий* представлен эпиподитом с жаберными выростами и пучком нитей. Сохраняются и 2 *артробранхия*.

*Переоподы* II и III, или 2-я и 3-я пары ходных ног (Pp II и Pp III) (рис. 88, Д). Конечности, образующие 2-ю и 3-ю пары ходных ног, имеют практически сходное строение. По сути дела, они являются хелипедами, но по своим размерам практически не отличаются от следующих двух пар ходных ног. *Коксоподит* снабжен хорошо выраженным гнатобазическим выступом с пучками длинных щетинок. Граница между *базиподитом* и *ишиоподитом* выражена совершенно отчетливо, хотя подвижность это сочленение потеряло. Остальные членики узкие и заметно удлинены. Это относится не только к *мероподиту*, но и к *карпоподиту*, и к *проподиту*, на дистальном конце которого и располагается миниатюрная *клешня* с короткими подвижным (*дактилоподитом*) и неподвижным пальцами. У самок на коксоподитах переопод III располагаются гонопоры.

Состав жаберных придатков у переопод 2-й пары не претерпевает изменений. Они представлены *подобранхием* с жаберными выростами и пучком длинных нитей и 2-мя *артробранхиями*. Жаберный аппарат переопод 3-й пары, сохраняя все перечисленные элементы, приобретает еще один жаберный придаток, расположенный над основанием конечности, непосредственно на стенке тела. Это пока еще очень маленький, едва заметный *плевробранхий*, который при обычном вскрытии чаще всего обнаружить не удается.

*Переоподы* IV, или 4-я пара ходных ног (Pp IV) (рис. 88, Е) от описанных выше ходных ног отличаются по двум признакам. Прежде всего, это отсутствие настоящей клешни на дистальном конце конечности. Сильно вытянутый в длину и лишенный выроста *проподит* несет относительно короткий когтевидный *дактилоподит*. Остальные членики сохраняют присущее им строение.

Небольшое изменение, касающееся жаберного аппарата, сводится к тому, что увеличивается в размерах пока все еще очень небольшой и нитевидный *плевробранхий*. Но пока он еще очень сильно уступает по своим размерам и подобранхию, и артробранхию.

*Переоподы* V, или 5-я пара ходных ног (Pp V) (рис. 88, Ж) также лишены клешней и заканчиваются простым заостренным *дактилоподитом*. Кроме того, их *коксоподит* практически лишен медиального выроста и имеет относительно ровные закругленные контуры. И, наконец, сильной редукции подвергается жаберный аппарат. Фактически полностью исчезают подобранхий, от которого сохраняется лишь пучок тонких нитей, и оба артробранхия. На-

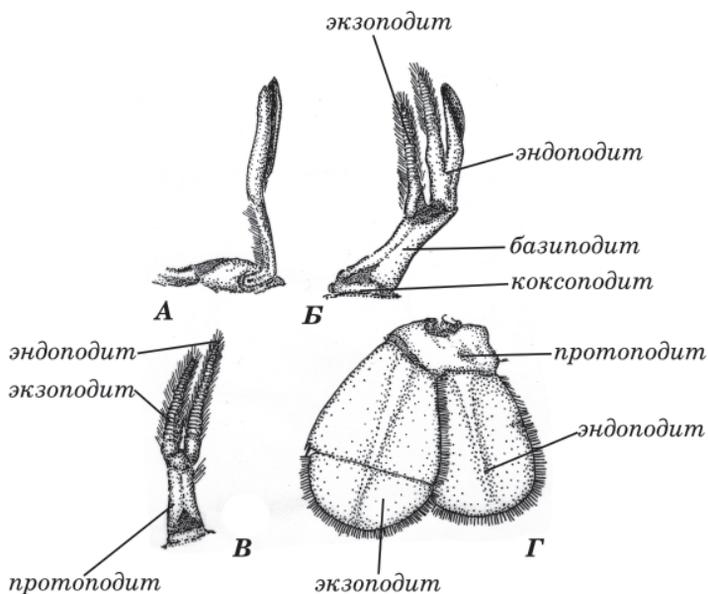


Рис. 89. Абдоминальные конечности *Astacus* sp.

*А, Б* — петазма — гоноподы I и II (1-я и 2-я копулятивные ножки) самца; *В* — плеопода III — плавательная ножка; *Г* — уропода (абдоминальная ножка VI); вид с передней (нижней) стороны, см. примечание к рис. 87).

против, *плевробранхий* сильно разрастается. У самцов на коксоподитах переопод V расположены *гонопоры*.

Абдоминальные конечности <sup>86</sup> (рис. 89) заметно различаются в зависимости от выполняемых ими функций. Выше уже было сказано, что в их строении отчетливо проявляется половой диморфизм. У самцов первые две пары брюшных ножек — гоноподы превращаются в сложно дифференцированный копулятивный аппарат.

Гоноподы I (= плеоподы I), или 1-я пара копулятивных ножек самцов (рис. 89, *А*) изменены наиболее сильно. На массивном основном членике (вероятно, коксоподите) располагается направленный вперед и достигающий основания переопод предпоследней (4-й) пары, нерасчлененный придаток. Дистальная часть этого придатка сильно уплощена и скручена в виде трубочки. Образовавшийся сквозной просвет фактически выполняет функции семяизвергательного канала — именно по нему сперматозоиды поступают в гонопоры самки. Считается, что эти копулятивные ножки самца возникли в результате вторичного слияния протоподита (или хотя бы его части) и эндоподита.

Соответствующие конечности самок сильно редуцированы и представлены едва заметными, слабо расчлененными одноветвистыми придатками.

Гоноподы II (= плеоподы II), или 2-я пара копулятивных ножек самцов (рис. 89, *Б*) представляют собой настоящие двуветвистые конечности, хотя и

сильно измененные. Они сохраняют типичный для брюшных ножек протоподит, состоящий из плоского *коксоподита* и довольно длинного, почти цилиндрического *базиподита*. *Экзоподит* также мало изменен и включает базальный членик и кольчатый, опушенный щетинками придаток. Наиболее специализирован *эндоподит*. Он также состоит из основного членика и жгутовидного кольчатого придатка. Однако от его основного членика сбоку отходит уплощенная лопасть, свернутая в трубку

Конечности этой пары у самок представлены типичными плавательными ножками — собственно *плеоподами* (см. ниже).

Половые ножки самцов, выступающие в роли копулятивного аппарата, функционируют как единое морфологическое и функциональное целое. Для обозначения подобного рода сложных конструкций, возникающих из разных придатков, в литературе часто используется название «п е т а з м а».

Абдоминальные конечности II–V самок и III–V самцов, или плеоподы (плавательные ножки) (рис. 89, В) практически не отличаются друг от друга. Каждая из них состоит из двухчленикового *протоподита*, несущего *экзо-* и *эндоподит*. Обе эти ветви имеют сходное строение — на основном цилиндрическом членике располагается кольчатый жгутовидный придаток, обильно опушенный щетинками. Экзоподит несколько короче эндоподита.

Брюшные ножки последней пары (VI), или *уроподы* (рис. 89, Г) сильно уплощены и образованы ограниченным количеством члеников. Одночлениковый *протоподит* короткий и широкий. Пластинчатый *эндоподит* также состоит из одного членика. Лишь *экзоподит* разделен на 2 плоских членика. Обе ветви уropоды могут сходиться и расходиться наподобие пластинок веера. В расправленном состоянии уropоды вместе с таким же плоским тельсоном образуют хвостовой плавник, используемый при движении (подробнее см. с. 000).

## **ОБЪЕКТ — вскрытие речного рака *Astacus* sp.**

(рис. 90; 91, А–Г; 92, А, Б; 93; 94; 95; 96, А–В)

*Методические указания.* На занятии студенты самостоятельно вскрывают фиксированных раков. Если последние были зафиксированы в формалине, то их следует заранее отмыть в пресной воде. Следует использовать препаровальные ванночки и соответствующий инструментарий (глазные ножницы, пинцеты, скальпели, препаровальные иглы).

Вскрытие (см. рис. 90) начинают с удаления части карапакса. Для этого, взяв рака в руки, делают два продольных разреза, которые начинаются у заднего края карапакса и направляются вперед вдоль около-сердечных швов, снаружи от них. Разрезы пересекают цервикальный шов и заканчиваются почти у самого основания рострума. Здесь их необходимо соединить коротким поперечным разрезом. Затем рака надежно прикалывают булавками за хелипеды и тельсон ко дну ванночки. Подхватив пинцетом задний край вырезанного участка карапакса, его очень осторожно начинают отгибать наверх и вперед. При этом нужно следить, чтобы тонкая и нежная гиподерма (у фиксированных раков она имеет вид красноватой или розовой пленки) оставалась на месте. Если гиподерма прочно соединена с кутикулой, ее необходимо последовательно отделять от внутренней поверхности последней с помощью препаровальной иглы.

После удаления карапакса открывается доступ к переднему краю тергита первого абдоминального сегмента. Это позволяет приступить к последовательному удалению тергитов брюшка. Для этого по спинной поверхности, вдоль брюшка, почти у самого основания плевр делают два продольных разреза, которые соединяют коротким поперечным разрезом непосредственно перед тельсоном. Затем очень аккуратно, также стараясь сохранить гиподерму и подлежащие мышцы, удаляют тергиты, начиная с первого абдоминального сегмента. И в этом случае следует использовать препаровальную иглу при отделении кутикулы от гиподермы.

После удаления карапакса и тергитов абдоминальных сегментов необходимо внимательно рассмотреть открывшиеся участки спинной поверхности тела. Полностью сохранить гиподерму, особенно в области переона и гнатоторакса, удастся редко. В большинстве случаев остаются ее фрагменты той или иной величины, которые тоже необходимо очень аккуратно удалить с помощью тонкого пинцета и остро заточенных препаровальных игл. Действовать надо крайне осторожно, чтобы не повредить расположенные практически непосредственно под гиподермой сердце и, главное, отходящие от него очень тонкие и нежные главные кровеносные сосуды. После удаления гиподермы в области переона и гнатоторакса то же самое надо проделать в брюшке. В этом случае открывается доступ к дорсальным мышцам живота.

На этом заканчивается подготовительный этап вскрытия. Последующие действия будут сводиться к последовательному извлечению из тела рака, начиная с дорсальной области, отдельных органов или их комплексов вплоть до вентральной стенки тела. Соответствующие методические указания сопровождают описания отдельных систем органов. Основные этапы этой работы фиксируются в виде отдельных рисунков и схем.

Подготовленного описанным выше способом рака внимательно рассматривают (рис. 91, А). В самой задней части переона, в небольшом углублении между латерально расположенными мышцами, залегает уплощенный мешочек, обычно имеющий в плане форму не очень правильного пятиугольника. Это центральный орган открытой (назамкнутой) кровеносной системы рака — *сердце*. На его дорсальной поверхности хорошо различимы два отверстия — *ости*, через которые во время диастолы из окружающего сердце гемоцеля<sup>87</sup> в полость сердца поступает гемолимфа (кровь).

От сердца вперед и назад отходят очень тонкие и нежные сосуды, проследить которые удастся лишь на относительно небольшом протяжении. От самого переднего конца сердца вперед по средней линии тела тянется так называемая *глазная артерия* (иногда ее называют *передней аортой*). Она в продольном направлении пересекает желудок и теряется на уровне передних желудочных мышц. В непосредственной близости от основания непарной глазной артерии начинаются парные сяжковые артерии, которые расходятся в стороны по бокам от желуд-

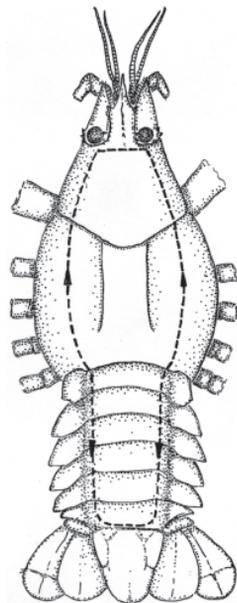


Рис. 90. Схема расположения разрезов на спинной поверхности рака на начальном этапе вскрытия.

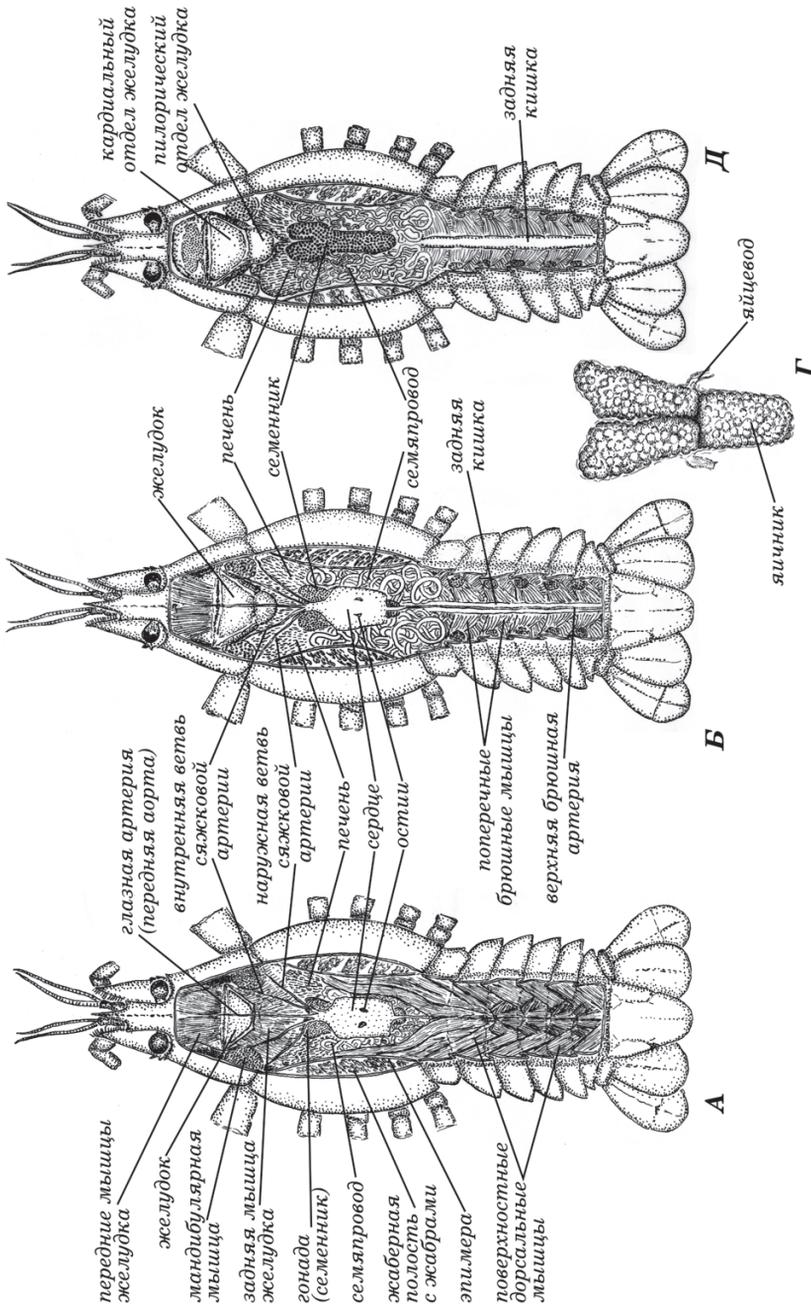


Рис. 91. Последовательные этапы вскрытия речного рака.

А — общий вид вскрытого рака (♂) после удаления карапакса и гиподермы; В — то же, удалены поверхностные брюшные мышцы и задние мышцы желудка, обнажились задняя часть дорсальной поверхности желудка, верхняя брюшная артерия и задняя кишка; В — то же, удалены передние мышцы желудка, сердце и главные сосуды, полностью обнажены дорсальная поверхность желудка, семенник и семяпроводы; Г — отпрепарированный яичник с начальными отделами яйцеводов (in vitro).

ка. В своей проксимальной части каждая из них образует развилку и дает начало двум ветвям, которые соответственно обозначаются как *наружная и внутренняя ветви саяжковой артерии*. Обычно их удается проследить лишь до уровня мандибулярных мышц.

Назад, в сторону брюшка от сердца отходит непарная *верхняя брюшная артерия*<sup>88</sup>. На этом этапе вскрытия обычно хорошо

видно лишь ее начало, так как почти на всем своем протяжении она прикрыта поверхностно расположенными мышцами, которые так и называются — *поверхностные дорсальные мышцы*. Последние представляют собой короткие сегментарные мышечные пучки, перекрывающие сверху всю площадь каждого сегмента брюшка. Спереди они в виде более узких парных пучков продолжают и в переон, где залегают по бокам от сердца.

Кроме сердца и мышц на этом этапе вскрытия можно увидеть отдельные фрагменты и других систем органов. Более детально эти системы будут описаны ниже. Здесь же мы ограничимся их перечислением с отсылкой к рисунку. 91, А, что позволит сориентироваться в общей топографии внутренних органов рака.

Непосредственно под сердцем расположены органы половой системы. Спереди, по бокам от основания артерий в большинстве случаев из-под сердца выступают концевые участки двух передних ветвей *гонады*. У самцов по бокам от сердца и позади него, в узких промежутках между ним и поверхностными дорсальными мышцами можно рассмотреть сильно извитые *семяпроводы*.

Всю переднюю часть гемоцеля вскрытого рака занимает крупный *желудок* и связанные с ним плоские мышечные ленты — *передние и задние мышцы желудка*. По бокам от желудка хорошо различимы два округлых в поперечном сечении мышечных пучка — *мандибулярные мышцы* (см. также с. 000 и рис. 87, В).

Латеральное положение занимают и выступающие между желудком и органами половой системы небольшие участки *печени*, основная масса которой скрыта остальными внутренними органами.

Если продольные разрезы в процессе удаления карапакса были проведены латеральнее жаберно-сердечных швов, то у вскрытого рака хорошо видны собственно «боковые стенки» тела — *эпимеры* и тянущиеся вдоль тела *жаберные полости* с находящимися в них *жабрами* (см. также с. 000–000 и рис. 88, Б–Ж).

Завершив знакомство с расположением внутренних органов рака, следует аккуратно с помощью пинцета удалить поверхностные дорсальные мышцы.

При этом открывается доступ к *задней кишке*, имеющей вид прямой трубки, тянущейся вдоль всего брюшка. По дорсальной поверхности кишки проходит тонкая, прозрачная и теперь различимая на всем своем протяжении упоминавшаяся выше верхняя брюшная артерия. Под задней кишкой по всей длине брюшка посегментно располагаются пучки *поперечных брюшных мышц*.

Далее пинцетом удаляют сердце (при этом естественно разрушается и система упоминавшихся выше артерий). При этом открывается доступ к половой системе рака. Последнюю следует сначала внимательно рассмотреть *in situ*, прямо в теле рака, а затем осторожно отпрепарировать. Для удобства ее можно перенести в чашку Петри, заполненную водой.

И у самцов, и у самок гонада имеет Y-образную форму — от длинной непарной задней части спереди отходят две относительно короткие ветви. Последние, как правило, плотно прижаты друг к другу. У самок и самцов структура гонады заметно отличается. *Яичник*, содержащий формирующиеся яйцеклетки обычно «грубозернистый» (рис. 91, Г). Особенно хорошо это бывает выражено у половозрелых особей, в созревающих яйцах которых заканчивается вителлогенез. Крупные заполненные желтком клетки делают поверхность гонады бугорчатой, а сама она настолько увеличивается в размерах, что почти целиком заполняет всю спинную область переона — ее передние ветви достигают мандибулярных мышц и желудка, а задний конец заметно вдается в первый сегмент абдомена. У предварительно фиксированных раков гонада становится настолько хрупкой, что извлечь ее из полости тела рака без повреждений не удастся. Главная задача в этом случае — постараться минимизировать повреждения остальных внутренних органов. Парные короткие *яйцеводы* отходят от яичника как раз на уровне соединения всех трех его долей. Они сразу же направляются вниз, в сторону вентральной поверхности, так что сверху со спинной стороны рассмотреть их бывает очень трудно (особенно у предварительно фиксированных раков). При извлечении гонады яйцеводы неизбежно разрушаются. Парные женские гонопоры расположены на коксоподитах 3-й пары переопод со стороны паховой бороздки (см. с. 000).

Мужская гонада — *семенник* — имеет ту же Y-образную форму, но характеризуется мелкозернистой структурой (рис. 91, В). Даже в период половой активности семенник никогда не достигает таких размеров как яичник. Парные *семяпроводы* берут начало там же, где и яйцеводы, т. е. латерально, на уровне разветвления гонады. Однако в отличие от яйцеводов они очень длинные и в виде двух латеральных клубков располагаются по бокам от семенника. Самый проксимальный участок каждого семяпровода нитевиден и образует очень плотно упакованные петли, по мере продвижения в дистальном направлении диаметр семяпровода постепенно увеличивается, а петли становятся более широкими и рыхлыми. Мужские гонопоры расположены на коксоподитах 5-й пары переопод (см. с. 000 и рис. 88, Ж). Детали строения выводящих протоков мужской половой системы удобнее рассматривать после извлечения ее из тела рака.

После удаления гонады приступают к изучению пищеварительной системы. Сначала ее рассматривают, не извлекая из тела рака.

Самое переднее положение занимает желудок, снабженный соответствующими мышцами. При этом становится заметным, что желудок состоит из двух отделов. Большой передний отдел (он и был виден на всех предшествующих этапах

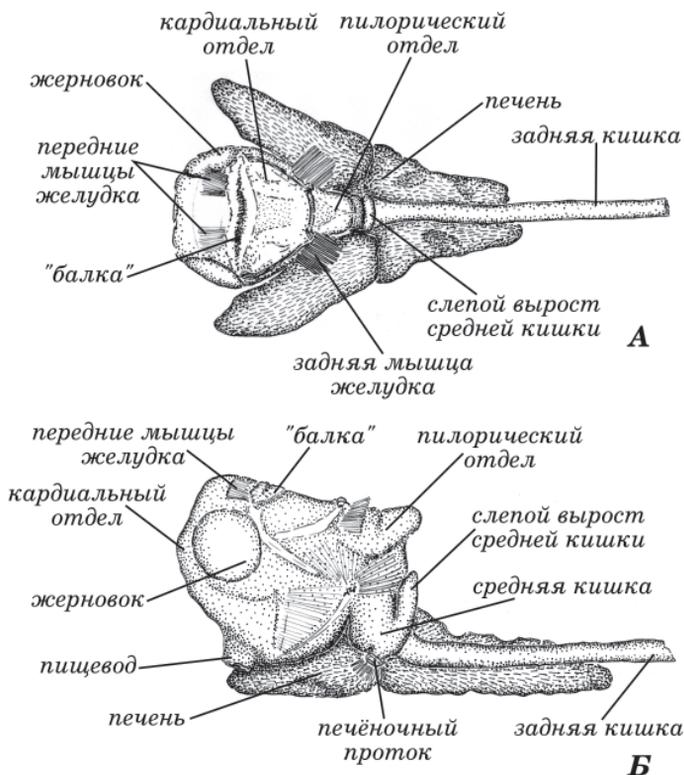


Рис. 92. Органы пищеварительной системы речного рака.

*A* — пищеварительная система *in vitro*, вид со спинной стороны; *B* — пищеварительная система *in vitro*, вид сбоку, левая доля печени удалена.

вскрытия) носит название *кардиального* (или жевательного) *желудка*. В средней, наиболее широкой части кардиального желудка сквозь его стенку просвечивает вытянутый в поперечном направлении склерит, входящий в состав сложно устроенного жевательного аппарата (см. ниже). Перед ним и за ним хорошо видны уже упоминавшиеся ранее парные передние и задние мышцы желудка. Вообще мышечная система желудка характеризуется большой сложностью. В ее состав, кроме только что упомянутых мышц, входит большое количество разнообразных мышечных пучков. Часть этих мышц прикрепляется к поверхности желудка снаружи. Это так называемые наружные мышцы, а часть входит в состав самой стенки. Они составляют группу внутренних мышц. Детальный анализ всей системы мышц желудка требует специальной, очень тонкой препаровки, что не входит в задачу настоящего задания.

Сзади расположен сравнительно небольшой пилорический отдел (или *пилорический желудок*), значительная часть которого все еще остается скрытой. За желудком и по бокам от него, занимая практически все оставшееся

место в полости переона, лежат две массивные доли *печени*. Среднюю кишку и место впадения в нее протоков печени на этом этапе вскрытия рассмотреть невозможно. Зато на большом протяжении хорошо видна проходящая между долями печени задняя кишка.

Рассмотрев топографию органов пищеварительной системы, необходимо приступить к извлечению последней из тела рака. Прежде всего, с помощью пинцета нужно удалить мандибулярные мышцы (главным образом, это относится к расширенным концам последних). Далее острыми ножницами перерезают самый дистальный конец задней кишки и аккуратно отгибают ее вперед. Особенно осторожным надо быть в том случае, если вскрываемый рак был зафиксирован незадолго до очередной линьки. У таких экземпляров задняя кишка может быть очень хрупкой, поскольку в выстилающей ее кутикуле запасается карбонат кальция (подробнее см. с. 000). Отогнутую кишку укладывают сверху на печень и желудок.

После этого очень аккуратно отгибают кардиальный желудок вбок, к одной из боковых стенок тела. Для этого как своеобразный шпатель можно использовать тупой конец рукоятки обычного скальпеля. Постепенно погружая рукоятку вниз и расширяя ею образующийся просвет, нужно стараться достичь «дна» полости тела рака так, чтобы получить доступ к относительно короткому пищеводу. Последний, как уже говорилось выше, начинается от ротового отверстия, расположенного вентрально непосредственно перед мандибулами (на границе протоцефалона и гнатоторакса). С дорсальной стороны положение мандибул хорошо маркируется мандибулярными мышцами. Рот и пищевод соответственно залегают перед ними, т. е. примерно на уровне средней части кардиального желудка.

Даже при отогнутом в сторону желудке увидеть пищевод бывает очень трудно. Насупать же его препаровальной иглой вполне возможно. Действовать при этом нужно крайне аккуратно, чтобы не повредить органы пищеварительной системы, а, главное, проходящие в непосредственной близости от пищевода окологлоточные коннективы. Определив положение пищевода, его нужно столь же осторожно перерезать глазами ножницами.

Убедившись, что пищеварительная система полностью освобождена, ее извлекают из полости тела рака. Для этого рака берут в одну руку и накрывают ладонью второй руки. Затем его переворачивают вверх ногами и очень осторожно вытряхивают пищеварительную систему на ладонь, откуда ее сразу же следует переместить на дно заполненной водой препаровальной ванночки. При этом следует стараться не «растрепать» очень нежную печень рака.

В ванночке пищеварительную систему размещают так, чтобы можно было рассмотреть все входящие в ее состав органы. Для этого доли печени, насколько это возможно, отклоняют в сторны и в таком положении фиксируют булавками. Кардиальный желудок также отклоняют в сторону и немного вперед так, чтобы стал хорошо виден пилорический отдел. Уложенную ранее вперед заднюю кишку возвращают в естественное положение. После этого пищеварительную систему следует зарисовать. Если позволяет время, можно удалить одну из долей печени. Это дает возможность детально рассмотреть латеральную поверхность всего желудка с жерновками, место отхождения кишки от желудка и самое начало печеночных протоков.

Как уже говорилось выше, ротовое отверстие ведет непосредственно в *пищевод*, выступающие наружу складки которого (см. рис. 86, В) образуют подобию мягкой губы. Этот отдел передней кишки относительно короток и ориентирован практически вертикально вверх. Верхний (он же задний) конец пищевода открывается в объемистый мешковидно расширенный желудок. Последний отчетливо разделен на два хорошо различающихся отдела. Передний, более круп-

ный получил название *кардиального*, или жевательного *отдела*. При рассматривании сбоку он выглядит как тонкостенный мешок. На его боковых стенках хорошо заметны правильно-округлые полупрозрачные вздутия. Это специализированные участки стенки желудка, в которых перед линькой формируются так называемые *жерновки*. Последние имеют вид молочно-белых округлых бляшек. Наличие в их составе большого количества карбоната кальция (подробнее см. ниже) делает их жесткими.

Если объектом вскрытия оказался еще не перелинявший рак с обызвествленной задней кишкой и крупными жерновками, то последние следует отпрепарировать и зарисовать отдельно.

В дорсальной части кардиального отдела отчетливо просматриваются самые большие кутикулярные элементы, которые в совокупности с другими, неразличимыми снаружи, составляют сложный жевательный аппарат, или «желудочную мельницу», как называл его Томас Гексли. Это крупные пластинки, выстилающие свод и боковые стенки задней части кардиального отдела, и основания так называемых зубов (подробнее см. ниже).

Сзади и снизу кардиальный отдел переходит в относительно небольшой *пилорический отдел*, в котором ранее измельченный и уже частично переваренный пищевой материал тщательно фильтруется (подробнее см. с. 000). Граница между этими двумя отделами пищеварительного тракта отчетливо маркируется расположенной дорсально поперечной складкой.

Пилорическим отделом желудка оканчивается передняя кишка. Очень короткая энтодермальная *средняя кишка* внешне практически не обособлена. Одна ее граница в какой-то мере маркируется парными *отверстиями протоков печени*. Они заметно смещены на вентральную сторону. Другая же — небольшим *слепым выростом* (цекумом), расположенным на дорсальной стороне средней кишки и поднимающимся почти вертикально вверх. Фактически сразу же за местом отхождения цекума начинается лишенная каких-либо выростов и складок, высланная кутикулой эктодермальная *задняя кишка*. Последняя в переоне проходит между долями печени, а в абдомене между слоями мышц. Анальное отверстие, как уже говорилось выше, расположено на вентральной поверхности тельсона.

Представленная двумя массивными долями так называемая печень речного рака — сложный полифункциональный орган, в котором протекают основные процессы переваривания и всасывания пищи. По своему происхождению печень представляет собой слепые выросты средней кишки (печеночные выросты, или цекумы) и соответствует двум массивным и коротким выростам Anostraca (см. с. 000, рис. 72, А) и ветвистоусых рачков (см. с. 000, рис. 77). Только у Malacostraca эти выросты разветвляются на многочисленные очень тонкие слепозамкнутые трубочки. Последние настолько плотно упакованы, что в совокупности и составляют две массивные доли. Если кончик такой доли аккуратно потрепать препаративной иглой, то она легко разделяется на отдельные трубочки.

Если позволяет время, то из небольшого фрагмента печени можно изготовить временный микроскопический препарат. Для этого кусочек печени помещают в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным стеклом и слегка надавливают. Трубочки печени при этом свободно расходятся. Такой препарат можно выставить демонстрационно под малым увеличением микроскопа.

Закончив знакомство с внешним строением органов пищеварительной системы, следует приступить к вскрытию желудка. Для этого от пилорического отдела отделяют доли печени и заднюю кишку. Правда, очень небольшой фрагмент последней следует оставить. Сам желудок располагают на дне препаровальной ванночки *дорсальной* *поверхностью* *вниз*, удерживая его в таком положении пинцетом или пальцами, аккуратно разрезают ножницами вдоль всей вентральной поверхности. После этого стенки желудка разводят в стороны, расправляют и прикалывают ко дну ванночки. Если желудок заполнен пищевой массой, его нужно аккуратно промыть струей воды. Для этого можно использовать полиэтиленовую пипетку или резиновую грушу со стеклянной трубкой. Используя бинокляр, следует рассмотреть и зарисовать *основные* *элементы* «желудочной мельницы», расположенные в кардиальном и пилорическом отделах желудка.

Значительную часть свода кардиального отдела желудка составляет большая, но относительно тонкая *дорсальная срединная пластинка* (рис. 93)<sup>89</sup>. Ее утолщенный задний край образует своего рода поперечную «*балку*», с которой соединена *кардиальная промежуточная срединная пластинка*. Задний конец последней, в свою очередь, подвижно сочленен с еще одной короткой промежуточной пластинкой, несущей крупный *срединный зуб*.

Нижнюю (вентральную) часть боковых поверхностей задней половины кардиального отдела изнутри покрывают тонкие *кардиальные латеральные пластинки*, покрытые многочисленными волосками. Между ними и дорсальными пластинками с каждой стороны лежат несколько промежуточных боковых пластинок (обозначены на рис. 93), в том числе и мощные *латеральные зубы*. Утолщенные и зазубренные рабочие поверхности последних обращены в сторону срединного зуба и расположены как раз на одном с ним уровне. Вместе эти три массивных склерита и составляют главный дробящий аппарат «желудочной мельницы».

Хитиновое вооружение пилорического отдела предназначено, прежде всего, для фильтрации и сортировки пищевых подуктов, поступающих из кардиального отдела. Гидролизат и самая тонкозернистая суспензия, пройдя через специальные фильтры, поступают в просвет средней кишки, а оттуда в печень или дорсальный слепой вырост (цекум, см. выше) для окончательного переваривания и последующего всасывания. Что же касается более крупных частиц, то они, фактически минуя просвет средней кишки, по специальному клапану — *воронке* транспортируются непосредственно из пилорического отдела в заднюю кишку.

Завершив изучение пищеварительной системы, следует вернуться к телу вскрытого рака. Прежде всего, используя пинцет и препаровальную иглу нужно удалить все многочисленные мышцы, которые еще оставались в вентральной части гемоцеля переона и плеона. Прodelать это нужно достаточно аккуратно, чтобы не повредить органы выделения

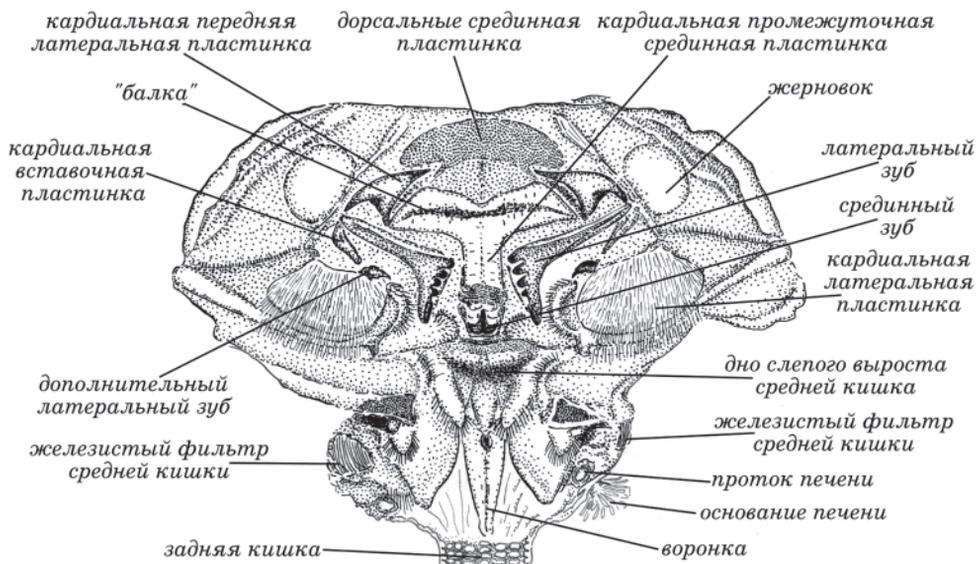


Рис. 93. Вскрытый желудок речного рака, вид с вентральной стороны.

На рисунке изображены и отмечены многие элементы кутикулярного вооружения желудка, которые в тексте не упоминаются. Более детальное описание работы желудочной мельницы и сложной системы фильтров приведено ниже — с. 000.

и ЦНС. В первую очередь сказанное относится к брюшке, где мышцы непосредственно накрывают брюшную нервную цепочку. Ни в коем случае не следует пытаться вынуть брюшные мышцы одним движением — абдоминальный отдел брюшной нервной цепочки при этом наверняка будет поврежден. Вылушивать мышечную массу нужно постепенно, небольшими фрагментами, придерживая освобождающиеся участки нервного ствола препаровальной иглой.

Когда все мышечные пучки будут удалены становится хорошо видно, что практически на всем протяжении переона брюшная нервная цепочка скрыта внутри специального канала: видны только ее передний отдел, включающий крупный подглоточный ганглий, и упоминавшийся выше абдоминальный отдел. Стенки и свод этого канала, называемого *стернальным*, образованы выступающими внутрь тела специальными выростами стернитов — *эндостернитами*. Чтобы получить доступ к торакальному отделу брюшной нервной цепочки, их необходимо удалить. Сделать это можно либо с помощью глазных ножниц, либо обычным пинцетом. В первом случае (см. рис. 88) ножницами срезают верхние, обращенные навстречу друг другу части эндостернитов. Для этого делают два параллельных разреза вдоль всего канала, при этом погружать нижнюю ветвь ножниц глубоко в канал не следует, чтобы не повредить нервный тяж. Срезанные участки эндостернитов выбирают глазным пинцетом и в случае необходимости канал промывают слабым током воды.

Во втором случае обычным хирургическим пинцетом последовательно выламывают концы эндостернитов, перекрывающие стернальный канал сверху. После выполнения этих операций продолжают знакомство с выделительной системой и брюшной нервной цепочкой (ЦНС) речного рака.

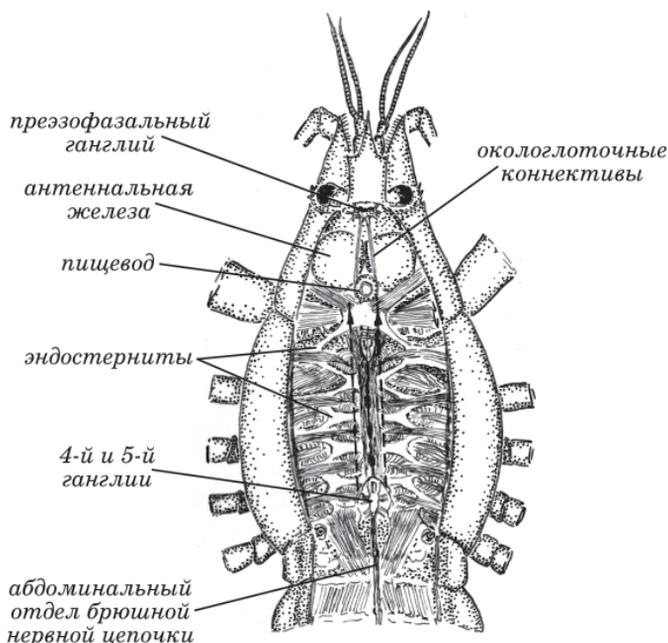


Рис. 94. Схема вскрытия стернального канала для получения доступа к торакальному отделу брюшной нервной цепочки. Антеннальные (зеленые) железы и надглоточный ганглий (in situ).

Пунктирными линиями показано направление разрезов для удаления свободных концов эндостернитов.

Выделительная система речного рака, как и всех остальных Decapoda, представлена крайне модифицированными целомодуктами — *антеннальными железами* (рис. 94–96). Они становятся хорошо заметными после удаления желудка, так как залегают в переднем конце тела, на самом «дне» гемоцеля. На первый взгляд, антеннальные железы имеют вид простых округлых бляшек. У раков, предварительно зафиксированных перед вскрытием, антеннальные железы сильно уплощены и имеют дисковидную форму. Однако, на самом деле, сверху (с дорсальной стороны) виден только сплюснутый *мочевой пузырек*.

Если позволяет время, со строением антеннальных желез можно познакомиться более детально. Для этого необходимо очень аккуратно отвести одну из желез препаровальной иглой в сторону и кончиками ветвей глазных ножниц осторожно перерезать короткий канал, которым пузырек открывается наружу нефропором на коксоподите А II (см. с. 000 и рис. 86, В; 87, Б). После этого антеннальную железу вынимают из тела рака и переворачивают (рис. 95, Б). При этом становится видно, что все основные органы выделительной системы находятся под мочевым пузырьком, на его нижней (вентральной) поверхности и имеют вид довольно плотной и компактной лопасти, которая соединена с мочевым пузырьком очень коротким и относительно узким перешейком. Далее железу следует приколоть ко дну ванночки таким образом, чтобы упомянутая лопасть оказалась сверху и очень

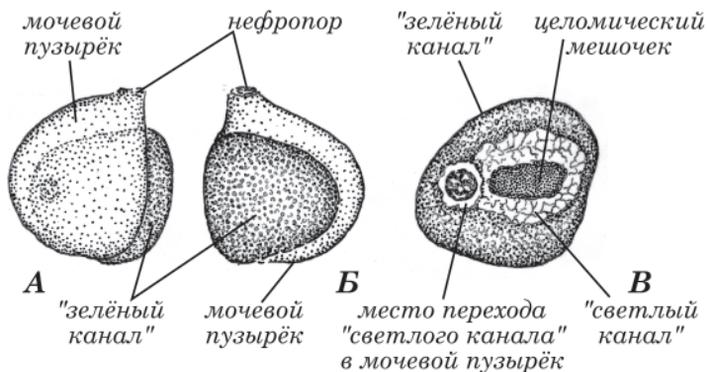


Рис. 95. Антеннальная железа речного рака.

*A* — вид с дорсальной стороны; *Б* — вид с вентральной стороны; *В* — целомический мешочек и железистый отдел целомадукта, мочевой пузырь удален, вид с дорсальной стороны.

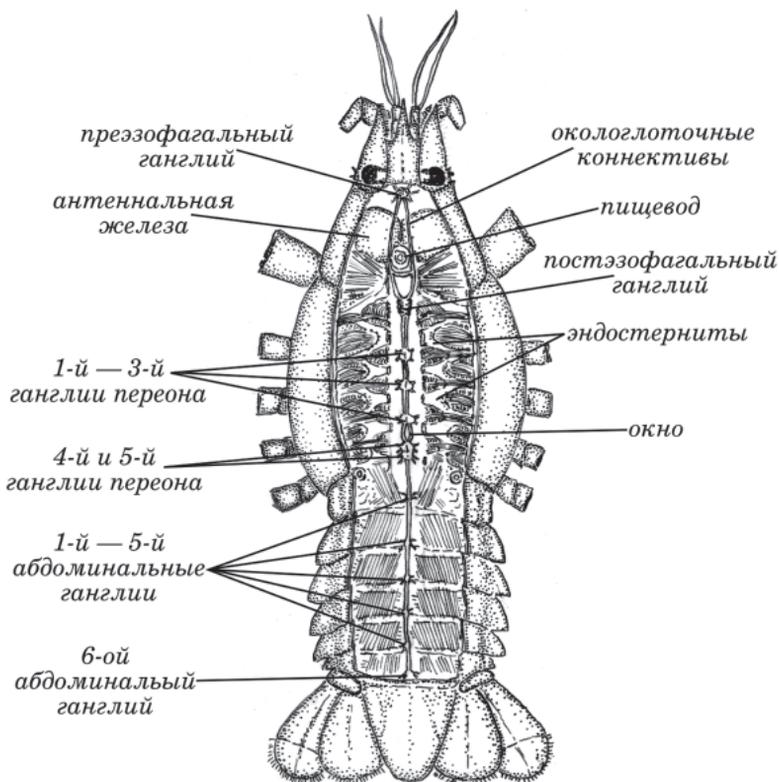


Рис. 96. Брюшная нервная цепочка (in situ).

аккуратно отделить последнюю, перерезав узкий перешеек, соединяющий ее с мочевым пузырьком. Отделенный фрагмент следует внимательно изучить, используя для этого бинокуляр.

Антеннальные железы Malacostraca, как, впрочем, и максиллярные железы других ракообразных (см. с. 000, 000), всегда состоят из определенного набора элементов (рис. 95). Начинается антеннальная железа небольшим относительно тонкостенным целомическим мешочком, который по своему происхождению представляет собой дериват целома соответствующего сегмента. Канал, отходящий от целомического мешочка, — это модифицированный целомодукт, в свою очередь подразделенный на несколько морфологически и функционально различающихся участков.

На отделенном фрагменте самый проксимальный отдел целомодукта — уплощенный *целомический мешочек* располагается, на стороне, обращенной к мочевому пузырьку. Он имеет вид тонкой пленчатой структуры, прикрывающей часть поверхности этого фрагмента. (рис. 95, B). Нефростом, или отверстие, которым целомодукт открывается в целомический мешочек, снаружи не виден. Рассмотреть все особенности строения разных участков целомодукта на отпрепарированном объекте невозможно (для этого необходимо параллельно изучать хорошие гистологические срезы через антеннальную железу), однако отдельные элементы тем не менее различимы. Самый проксимальный очень тонкий и короткий участок целомодукта рассмотреть, как правило, не удастся, так как он расположен непосредственно под целомическим мешочком. Более того, он практически сразу же дает начало следующему отделу, получившему название «*зеленого*» *канала*. Отсюда и название самих органов выделения Decapoda, которые часто обозначаются как «зеленые железы». Строго говоря, основная масса отделенного от мочевого пузырька фрагмента антеннальной железы и приходится на «зеленый» канал. Этот сильно расширенный, но при том уплощенный в виде лепешки участок целомодукта приобретает губчатое строение. Единый общий просвет распадается на огромное количество плотно упакованных тоненьких, многократно ветвящихся и анастомозирующих друг с другом протоков. «Зеленый» канал занимает самое нижнее, вентральное положение в составе антеннальной железы.

Дистальный отдел протока, получивший название «*светлого*» *канала*, действительно приобретает вид довольно широкой трубки, образующей несколько крупных петель. Последние выходят на верхнюю, дорсальную поверхность «зеленого» канала и располагаются между ним и целомическим мешочком. Периферические беловатые участки «светлого» канала выступают из-под мешочка и хорошо заметны на фоне темного «зеленого» канала. При этом, используя бинокуляр, можно увидеть, что стенки и этого отдела целомодукта образуют многочисленные складки и выросты. Это придает ему сложную, почти ячеистую структуру. Самый дистальный отдел целомодукта, в который и открывается «светлый» канал преобразуется в упоминавшийся ранее мочевой пузырек. Место перехода «светлого» канала в мочевой пузырек отчетливо заметно при рассмотрении мочевого пузырька с вентральной стороны.

Центральная нервная система представлена типичной брюшной нервной цепочкой, которая демонстрирует лишь начальные этапы продольной концентрации (см. рис. 9б). Крупный надглоточный, точнее *преэзофагальный ганглий* смещен далеко вперед и располагается в протоцефалоне, на его «передней стенке», образованной стернитом сегмента А II. При использовании бионкуляра видно, что от него отходит несколько пар нервов, в том числе и направляющиеся назад относительно толстые *окологлоточные* (околопищеводные) *коннективы*. Последние с боков огибают *пищевод* и соединяются с крупным *постэзофагальным* (подглоточным) *ганглием*. Этот самый крупный ганглий в составе брюшной нервной цепочки речного рака имеет сложное строение. Он формируется в результате тесного слияния всех сегментарных ганглиев гнатоторакса — сегментов Md, Mx I, Mx II и трех сегментов ногочелюстей (Mxp I—Mxp III).

Далее следуют остающиеся свободными 5 *ганглиев* сегментов *переона*, иннервирующие 5 пар переопод (ходных ног). Именно этот участок нервной системы и проходит внутри упоминавшегося выше стернального канала. В расположении ганглиев переона наблюдается некоторая неравномерность. 4-й и 5-й сближены друг с другом, тогда как расстояние между 3-м и 4-м, наоборот, несколько увеличено. Кроме того, парные коннективы, соединяющие эти два узла заметно расходятся, так что между ними сохраняется сквозное отверстие. Это так называемое «*окно*», сквозь которое проходит кровеносный сосуд (нисходящая артерия), соединяющий сердце с системой артерий, расположенных в теле рака вентрально (см. сноску <sup>88</sup> на с. 000).

Выйдя из стернального канала, брюшная нервная цепочка проходит, как уже говорилось выше, под массой абдоминальных мышц, буквально по внутренней поверхности стернитов сегментов брюшка. По ее ходу выделяются 6 *абдоминальных сегментарных ганглиев*. Они не столь крупны, как ганглии сегментов переона. Несколько выделяется лишь один, самый последний. Он имеет сложный состав, так как возникает в результате слияния ганглия 6-го брюшного сегмента и ганглия тельсона.

*Astacus* sp. [Arthropoda (тип): Mandibulata (подтип): Tetraconata: («Crustacea»): Al-tocrustacea: Vericrustacea: Malacostraca (класс): Decapoda (отр.): Astacura (триба): Astacidae (сем.)].

Название «речной рак» в настоящее время в русском языке используется достаточно широко для обозначения нескольких разных видов крупных Decapoda, встречающихся в пресных водоемах Европы и России. При этом необходимо учитывать, что систематика этой группы очень сложна и далеко не все предлагаемые варианты системы однозначно принимаются большинством исследователей. Этим, в первую очередь, объясняется очень богатая и разнообразная синонимия разных видов «речных раков».

На территории Европы, включая европейскую часть России, исходно были широко распространены два вида. Прежде всего, это *Astacus astacus*, часто выступавший под разными видовыми, а иногда и родовыми названиями (*Astacus fluviatilis*. *Potamobius astacus*, *Cancer astacus* и др.). Очень широк набор и тривиальных названий этого вида — широкопалый рак, благородный рак, европейский рак, красноногий рак, собственно «речной рак»

и т. д.). По мнению некоторых исследователей, в разных регионах эта форма представлена тремя разными подвидами (*Astacus astacus astacus*, *A. astacus balcanicus* и *A. astacus colchicus*). Второй вид, ныне распространенный не менее широко — это *Pontastacus leptodactylus* (= *Astacus leptodactylus*), или длиннопалый рак (а также узкопалый рак, галицийский рак, турецкий рак, прудовый рак и др.). Вопрос о таксономическом статусе этой формы был, да и по сей день остается предметом дискуссии. Некоторые исследователи считают, что под этим названием скрывается целый комплекс близких видов. При этом одни авторы выделяет форму «*leptodactylus*» вместе с некоторыми другими видами в особый подрод *Pontastacus* в пределах рода *Astacus*. Другие же придают этому таксону ранг самостоятельного рода. Некоторые специалисты идут еще дальше — они попытались разделить род *Pontastacus* на два самостоятельных рода (*Pontastacus* и *Caspiastacus*), но этот шаг не нашел поддержки у большинства систематиков.

Третий вид, *Pontastacus pachypus*, или толстопалый рак в своем распространении ограничен южными районами Европейской части России — низовьями Дона, бассейнами рек Каспия.

Из трех перечисленных выше видов наибольшую ценность представляет первый — *A. astacus*, или широкопалый рак. Некогда этот вид был распространен почти по всей Европе, но сейчас в большинстве Европейских стран он практически исчез. Наиболее значительные популяции широкопалого рака сохранились в странах северной Европы и на территории европейской части России, хотя и здесь общая численность этого вида сильно снизилась по сравнению с серединой прошлого века.

*A. astacus* — это довольно крупные раки. Самки могут достигать в длину 11–12 см, тогда как самцы заметно крупнее — длина их тела часто составляет 15–16 см. Окраска живых раков сильно варьирует и часто завист от конкретного места обитания. В одних популяциях превалируют темноокрашенные особи — коричневые или почти черные, в других же — зеленые и даже синие и голубые.

Широкопалый рак очень требователен к условиям среды, и в первую очередь, к качеству воды. Устойчивые популяции могут существовать только в водоемах с очень чистой водой и высоким содержанием кислорода. Главным образом, это проточные водоемы — речки и глубокие ручьи (отсюда и одно из тривиальных названия этого вида — речной рак), не подвергающиеся постоянно антропогенному загрязнению. Тем не менее, довольно часто популяции этого вида встречаются и в крупных озерах с чистой водой. Вода может быть достаточно «мягкой» и содержать очень незначительное количество  $\text{Ca}^{++}$ . Оптимальная температура воды, при которой раки проявляют активность и хорошо растут, составляет 16–24 °С. Однако они могут выдерживать и прогрев до 28 °С.

Раки отчетливо предпочитают водоемы с совершенно определенным донным «ландшафтом». Глубина прибрежных участков не должна превышать 3–5 м. Обязательно наличие большого количества разнообразных естественных укрытий — скоплений камней, богатой растительности, затонувших сучьев и веток. При этом донный грунт должен быть преимущественно мягким, ибо раки охотно роют норы длиной до 1 м более. Кроме этого в водоеме должны быть ямы и впадины, глубина которых может колебаться от 15–20 до 40 с лишним метров. Желательно, чтобы донный грунт на этих участках был чистым и плотным. Участки первого типа используются раками летом в период высокой поведенческой активности, а на участках второго типа широкопалый рак зимует, находясь при этом в состоянии практически полного покоя.

Широкопалый рак всеяден. Спектр пищевых ресурсов, используемых этим видом, очень широк. Это и разнообразная растительная пища, и различные мелкие беспозвоночные и позвоночные животные (моллюски, кольчатые черви, насекомые, головастики, икра

и т. п.). Также ракам свойственны некрофагия (поедание трупов, в том числе и позвоночных животных — в первую очередь, рыб, амфибий и т. п.), и каннибализм.

Пищеварительная система Decapoda, в том числе и астакусов характеризуется рядом специфических особенностей, в том числе и необычным соотношением разных ее отделов. Это наглядно проявляется в строении эктодермальной передней кишки и энтодермальной средней кишки. Собственно основная часть материала передней кишки идет на построение очень сложного и полифункционального органа — желудка. Пищевод, который начинается непосредственно от ротового отверстия, представляет собой очень короткую простую трубку. Он открывается в объемистый сложно дифференцированный желудок, который, как уже было сказано ранее, выполняет 4 функции, непосредственно связанные с обработкой проглоченной раком пищи. Прежде всего, это механическое измельчение пищи, ибо мандибулы предназначены, главным образом, не столько для дробления добычи, сколько для откусывания от нее довольно крупных кусочков. Одновременно с этим имеет место химическая обработка пищи — переваривание. Далее следует фильтрация и сортировка, ибо необходимо отделить мелкодисперсную фракцию пищевого материала от достаточно крупных частиц, которые могут вызвать повреждение печени. Последняя, четвертая функция — это обеспечение перемещения разделенных пищевых фракций по разным «маршрутам». Мелкодисперсная фракция, содержащая к тому же и продукты первичного переваривания пищи, должна поступить в среднюю кишку, а оттуда в печень и, частично, в слепой дорсальный вырост (цекум). Грубозернистая фракция транспортируется непосредственно в заднюю кишку. Необходимость слаженной и эффективной реализации этих функций и предопределило сложное строение «желудочной мельницы».

Пища, попавшая через пищевод в вентральную часть кардиального отдела желудка, благодаря сокращениям стенок этого органа проталкивается наверх, в сторону дорсальной поверхности, где и расположены основные «жевательные» элементы «желудочной мельницы» — основные и дополнительные зубы (см. рис. 93). Последние непосредственно связаны с кутикулярными склеритами (дорсальными и латеральными пластинками), к которым крепятся мощные пучки желудочных мышц (см. рис. 91, А; 92). Работа жевательного аппарата обеспечивает измельчение достаточно плотной пищи, которая одновременно подвергается и химической обработке. Из печени, через печеночные протоки и среднюю кишку в полость желудка поступает своего рода «желудочный сок» — смесь активных гидролизующих ферментов. Так что первые этапы переваривания пищи протекают еще в кардиальном отделе желудка.

Сложная по своему составу смесь измельченной пищи и первых продуктов ее гидролиза поступает в заднюю половину вентральной части кардиального отдела. Для того чтобы попасть в пилорический отдел эта пищевая смесь должна преодолеть барьер в виде глубоко вдающейся в просвет желудка со стороны вентральной поверхности складки, которая и маркирует границу между двумя отделами. На этом пути и расположен первый, или кардиальный фильтр — сложная система щетинок и тонких волосков, покрывающих кутикулярные пластинки стенки желудка. Все более или менее крупные частицы через этот фильтр не проходят и возвращаются обратно к жевательному аппарату. Основная же пищевая масса перекачивается в пилорический отдел желудка. Выход из него перекрыт двумя очень частыми фильтрами. Один — фильтр средней кишки — расположен дорсально. Он ограничивает выход в среднюю кишку практически у самого основания слепого выроста (цекума) последней. Второй — железистый фильтр средней кишки — ограничивает полость пилорического отдела с вентральной стороны. Непосредственно за ним в среднюю кишку открываются протоки печени. Боковые стенки

пилорического отдела содержат мощные внутренние мышцы желудка и образуют так называемый пилорический пресс. Участок полости пилорического отдела, ограниченный сверху и снизу фильтрами, а с боков стенками пилорического пресса называется фильтрационной камерой. Сзади к ней примыкает образованный специальными склеритами воронковидный клапан, или **в о р о н к а** (см. рис. 93). Створки воронки, как уже было сказано ранее, пересекают среднюю кишку и открываются непосредственно в заднюю кишку.

Пищевая кашка, прошедшая через кардиальный фильтр и уже не содержащая самых крупных частиц, поступает в фильтрационную камеру пилорического отдела. Когда камера оказывается заполненной, вступает в действие пилорический пресс. В результате роста давления внутри фильтрационной камеры жидкая фракция пищевой массы начинает через оба фильтра продавливаться в среднюю кишку. Фильтр средней кишки не очень плотный — он пропускает в дорсальную часть средней кишки не только жидкость но и некоторое количество мелких частиц. Эта суспензия далее поступает в слепой отросток (цекум), в котором, как предполагают, и происходит окончательное переваривание и всасывание этой части пищевой массы.

Основной же объем пищи направляется в вентральный участок средней кишки, в который, как уже говорилось выше, и открываются протоки печени. Железистый фильтр, через который должна пройти пищевая масса, заметно более частый. Образующие его кутикулярные щетинки пропускают частицы, размеры которых составляют около 1 мкм. Отфильтрованная тонкозернистая суспензия практически сразу же поступает в протоки печени и распределяется по многочисленным составляющим ее тонким трубочкам. Собственно печень, будучи производным средней кишки, и выполняет главные функции последней — именно здесь происходит окончательное переваривание и усвоение пищи. А малый диаметр печеночных трубочек и предопределяет необходимость тщательной фильтрации пищевой массы.

Что же касается более крупных частиц, оставшихся в фильтрационной камере после удаления жидкой фракции, то они через воронку, которая представляет собой способный открываться и закрываться специальный клапан, транспортируются непосредственно в самое начало задней кишки. Этот своеобразный «шунт» исключает возможность попадания крупных частиц в среднюю кишку, а оттуда в печень и, соответственно, травматизацию последней.

Активны раки преимущественно ночью. День они, как правило, проводят в укрытиях. Да и в ночное время, если корма достаточно, они далеко от норы не уходят. Лишь нехватка или отсутствие добычи может заставить рака активно двигаться и при этом покрывать расстояния до 200 м и более.

Очень часто раки сами становятся жертвами более крупных хищников. Это и крупные хищные рыбы (обыкновенный угорь, несколько реже крупные окуни), и болотные птицы (цапли, журавли), и связанные с водой млекопитающие (выдры, норки).

Широкопалый рак достигает половозрелости на четвертый год жизни. Самки к этому времени вырастают до 6–8,5 см, тогда как самцы несколько отстают — их максимальные размеры не превышают 7 см. На протяжении всей последующей жизни самцы способны продуцировать половые продукты ежегодно, тогда как у самок год генеративной активности обычно чередуется с несколькими годами «бесплодия». В такие периоды их гонады не активизируются и, соответственно, в них не формируются яйцеклетки. В отдельные годы в некоторых популяциях «бесплодные» самки могут составлять большинство.

Период половой активности у широкопалого рака приходится на осень. Уровень агрессивности самцов при этом резко возрастает. С другими самцами они устраивают настоящие драки. Обнаружив самку, самец нападает на нее, переворачивает

на спину и, удерживая за клешни, переносит сперматофоры. После этого он покидает самку.

Между осеменением самки и откладкой яиц проходит около двух недель. Яйца выводятся наружу через гонопоры, расположенные на коксоподитах переопод 3-й пары. При этом они более или менее равномерно распределяются вдоль вентральной поверхности плеона и прикрепляются к плеоподам. Самка вынашивает развивающиеся яйца на себе на протяжении всей зимы. Лишь весной из яиц вылупляются крошечные молодые особи — ювенили (до 2-х мм в длину), которые, тем не менее, обладают уже полным набором сегментов и расположенных на них конечностей. Сначала молодые рачки остаются на плеоне самки и лишь примерно через полторы недели переходят к самостоятельному существованию. Рачки быстро растут и при этом многократно линяют. К концу второго года жизни они достигают в длину 3–3,5 см при массе около 2 г. Со временем количество ежегодных линек сокращается. Раки, достигшие четырехлетнего возраста, линяют всего два раза в год. В последующем количество линек и сроки их наступления преимущественно определяются условиями существования раков — качеством и температурой воды, наличием достаточного количества пищи и т. п.

Сложный, находящийся под гормональным контролем процесс линьки включает на завершающем этапе кальцификацию вновь образованной еще мягкой кутикулы. Однако быстрое получение из внешней среды карбоната кальция в количестве, необходимом для полной склеротизации новой кутикулы, практически невозможно. Тем более что, как уже было сказано ранее, широкопалый рак часто обитает в водоемах с относительно низким содержанием  $\text{Ca}^{++}$  в воде. Раки решили ту проблему, запасая кальций и некоторые другие элементы на протяжении всего периода между линьками в особых структурах — жерновках и, частично, в стенке задней кишки. У только что перелинявших раков жерновки отсутствуют, а задняя кишка мягкая и эластичная. В предлиночный период жерновки достигают максимальных размеров, а задняя кишка жесткая и хрупкая. При вскрытии таких раков она легко ломается.

Считается, что живут широкопалые раки около 20 лет. Не исключено, что отдельные особи могут доживать и до 25-летнего возраста.

Второй распространенный в европейских водах вид — *Pontastacus leptodactylus*, или длиннопалый рак. От *A. astacus* он действительно заметно отличается формой клешней. Последние значительно длиннее и уже, чем у широкопалого рака. Они несут длинные и узкие подвижный и неподвижный пальцы. Для длиннопалого рака характерны и несколько более крупные размеры — самцы этого вида могут достигать 25–30 см в длину. Но различия между этими двумя формами не сводятся только к особенностям внешнего строения. Значительно более существенно то, что длиннопалый и широкопалый раки существенно различаются по своим физиологическим и биологическим свойствам. Прежде всего, длиннопалый рак выдерживает значительные колебания солености и поэтому может встречаться в эстуариях. Правда, это свойство демонстрируют лишь взрослые особи, тогда как яйца и самая «ранняя» молодь при повышении солености быстро погибают. Это обстоятельство сильно ограничивает возможность существования в эстуариях устойчивых популяций, но не исключает возможность активного расселения этого вида через солоноватоводные эстуарные зоны в новые пресноводные бассейны.

Выдерживает длиннопалый рак и заметно более низкое содержание  $\text{O}_2$  в воде, нежели *Astacus astacus*. Ему не страшны и значительные колебания температуры воды. Возможно, именно этим обстоятельством можно объяснить достаточно высокую поведенческую активность, которую раки этого вида демонстрируют ночью и даже зимой, что абсолютно не свойственно широкопалому раку. К этому еще можно добавить, что длиннопалый рак растет и набирает массу быстрее, чем широкопалый. В целом *Pontastacus leptodactylus*

значительно более устойчив по отношению к широкому спектру факторов внешней среды, нежели *Astacus astacus*. Этим объясняется несомненный конкурентный успех длиннопалого рака в процессе его расселения по водоемам Европы.

Считается, что исходно этот вид был приурочен к южным районам Восточной Европы и прилегающим регионам Азии, в первую очередь к понто-каспийскому бассейну. Именно отсюда *Pontastacus leptodactylus*, успешно преодолевая конкурентное сопротивление широкопалого рака, распространился практически по всей Европе. Пока его нет в Скандинавии и на Пиренейском полуострове.

Однако в целом ситуация с обоими европейскими видами пресноводных раков неблагоприятна. Дело в том, что примерно в середине XX века в Европу из Нового Света был завезен *Pacifastacus leniusculus* и несколько других видов. Вместе с ними на европейский континент проникла и рачья чума — смертельное для европейских раков грибковое заболевание, вызываемое *Aphanomyces astaci*. В то же время виды-интродуценты от рачьей чумы практически не страдали и оказались более неприхотливыми, чем аборигенные виды. Поголовье и длиннопалого, и, тем более, широкопалого раков в водоемах Европы неуклонно снижается на протяжении уже более полувека. Этому способствуют и постоянно нарастающий антропогенный пресс на природные водоемы, и регулярно регистрируемые в разных регионах «переловы» этого ценного промыслового объекта.

## **ОБЪЕКТ — сравнительный анализ морфологии десятиногих раков (брахиуризация) (рис. 97–99)**

*Методические указания.* Главная цель занятия — продемонстрировать студентам один из основных трендов морфологической эволюции Decapoda — феномен брахиуризации. Внешне брахиуризация проявляется в компактизации туловища десятиногих раков, у которых основной тагмой становится мощно развитый гнатоторакс, а брюшко подвергается сильной редукции. На занятии студентам выдают раздаточный материал — фиксированных креветок и крабов. Необходимо внимательно изучить внешнюю морфологию этих двух объектов и зарисовать их сбоку так, чтобы на рисунке можно было бы наглядно продемонстрировать изменение пропорций тела. При этом брюшко у краба можно осторожно отогнуть.

**Креветка** (*Pandalus borealis*, *Eualus gaimardi*, *Crangon crangon* и др.) (рис. 97). В теле креветки отчетливо выделяются два отдела — компактный, закрытый сверху и с боков общим *карапаксом* передний отдел «*гологогрудь*», включающую в действительности три тагмы (протоцефалон, гнатоторакс, переон — см. с. 000) и задний — расчлененное брюшко, или *плеон*.

У представителей таксона Crangonidae (*Crangon crangon*), большую часть времени проводящих на поверхности дна и при малейшей опасности почти мгновенно зарывающихся в песок, тело слегка сплющено в дорсо-вентральном направлении. У нектобентических форм, которые много плавают в толще воды (*Pandalus borealis*, *Eualus gaimardi*), тело, напротив, слегка сплющено в латеральном направлении.

«Головогрудь» относительно короткая. Ее длина (без учета *рострума*) почти в два раза уступает длине брюшка. Длина рострума у разных видов варьирует — у одних форм он короткий и не выдается за уровень переднего края глаз (*Crangon crangon*), у других же, наоборот, он очень длинный и сильно выдается

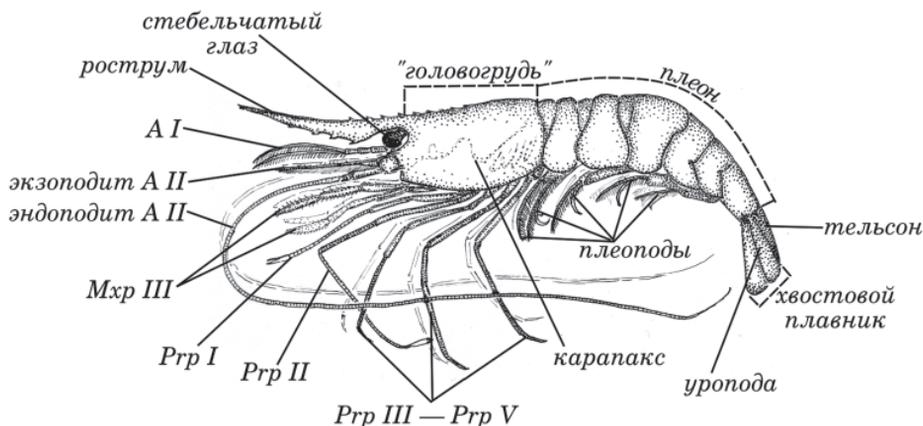


Рис. 97. Креветка *Eualus gaimardi*.

Вид сбоку.

вперед в виде немного изогнутого клинка (см. рис. 97). Обычно роstrум сильно сплюснен в латеральном направлении. По его дорсальному и вентральному краям в том или ином количестве располагаются острые зубцы.

По бокам от основания роstrума располагаются крупные *стебельчатые глаза*. Набор головных и грудных конечностей — общий для всех Decapoda, однако детали их строения могут существенно отличаться не только от того, что было описано ранее для речного рака, но и у разных видов креветок. При рассматривании креветки сбоку хорошо видны обе пары антенн. Двухветвистые *A I* относительно короткие. Приблизительно соответствует им по длине *экзоподит A II*, а вот *эндоподит A II*, наоборот, может быть очень длинным и заметно превосходить общую длину тела рачка (*Eualus gaimardi*).

Собственно ротовые конечности (*Md*, *Mx I*, *Mx II*) и первые две пары ногочелюстей (*Mxp I*, *Mxp II*) сбоку практически не видны, тогда как ногочелюсти 3-ей пары (*Mxp III*) довольно длинные и хорошо заметны. Концевые членики их эндоподитов (дактилоподиты) часто сильно опушены.

Дифференциация переопод заметно отличается от того, что имеет место у речного рака. Переоподы I (*Prp I*) короче остальных конечностей переона, хотя и могут быть довольно массивными (*Crangon crangon*). Они оканчиваются либо настоящей клешней (*Eualus gaimardi*), либо так называемой ложной клешней, или подклешней (subhela) (*Pandalus borealis*). Переоподы II (*Prp II*) — тонкие и длинные. Они являются хелипедами, так как несут миниатюрную настоящую клешню. У некоторых креветок (*Pandalus borealis*, *Eualus gaimardi*) карпоподит переопод II дополнительно разделяется на ряд вторичных члеников. Остальные 3 пары переопод (*Prp III — Prp V*) функционируют как настоящие ходные ноги. Это типичные стеноподии, образованные длинными и узкими члениками. Оканчиваются они небольшими когтевидными дактилоподитами.

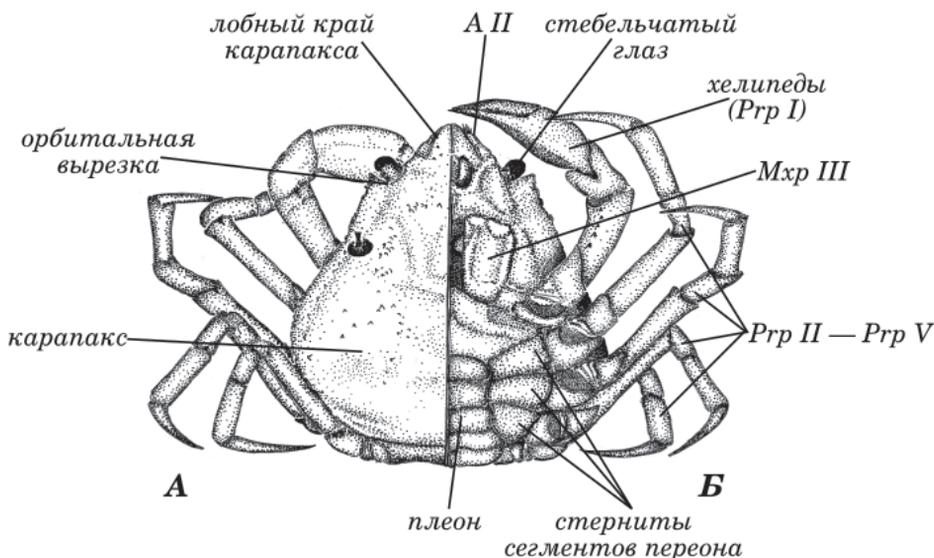


Рис. 98. Краб *Hyas araneus*.

*А* — вид с дорсальной стороны; *Б* — вид с вентральной стороны.

Самый длинный отдел тела креветок — плеон (брюшко). Он, как и у других Decapoda состоит из 6 подвижно сочлененных между собой сегментов и треугольного или лопастевидного *тельсона*. У обитающих на поверхности дна крабонид брюшко практически прямое, не изогнутое. У ведущих нектобентический образ жизни *Pandalus borealis* и *Eualus gaimardi* плеон образует характерный изгиб в области 3–4-го сегментов. Первые 5 пар *плеопод* хорошо развиты, заметно уплощены и активно используются креветками как плавательные ножки. Последняя пара брюшных конечностей трансформирована в *уроподы*, образующие характерный *хвостовой плавник*.

*Hyas araneus* — краб-паук (рис. 98, *А, Б*). Крабы средних размеров. При рассмотрении сверху или сбоку плеон вообще неразличим. Для того чтобы его увидеть, краба необходимо перевернуть вентральной поверхностью вверх.

Массивная, полностью прикрытая *карапаксом* «гологорудь» в плане имеет почти треугольную форму. Ее задняя часть расширена и тупо срезана, а к переднему концу она более или менее плавно сужается. В дорсо-вентральном направлении тело краба сильно сплющено. Настоящий рострум у краба-паука отсутствует. Его заменяют два тесно сближенных треугольных выроста, которые вместе образуют выступающий вперед *лобный край карапакса*. По бокам, у основания этих выростов в хорошо выраженных *орбитальных вырезках* располагаются *стебельчатые глаза*. Обе пары антенн сильно укорочены. В лучшем случае из-под лобного края выступают самые кончики *А II*. Все конечности ротового комплекса (все челюсти и ногочелюсти) при

рассматривании краба сверху или сбоку не видны. Да и с вентральной стороны удастся рассмотреть только укороченные и плоские *Мхр III*, которые снизу и сзади полностью прикрывают остальные ногочелюсти и собственно челюсти. У *Hyas araneus* первая пара переопод представлена не очень крупными *хелипедами* (*Prp I*). Они заметно короче остальных четырех пар ходных ног (*Prp II—Prp V*), оканчивающихся простыми, когтевидными дактилоподитами.

Маленькое и очень короткое брюшко — *плеон* сильно уплощено. В естественном состоянии оно полностью подогнуто под «головогрудь» и плотно прижато к *стернитам сегментов переона*. Хвостовой веер, образованный уплощенными уроподами и тельсоном, у настоящих крабов полностью исчезает. В строении брюшка у *Hyas araneus* отчетливо проявляется половой диморфизм. У самок плеон более широкий. Все его сегменты (кроме 6-го) сохраняют очень тонкие конечности, которые используются лишь для вынашивания яиц, а не для плавания, как это имеет место у большинства остальных Decapoda. У самцов брюшко редуцировано в еще большей степени. Оно насчитывает неполное число сегментов, а из всех конечностей на плеоне сохраняются только две первые пары. Рассмотреть брюшные конечности можно, только отогнув плеон.

*Crangon crangon* — Crangonidae (сем.), *Pandalus borealis* — Pandalidae (сем.), *Eualus gaimardi* — Hippolitidae (сем.) [Arthropoda (тип): Mandibulata (подтип): Tetraconata: («Crustacea»): Altocrustacea: Vericrustacea: Malacostraca (класс): Decapoda (отр.): Caridea (триба)] *Hyas araneus* [Arthropoda (тип): Mandibulata (подтип): Tetraconata: («Crustacea»): Altocrustacea: Vericrustacea: Malacostraca (класс): Decapoda (отр): Brachyura (триба): сем. Majidae]. Название «креветки» в современной зоологической литературе приобрело собирательный характер. Оно практически полностью соответствует устаревшему названию Natantia (см. с. 000) — «плавающие», которое очень точно отражало основную биологическую особенность подавляющего большинства представителей этой группы десятиногих раков. Действительно, «креветки», как правило, являются нектобентическими животными, которые одинаково легко передвигаются по поверхности дна и плавают в толще воды. Чисто пелагические формы среди них встречаются не часто, точно также, как и постоянные обитатели поверхности дна. Обычно же значительную часть времени «креветки» проводят на поверхности донного грунта в поисках пищи (детрит, мелкие животные), хотя часто и переплывают с места на место. Подобное поведение требует использования разных способов локомоции. По поверхности грунта креветки «ходят», обычно используя для этого три задние пары переопод. Брюшко при этом максимально расправлено и лежит на поверхности субстрата. Но тело «креветок» идеально приспособлено и для плавания. Как правило, для них характерны обтекаемая форма немного сжатого с боков тела и гладкая тонкая, слабо обизвествленная кутикула. В качестве рулей они, как считается, используют очень крупные уплощенные скафоцериты (A II) и, вероятно, большой плоский рострум. К этому же ряду адаптаций, по-видимому, следует отнести и свойственное многим «креветкам» слабое развитие клешней.

При спокойном плавании, которое осуществляется передним концом вперед, брюшко максимально расправлено. Главным мотором становятся активно работающие уплощенные и опущенные плеоподы. Остальные конечности при этом более или менее плотно прижаты к телу и не оказывают значительного сопротивления воде.

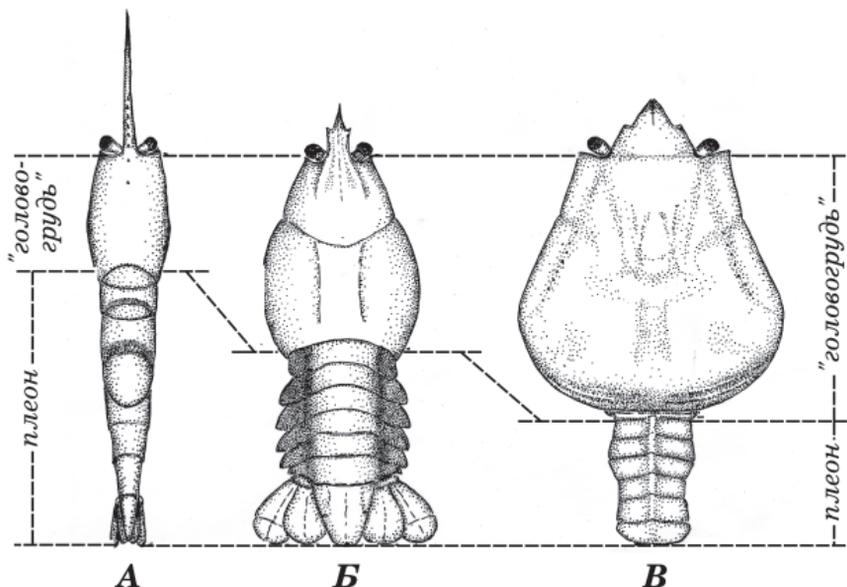


Рис. 99. Брахиуризация Decapoda (схема).

А — «креветка»; Б — речной рак; В — краб.

В случае опасности меняются и направление движения, и сам характер локомоции. Рачки резкими толчками перемещаются задним концом тела вперед. Основным органом движения в этом случае становится все длинное мускулистое брюшко. На границе 3-го и 4-го сегментов оно резко перегибается пополам. Хвостовой плавник, образованный плоскими уropодами и тельсоном, в момент рабочего удара максимально расправлен. По сути дела, это гидрореактивный способ движения, основанный на использовании реакции отбрасываемой назад массы воды. Скорость движения в этом случае оказывается большей, чем при спокойном плавании, но само движение становится прерывистым — осуществляется оно быстрыми и резкими толчками. Таким образом, при плавании у креветок тем или иным способом активно задействовано брюшко и сконцентрированные в нем мышцы, одни из которых обеспечивают ритмичную и энергичную работу плеопод, а другие сгибание и разгибание самого брюшка. В любом случае, это обусловило сохранение «креветками» присущего только этой группе Decapoda соотношения между компактной и фактически слитной «головагрудью» и длинным гибким плеоном (см. рис. 99, А).

Переход к преимущественному обитанию на поверхности грунта или даже в его толще (жизнь в норах) приводит к утрате ряда признаков, присущих плавающим формам. Так, у *Sclerocrangon sclerocrangon*, которые большую часть времени в ожидании добычи проводят, зарывшись песок, относительно толстая кутикула грубо скульптурирована и пестро окрашена. Хотя относительные размеры

«головогруды» и плеона практически не изменяются, все тельце рачка, несколько сплющенное в дорсо-вентральном направлении, становится более широким и массивным. У обитающих в норках слепых «креветок» из таксона *Alpheidae* (сем.) («креветки-шелкуны») вдобавок сильно редуцирован рострум и сильно развиты клешни первой пары переопод, особенно одна из них, с помощью которой рачки издают громкие щелчки. И хотя у этих «креветок» головогрудь еще несколько короче плеона, соотношение размеров этих отделов начинает меняться в сторону «головогруды».

У *Reptantia*, т. е. «ползающих» десятиногих эта тенденция выражена уже совершенно отчетливо. Представители *Astacura* (триба), к которой наряду с другими формами относятся омары — род *Homarus* [*Homaridae* (сем.)] и речные раки — род *Astacus* [*Astacidae* (сем.)], сохраняют еще относительно архаичное строение. У них хорошо развит и активно функционирует массивный плеон. Правда, длина последнего уже не превосходит длину «головогруды» — они примерно сравнялись в размерах (см. рис. 99, Б). Особенности поведения этих массивных раков были уже рассмотрены выше на примере речного рака (с. 000). Здесь лишь напомним, что плавание с помощью резких изгибаний брюшка используется ими фактически только в случае крайней опасности. В основном же они «ходят» по поверхности дна, используя для этого переоподы.

В своем подавляющем большинстве настоящие крабы (*Brachyura*) полностью утратили способность плавать во взрослом состоянии<sup>90</sup>.

Единственный доступный им способ локомоции — это ходьба по субстрату с помощью переопод, что требует совершенно иных морфологических адаптаций. Брюшко при движении никак не используется, а вытянутое в длину и сжатое с боков тело становится помехой. На основе характерной «декаподной» организации возникает принципиально иная конструкция. Основным отделом тела становится массивная, заметно уплощенная «головогрудь». Ее длина иногда заметно меньше чем ширина, но все равно значительно превосходит длину сильно редуцированного брюшка (рис. 99, В). Последнее всегда подогнуто на вентральную сторону и целиком располагается между основаниями переопод. При движении тело краба приподнято над субстратом и устойчиво покоится на широко расставленных ногах. Элементы «пресмыкания», т. е. волочения тела по грунту полностью исчезают. Такой способ локомоции оказался особенно выгодным на суше. По-видимому, это одна из главных причин, позволивших настоящим крабам наиболее успешно по сравнению с другими *Malacostraca* освоить наземные места обитания.

Феномен «брахиуризации» можно наблюдать и в другой группе *Decapoda*, а именно *Anomura*, в состав которой входят многочисленные и разнообразные раки-отшельники. К этому же таксону относятся и важные в промысловом отношении представители таксона *Lithodidae* (сем.), в том числе и хорошо известный так называемый «камчатский краб» *Paralithodes camtschaticus*. Внешне они действительно очень напоминают настоящих крабов (*Brachyura*) — короткая и широкая «головогрудь», редуцированный, подогнутый на вентральную сторону плеон и длинные мощные переоподы. В действительности, это великолепный пример

конвергентного сходства. Прежде всего, камчатский краб, как и остальные родственные ему формы обладает четырьмя парами переопод, а не пятью как это свойственно настоящим крабам. Частичная редукция переопод 5-й, а иногда и 4-й пар отчетливо выражена у раков-отшельников, у которых эти конечности преобразуются в особые придатки, используемые для очистки раковины.

Изменяется и брюшко этих ракообразных. Оно сильно уменьшается в размерах, становится плоским и, как у настоящих крабов, целиком подгибается на вентральную поверхность «головогруды». У самок *Paralithodes camtchaticus* оно отчетливо асимметрично и загнуто в виде неполного витка спирали. У самцов же оно становится симметричным. У самок частично сохраняются сильно редуцированные одноветвистые плеоподы (1 на правой стороне и 5 на левой). Самцы же полностью утратили плеоподы. Не сохранились у особей обоих полов и уроподы.

Подобных крабообразных Апотига обычно называют крабоидами. Крабويدы, как правило, ведут активный образ жизни. Они постоянно перемещаются со средней скоростью 1,5–1,8 км/час. «Камчатские крабы» в открытом море совершает регулярные продолжительные миграции. С использованием специальных меток было показано, что за год они могут удалиться от исходной точки почти на 300 морских миль, что составляет примерно 540 км. В действительности крабويدы проходят значительно больше, так как передвигаются они зигзагами, постоянно меняя направление. По-видимому, и в этом случае максимальная брахиуризация может рассматриваться как следствие активной «ходьбы» по поверхности грунта.

### **ОБЪЕКТ — личинка Decapoda — зоэа (рис. 100–102)**

*Методические указания.* Развитие подавляющего большинства Decapoda протекает по сокращенному варианту, когда из яйца вылупляется не науплиус, а более поздняя стадия развития. Обычно выделяют несколько разных типов подобного рода личинок, однако, по-видимому, наиболее часто встречающийся вариант — это личинка типа зоэа. Развитие с участием зоэа характерно для представителей самых разных таксонов. Это и креветки из группы Caridea, и омары, и многие крабы.

Массовый материал удобнее всего получать из «креветок» (триба Caridea). Для этого отлавливают зрелых самок, вынашивающих яйца на плеоподах. Почти всегда можно обнаружить особей, у которых развитие молодежи практически зачвершилось, и на плеоподах в большом количестве присутствуют вылупляющиеся или только что вылупившиеся зоэа. Таких креветок следует зафиксировать в жидкости Буэна. Перед занятием необходимое количество личинок стряхивают с плеопод и переводят в воду. На занятии личинок выдают студентам в маленьких чашках Петри с небольшим количеством жидкости. Для изучения личинок необходимо использовать бинокляры и тонкие препаровальные иглы. Последние могут быть заменены энтомологическими булавками.

Тело только что вылупившейся личинки отчетливо разделено на два основных отдела — «головогрудь» (протоцефалон, гнатоторакс и недоразвитый перерон) и четко обособленный плеон. Передний отдел сверху и с боков полностью прикрыт хорошо развитым *каранаксом*. Настоящий цервикальный шов у личинки не выражен, но сглаженная поперечная борозда, отделяющая головную

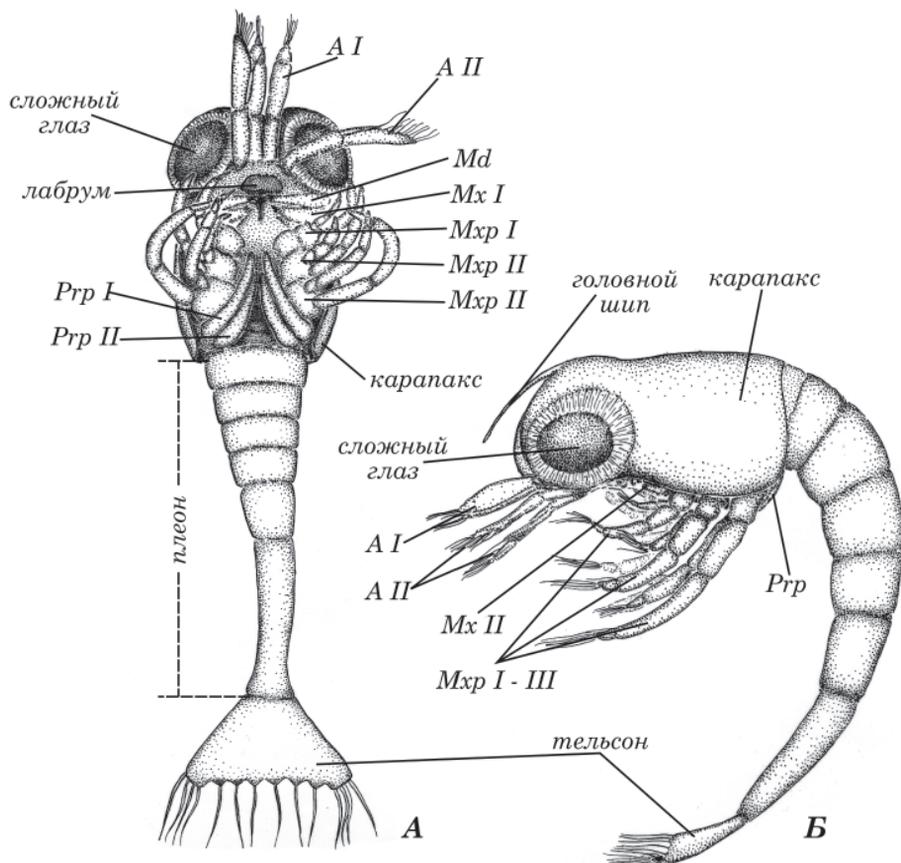


Рис. 100. Зоэа «креветки» (Caridea).

*A* — вид с вентральной поверхности; *B* — вид сбоку.

часть щита от собственно карапакса, хорошо заметна при рассматривании объекта сбоку (см. рис. 100, *B*). Спереди головной отдел несет тонкий, направленный вперед и вниз *головой шип*. По бокам головного отдела располагаются два очень крупных (относительно размеров тела самой личинки) *сложных* фасетированных *глаза*. Правда, они еще не стебельчатые, как у взрослых особей, а сидячие и лишь немного выдаются над поверхностью тела. Субтерминально, с вентральной стороны между глазами прикрепляются две пары антенн. *A I* сближены и занимают медианное положение, *A II* заметно раздвинуты, а их основания смещены к вентральному краю глаз. *A I* одноветвисты (рис. 101, *A*). Два последних членика несут несколько щетинок, среди которых имеются и крупные перистые.

*A II* крупнее *A I* и включают основные элементы двуветвистой конечности (рис. 101, *B*). На дистальном конце двучленикового *протоподита* распо-

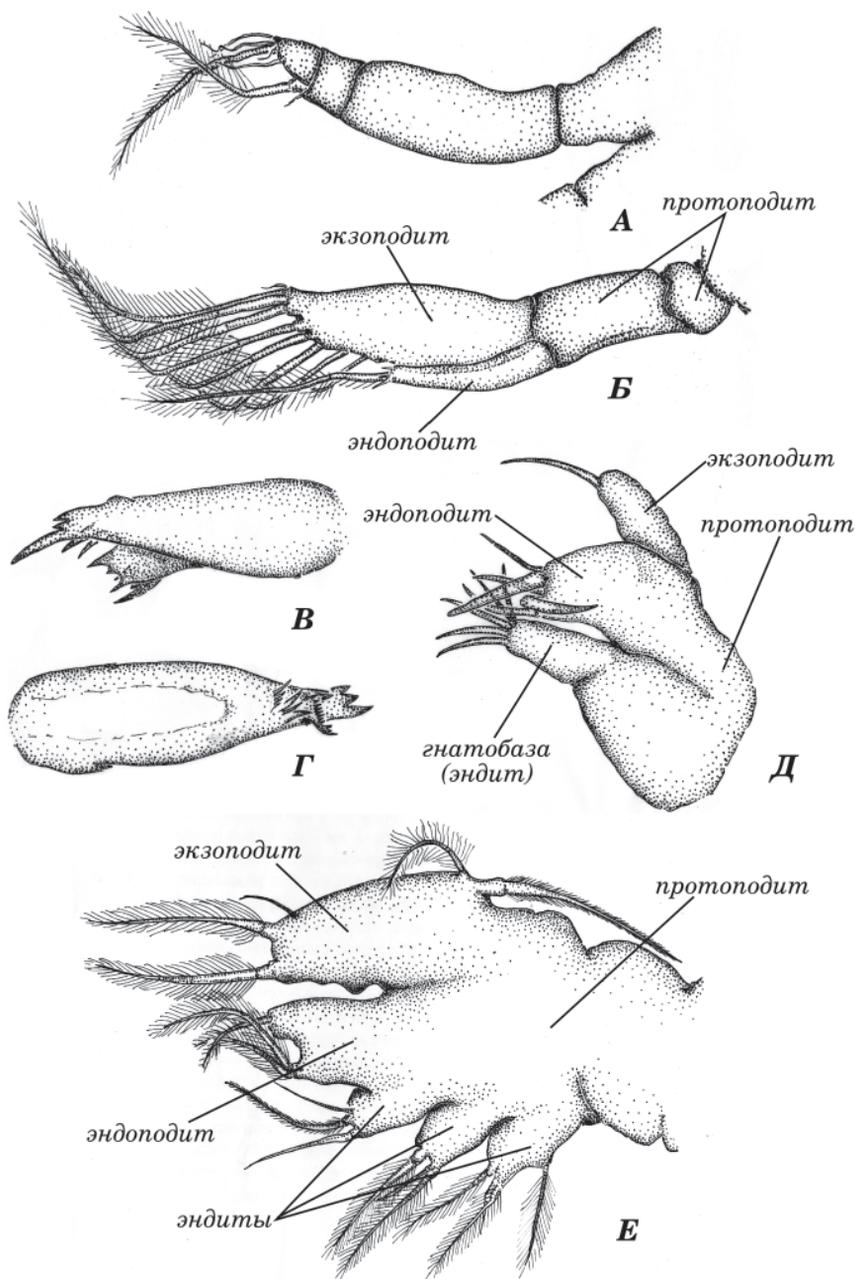


Рис. 101. Антенны и ротовые конечности зоэа.

*A* — антенна I; *B* — антенна II; *B* — правая мандибула, вид с вентральной поверхности; *Г* — левая мандибула, вид с дорсальной поверхности (видно отверстие, через которое проходят мандибулярные мышцы); *Д* — максилла I; *E* — максилла II.

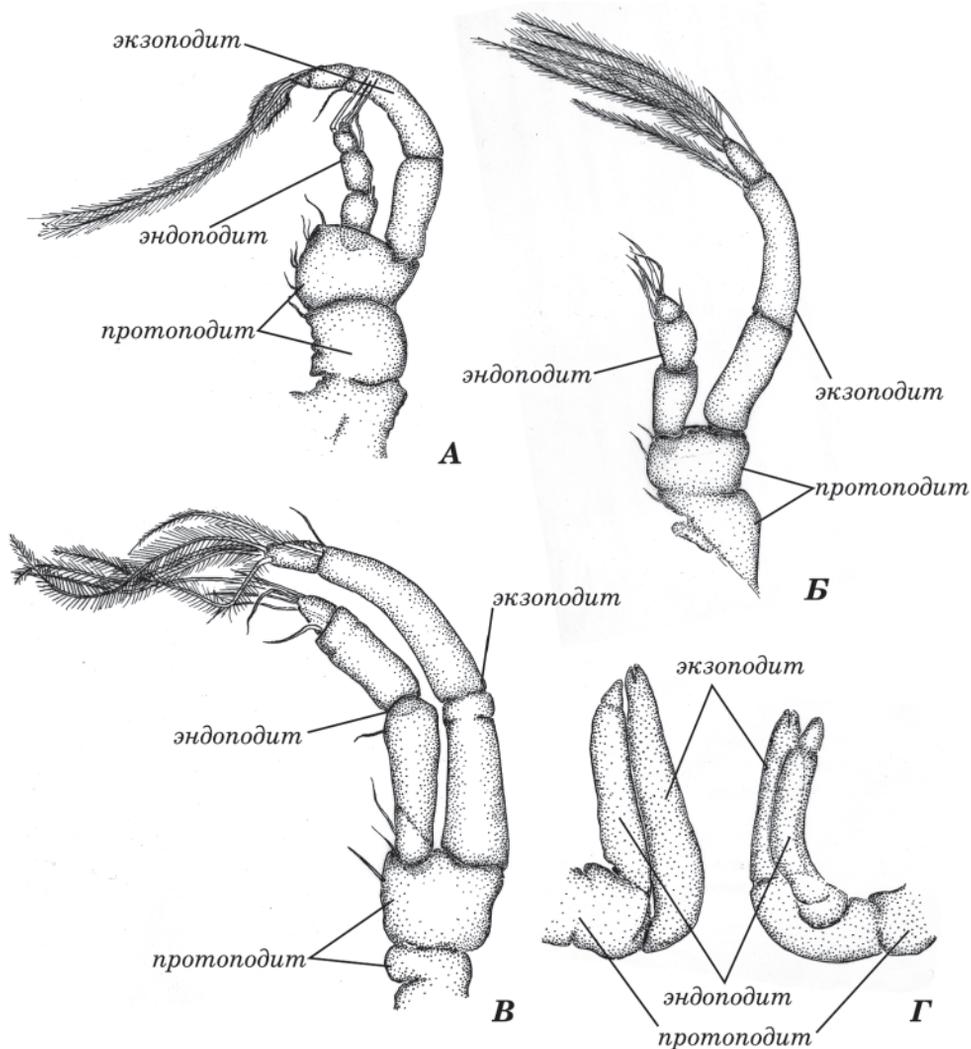


Рис. 102. Торакальные конечности зоэа.

*A* — максиллопеда I; *B* — максиллопеда II; *B* — максиллопеда III; *Г* — переоподы первых двух сегментов перонеа.

ложены нерасчлененные *экзоподит* и *эндоподит*. Экзоподит крупнее эндоподита и несет ряд крупных перистых щетинок. Эндоподит снабжен только одной такой щетинкой.

За основаниями антенн, на уровне заднего края сложных глаз расположена небольшая трапецевидная пластинка — *лабрум*, целиком прикрывающая ротовое отверстие. Сразу же за лабрумом расположены образующие компактную группу три пары ротовых конечностей — мандибулы (*Md*) и две пары нижних

челюстей (Mx I и Mx II). Две вытянутые в длину нерасчлененные *Md* (рис. 100, А; 101, В, Г) ориентированы поперек тела. Их свободные направленные навстречу друг другу концы снабжены острыми и мощными зубцами. В количестве и строении последних у правой и левой челюсти отчетливо проявляется асимметрия (см. также с. 000).

*Mx I* (рис. 100, А; 101, Д) расположены непосредственно за мандибулами и частично прикрыты другими придатками. Составляющие их элементы практически не расчленены. Массивный *протоподит* несет такой же массивный *эндоподит*, снабженный несколькими гладкими щетинками, и небольшой цилиндрический *экзоподит*, несущий всего одну щетинку. Кроме того, на основании пртоподита расположена довольно крупная *гнатобаза* (*эндит*) с несколькими гладкими щетинками на дистальном конце.

*Mx II* смещены в латеральном направлении почти к самому краю карапакса и почти вертикально свисают вниз в виде двух продольно ориентированных пластинок. Поэтому они лучше видны при рассматривании личинки сбоку (рис. 100, Б). Так же как и максиллы I они не расчленены (рис. 101, Е). Широкий и уплощенный *протоподит* несет крупные *экзоподит* и *эндоподит* и три хорошо выраженных *эндита*. Все придатки вторых мксилл опушены перистыми и гладкими щетинками.

Следующие три пары конечностей представлены крупными и членистыми максиллопедами (*Mxp I—Mxp III*). Это типичные двуветвистые конечности, состоящие из двучленикового *протоподита* и расчлененных экзо- и эндоподита. Последние несут пучки относительно коротких гладких и длинных опушенных щетинок. Различия между ногочелюстями разных пар сводятся преимущественно к размерам и соотношению длины экзо- и эндоподита. Самые маленькие конечности — это *Mxp I*, самые крупные и длинные *Mxp III*. Ногочелюсти первых двух пар (рис. 102, А, Б) обладают коротким *эндоподитом* и относительно длинным *экзоподитом*. Эндоподит *Mxp III* (рис. 102, В) заметно увеличивается в размерах и лишь немного уступает экзоподиту. Максиллопеды зоза, по-видимому, выполняют чисто локомоторную функцию. Об этом свидетельствует и полное отсутствие дополнительных придатков протоподита — экзитов и эндитов, в том числе эпиподита (жабры) и гнатобазы (эндита I).

Таким образом, первые два отдела тела зоза (протоцефалон и гнаторак) отчетливо выражены и несут полный набор хорошо развитых конечностей. Что же касается переона, то он фактически предствлен лишь первыми двумя, притом явно недоразвитыми сегментами. Остальные сегменты переона еще не сформированы. Недоразвитыми остаются и первые две пары переопод *Prp I* и *Prp II* (рис. 102, Г). Они очень сходно устроены и лишь немного различаются размерами — конечности первой пары немного крупнее вторых. *Протоподит* состоит из двух коротких члеников. Двучлениковость *эндоподита* выражена очень слабо. *Экзоподит* вообще не расчленен.

В отличие от переона все сегменты *плеона* хорошо выражены и полностью обособлены. Первые четыре сегмента относительно короткие, лишь 5-й

немного длиннее предыдущих. Их диаметр понемногу уменьшается по направлению к заднему концу тела. Шестой, последний членик вообще имеет форму узкого и длинного цилиндра. Оканчивается плеон плоским треугольным *тельсоном*, по заднему краю которого расположен ряд длинных щетинок.

При всем том, что подвижный, способный резко подгибаться под «головогрудь» плеон, активно используется зоа, подобно взрослым креветками, как локомоторный аппарат, его сегменты еще не полностью сформированы. Они лишены даже зачаточных плеопод и уропод.

Личинка зоа креветки [**Arthropoda** (тип): **Mandibulata** (подтип): **Tetraconata**: («Crustacea»): **Altocrustacea**: **Vericrustacea**: **Malacostraca** (кл.): **Decapoda** (отр): **Caridea** (триба). Превращение зоа во взрослого рачка осуществляется в процессе серии последующих линек. Каждая линька не только сопровождается ростом развивающегося организма, но заметными изменениями его внешнего строения (сравни рис. 97 и 100). Эти преобразования затрагивают очень многие особенности организации растущего рачка, но главные, несомненно, сводятся к окончательному формированию переона и всех недостающих конечностей.

Зоа по своему строению принципиально отличается от науплиусов и метанауплиусов других ракообразных, в том числе и некоторых Decapoda, у которых эти стадии сохраняются в онтогенезе. Развитие науплиусов и метанауплиусов всегда представляет собой анаморфоз (см. с. 000). В рассматриваемом случае о настоящем анаморфном развитии говорить не приходится, ибо фактически все сегменты тельца зоа присутствуют, хотя и выражены в разной мере. Формально сегментарный состав тела личинки, которое оканчивается крупным тельсоном, соответствует сегментарному составу взрослого животного. В действительности же в средней части тела во время развития эмбриона происходит заметная задержка дифференцировки части сегментов переона. Они восстанавливаются в процессе последующего роста рачка, но рассматривать этот процесс как остаточные проявления анаморфоза нельзя. Это результат вторичных перестроек онтогенеза, обусловленных необходимостью миниатюризации и специализации планктонной личинки.

Правда, в подавленном виде остаточные признаки анаморфоза, по-видимому, все-таки сохраняются. Прежде всего, это относится к формированию конечностей, количество которых у личинки намного меньше, чем у взрослого организма. У описанной выше формы, хорошо развиты все сегментарные придатки головы и три пары максиллопед. Переоподы первых двух пар явно недоразвиты, а остальные сегментарные придатки, включая уроподы, отсутствуют даже в виде зачатков. Последовательное формирование конечностей, в первую очередь, плеопод, во время дальнейшего роста и сопровождающих его линек, можно рассматривать как слабые проявления давно утраченного полноценного анаморфоза.

<sup>62</sup> Здесь и далее мы сохраняем широко используемое в отечественных учебных изданиях название Tracheata. Однако нужно учитывать, что в современной западной зоологической литературе часто используются и другие названия для обозначения этой группы — Atelocerata, или неполноусые, т. е. лишённые А II, Antennata, Monoantennata. Все эти названия полностью синонимичны названию Tracheata.

<sup>63</sup> В настоящем издании характеристика многоножек не приводится, так как знакомство с этой группой обычно состоит в период летней учебной практики по зоологии беспозвоночных.

<sup>64</sup> В разное время в литературе появлялись разные варианты системы ракообразных. Однако они заметно различались как по набору основных групп, так и составом послед-

них. Особенно много споров вызывала группа «Maxillopoda», в которую обычно включались хорошо известные веслоногие рачки — копеподы, усонogie раки — морские желуди и морские уточки (*Balanus*, *Lepas*), ракушковые раки, карповые вши и некоторые др. Упоминание об этом «таксоне» можно найти и в некоторых современных учебных пособиях. Однако первые же молекулярно-биологические данные выявили неоднородность этой группировки.

<sup>65</sup> Как уже было сказано ранее (с. 000), согласно взглядам некоторых современных палеонтологов (*Waloszek*, *Chen*, *Müller*, и др.), первичная голова древних членистоногих включала всего 4 сегмента. Однако не следует думать, что это возвращение к взглядам Снодграсса (см. выше). Первым настоящим сегментом эти исследователи, как и многие другие, считают сегмент A I, но при этом они не относят к числу головных сегментов Mx II (см. с. 000), который, по их мнению, включился в процесс цефализации много позднее. Правда, в более поздних работах они добавляют к первичным четырем сегментам еще один — уже упоминавшийся ранее окулярный сегмент (см. с. 000). В этом случае количество первичных головных сегментов опять возрастает до 5.

<sup>66</sup> Конструкции подобного типа очень часто встречаются у представителей самых разных филогенетических ветвей *Arthropoda*. Это — хелицеры ряда *Arachnida* (пауки, телифоны, амблипиги), и преобразованные в хватательные придатки грудные конечности первой пары богомолов (*Hexapoda*: *Mantoidea*). Во всех этих случаях они возникли совершенно независимо и образованы разными подомерами.

<sup>67</sup> Выше (см. Примечание <sup>36</sup>) уже было сказано, что термин «карапакс» очень широко используется при описании членистоногих животных. Однако им часто обозначают очень различающиеся по своему составу и происхождению структуры. У хелицеровых (в первую очередь, *Arachnida*; см. с. 000) — это результат слияния тергитов сегментов просомы. Обычно эту структуру называют пельтидием.

У «ракообразных» карапаксом традиционно называют разрастание заднего края тергита второго максиллярного сегмента (V — Mx II). Он действительно имеет вид плоской складки, в которой два слоя кутикулы — наружный и внутренний разделены «прослойкой» гиподермы. Эта складка у одних раков остается свободной и лишь прикрывает со спинной стороны то или иное количество туловищных сегментов (*Notostraca*; см. с. 000), у других же прирастает к дорсальной поверхности сегментов торакса (*Decapoda*; с. 000). В первом случае прикрываемый карапаксом участок тела остается свободным и может отгибаться вниз (см. рис. 83). Во втором же сросшиеся с карапаксом сегменты друг с другом не сливаются — с вентральной стороны их границы хорошо сохраняются, хотя гибкость и подвижность этого участка тела исчезают (см. с. 000).

Кроме того, термин «карапакс» широко (в первую очередь, в учебной литературе) используют для обозначения и совершенно иного образования, развивающегося у науплиусов (личинки многих раков — *Anostraca*, *Cirripedia* и др.). При этом необходимо учитывать, что науплиусы вообще еще не имеют максиллярных сегментов (с. 000). Именно поэтому лишенное внешних признаков сегментации, округлое или овальное утолщение покровов на дорсальной поверхности личинки (с. 000) некоторые исследователи называют «г о л о в н ы м щ и т о м». Это название мы и будем использовать в дальнейшем для обозначения подобной провизорной структуры. У взрослых раков головной щит либо редуцируется (*Anostraca* — см. с. 000), либо, возможно, срастается с настоящим карапаксом (*Notostraca* — см. с. 000).

Не все просто и с двусторчатými «раковинками», скрывающими тело некоторых мелких рачков (*Phyllopora*). Традиционно такую «раковинку» тоже считали карапаксом, только модифицированным. Однако ныне это образование некоторыми исследователями рассматривается лишь как *вторичный карапакс*, который формируется в области границы

сегмента максилл II и первого торакального сегмента. «Первичный» карапакс, под которым и закладывается «вторичный» подвергается частичной или полной редукции. (см. с. 000).

<sup>68</sup> В некоторых старых учебниках и учебных пособиях (см., например, А. В. Иванов и др. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Типы: кольчатые черви, членистоногие. Ч. II. Изд. 3-е. М.: Высшая школа) небольшой тонкостенный мешочек, окружающий сердце речного рака, называется «перикардом». Это неправильное использование термина, ибо перикард, или перикардальная полость по своему происхождению представляет собой замкнутый целомический мешок, в который и заключено сердце. Настоящий перикард имеется у моллюсков (см. с. 000) и полностью отсутствует у членистоногих. У последних полость так называемого «перикардия» — это всего лишь частично обособленный участок гемоцеля, а не целом (вторичная полость тела).

<sup>69</sup> В учебной и научной зарубежной литературе (преимущественно англоязычной) очень часто стирается граница между понятиями «целомодукт» и «метанефридий», хотя эти образования имеют разное происхождение и исходно выполняли разные функции. В отечественной зоологической литературе традиционно подчеркивается, что у членистоногих эктодермальные метанефридии, по-видимому, полностью исчезли. Функция органов выделения целиком переходит к видоизмененным целомодуктам, имеющим мезодермальное происхождение.

<sup>70</sup> Название Branchiopoda, или жаброногие раки в некоторых вариантах системы, если и используется, то часто лишено таксономического содержания. Тем не менее, оно удобно, как некая морфологическая характеристика большой группы раков, ведущих плавающий образ жизни и обладающих очень характерными нерасчлененными листовидными конечностями — филлоподиями (см. с. 000). Однако, согласно молекулярно-биологическим данным, все представители Branchiopoda образуют монофилетическую группировку, т. е. реально могут рассматриваться как монофилетический таксон.

<sup>71</sup> В действительности, по спинной стороне проходят две пары мышечных лент. Ленты одной пары залегают латерально, тогда как второй смещены к средней линии тела и почти вплотную прилегают к кишечной трубке. Это хорошо видно на поперечных срезах, тогда как на тотальных препаратах обычно границы между этими лентами различить трудно. Они воспринимаются как два относительно широких мышечных тяжа, тянущихся вдоль всего тела непосредственно над кишкой и по бокам от нее.

<sup>72</sup> В литературе высказываются разные мнения относительно природы яйцевого мешка. В более старых работах не исключалась возможность гомологии яйцевого мешка и парных конечностей генитальных сегментов. В некоторых источниках утверждается, что яйцевой мешок образуется за счет вздутый стернитов генитальных сегментов. Однако существует еще и третья точка зрения, согласно которой яйцевая сумка имеет секреторное происхождение — она формируется в результате секреторной активности клеток, образующих стенки маточной камеры.

Нет единой точки зрения и по поводу природы и происхождения копулятивного аппарата (парных пенисов) самцов.

<sup>73</sup> На тотальных препаратах, изготовленных из расправленных и часто немного прижатых филлоподий, дифференцировать эти две системы мышц зачастую не удается, так как они тесно сближаются и налегают друг на друга.

<sup>74</sup> Ветвистоусые раки долгое время объединялись в единый таксон — отряд Cladocera. Позднее возникли серьезные сомнения в целостности этой группы и их разделили на 4 самостоятельных таксона (в ранге отрядов): Anomopoda, Stenopoda и др Единственный представитель монотипической группы Harpocera — хищная *Leptodora kindtii* имеет лишь головной щит. Двустворчатая раковина (вторичный карапакс) у самцов отсутствует вообще, а у самок от него сохраняется только крошечная выводковая камера.

Аналогичная судьба постигла и группу раковинных рачков — бывший отряд Conchotraca. Из их состава выделили два самостоятельных таксона: Laevicaudata и Spinicaudata

<sup>75</sup> Фактически «голова» ветвистоусых рачков соответствует протоцефалону Anostraca: она несет лишь глаза и две пары антенн (А I и А II). Остальные ротовые части располагаются уже на туловищном отделе тела.

<sup>76</sup> Природа двустворчатого панциря дафний и других «Cladocera», которые им обладают, нуждается в специальном изучении. Сама эта «раковинка» представляет собой свободный, перегнутый в продольном направлении и направленный назад вырост переднего участка тела, который практически полностью соответствует головной тагме (цефалону) остальных ракообразных. Собственно торакс и abdomen практически нигде с раковинкой не срастаются и могут свободно отгибаться вниз по всей своей длине, как это имеет место, например у Notostraca (см. с. 000). Граница, от которой начинается «свободный туловищный отдел, четко маркируется положением максиллярных желез, всегда располагающихся во втором максиллярном сегменте (последнем сегменте цефалона). Но практически на этом же уровне, только дорсально, непосредственно под раковинкой залегает и мешковидное сердце рачка (см. рис. 77), а сердце у «раков» обычно приурочено к туловищным тагмам. В голову же, если заходит, то только аорта и, реже, артерии (см. с. 000). Это обстоятельство позволяет предполагать, что у ветвистоусых рачков первый торакальный сегмент тесно интегрирован со вторым максиллярным сегментом и фактически объединился с цефалоном в единый отдел. В таком случае, складка покровов, образующая двустворчатую раковинку «Cladocera», является производным не сегмента максилл II, а 1-го торакального сегмента и к настоящему карапаксу прямого отношения не имеет. Это образование действительно можно рассматривать как вторичный крапак.

<sup>77</sup> В литературе иногда подчеркивается, что полиподиальные сегменты возникли в результате слияния нескольких обычных туловищных сегментов, каждый из которых был снабжен всего одной парой ножек. В то же время имеются указания на то, что в строении брюшной нервной лестницы, которой и представлена ЦНС щитней, никаких сложных перестроек не происходит — в каждом сегменте на широко расставленных нервных стволах имеется по одному ганглию. Последние соединены между собой протяженной поперечной комиссурой. Если бы полиподиальные сегменты действительно возникали в результате слияния нескольких обычных сегментов, это неизбежно должно было найти отражение в структуре сегментарных ганглиев.

<sup>78</sup> В литературе можно встретить две трактовки описанной выше особенности строения 1-й пары нижних челюстей. Одни авторы указывают, что Мх I щитней д в у ч л е н и с т ы (см. например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 2, с. 543. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008). В этом случае лопасти должны рассматриваться как уплощенные выросты соответствующих члеников. Другие же переднюю лопасть часто называют п а р а г н а т о м. Но парагнаты, присущие многим ракообразным, представляют собой выросты стеральной области головной тагмы и, соответственно, не могут быть частью (члеником) конечности. Они ограничивают буккальную полость раков с боков и по своему происхождению к конечностям никакого отношения не имеют.

<sup>79</sup> Плоские субапикальные лопасти торакальных конечностей щитней подобно закладкам между страницами книги не позволяют слипаться листовидным экзоподитам, ритмичные движения которых обеспечивают эффективный ток воды вдоль вентральной поверхности рачка (см. с. 000).

<sup>80</sup> В учебной литературе [см. например, Н. Заренков. «Большой практикум по зоологии беспозвоночных (материалы к лекциям)». Членистоногие (общие сведения). Ракообразные. Ч. I. М.: Изд-во МГУ. 1982] можно встретить и другую трактовку строения вы-

водковых камер щитней. Так, в соответствии с традиционными взглядами, считается, что выводковая камера является производным экзо- и эпиподита. Субапикальная лопасть при этом вообще не упоминается.

<sup>81</sup> В некоторых учебных изданиях (см. например, «Зоология беспозвоночных в двух томах» Ред. Вестхайде и Ригер. Т. 1, 2. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008) личинку щитней называют науплиусом. Это не совсем точно, ибо у личинки уже имеется, как минимум, 5 постнауплиальных сегментов, во всяком случае, 5 пар мезодермальных сомитов выражены совершенно отчетливо.

<sup>82</sup> Общепринятая система Decapoda в настоящее время отсутствует. В разных учебных и научных изданиях используются разные ее модификации. В свое время всех десятиногих разделяли на «плавающих» (Natantia) и «ползающих» (Reptantia). К первым относились все так называемые «креветки», а ко вторым — перечисленные выше группы (Palinura, Astacura, Anomura и Brachyura) в ранге *триб.* Долгое время использовался и другой вариант системы. Десятиногие подразделялись на Macrura, или *длиннохвостых* (все креветки, лангусты, омары, пресноводные раки и т. п.), *неполнохвостых* (Anomura) и короткохвостых (Brachyura). Однако к настоящему времени можно считать установленным, что большинство этих групп оказались искусственными. В первую очередь это относится к «креветкам». Несомненно, сборными группами являются Anomura и Astacura. По-видимому, то же самое можно сказать и о лангустах (Palinura). Безоговорочно монофилетической группой являются лишь настоящие крабы (Brachyura).

Однако использование перечисленных выше названий: Palinura, Astacura, Anomura и Brachyura оказалось удобным, поскольку они хорошо отражают некоторые особенности внешней морфологии разных представителей Decapoda.

<sup>83</sup> Считается, что заднюю границу протоцефалона на спинной стороне маркирует так называемый цервикальный шов (см. ниже), образующий поперечную дугу на поверхности спинного щита. Но если это так, то расположенная за цервикальным швом часть спинного щита имеет более сложный состав, чем настоящий карапакс — разрастающаяся назад складка покровов 2-го максиллярного сегмента.

По-видимому, требует уточнения и природа поперечной бороздки на спинном щите, встречающейся у разных «Crustacea». Эта бороздка в литературе чаще всего обозначается как затылочный, или цервикальный шов. Не исключено, что у представителей разных групп Vericrustacea (Anomopoda, Notostraca, Malacostraca — Decapoda) эти внешне сходные структуры не соответствуют друг другу.

<sup>84</sup> В данном случае речь идет не о перевернутом вверх ногами раке, которого препарируют на занятии, а о естественном положении животного на дне водоема, обращенного вентральной поверхностью вниз. Все расположенные последовательно ротовые конечности прикрывают рот и предшествующую пару придатков сзади и снизу.

<sup>85</sup> У относительно небольших пресноводных раков (*Astacus* spp.) эту бороздку (шов) можно увидеть, рассматривая максиллу II под бинокляром. У отнесшихся к той же трибе Astacura, очень крупных американских омаров (*Homarus vulgaris*) шов, по которому соединены две части скафогабитата, выражен совершенно отчетливо.

<sup>86</sup> Название «плеоподы» в учебной литературе часто используется в двух разных смыслах. С одной стороны, этим термином обозначают все сегментарные придатки плеона (абдомена), но при этом подчеркивается, что морфологически плеоподы различаются в зависимости от выполняемых ими функций. С другой же стороны, некоторые авторы используют это название только для обозначения собственно плавательных ножек, столь характерных для многих Malacostraca.

<sup>87</sup> В старых учебниках и учебных пособиях часто упоминается перикардий (околосердечная сумка), якобы окружающий сердце у представителей Malacostraca (см. например,

Иванов и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. Изд. 3-е. М.: Высшая школа, 1983. С. 315, 328). У всех членистоногих, в том числе и у раков, перикардий, как самостоятельный дериват целома, не сохраняется. В действительности участок полости тела, в котором располагается мешковидное сердце речного рака и других Decapoda, представляет собой лишь частично обособленный участок гемоцеля — кардиальный синус (см. также с. 000).

<sup>88</sup> Кроме перечисленных артерий в теле рака имеются и другие сосуды и венозные синусы, которые располагаются как между органами внутри тела, так и вентрально, в непосредственной близости от гиподермы. Детальное знакомство с ними требует иного способа вскрытия и использования специальных приемов (предварительной инъекции красителей и т. п.), что в рамках обычного занятия невыполнимо.

<sup>89</sup> Ниже приведена максимально обобщенная схема строения и функционирования желудочной мельницы рака. В действительности устроена она значительно сложнее и содержит значительно большее количество элементов, нежели упомянуто в тексте (некоторые из этих элементов, правда тоже далеко не все) отмечены на рис. 93. Несколько более подробно работа пищеварительного тракта рака будет охарактеризована в разделе, посвященном биологической характеристике изучаемого объекта (с. 000).

<sup>90</sup> Исключений из этого правила очень немного. Некоторые крабы вторично (а, по сути дела, третично по отношению к исходным предковым формам Decapoda) приобрели способность плавать, как это свойственно, например, американскому голубому крабу *Calinectes sapidus*, или крабу-плавунцу. Эти крабы обладают коротким, но очень широким телом («гологорудью») и сильно редуцированным брюшком, т. е. сохраняют строение характерное для *Brachyuga*. Однако они хорошо плавают, используя как весла сильно уплощенные переоподы 5-й пары.

## Hexapoda, или шестиногие (надкласс)

В состав таксона Miracrustacea, как уже было сказано ранее (см. с. 000), входят два подтаксона — сравнительно небольшая группа Xenocarida, объединяющая в своем составе ряд первичноводных членистоногих («ракообразных» — Remipedia, Cephalocarida), и гигантскую группировку наземных членистоногих — Hexapoda (ш е с т и н о г и е), более известную под широко распространенным названием Insecta, или н а с е к о м ы е. Правда, ныне последнее название в основном используется только для обозначения лишь так называемых о т к р ы т о ч е л ю с т н ы х шестиногих (Ectognatha) (подробнее см. ниже).

Эволюция Hexapoda преимущественно связана с освоением суши как среды обитания. Это во многом предопределило приобретение ими широкого комплекса адаптаций к существованию в условиях дефицита капельной влаги. Освоение шестиногими водной среды, да и то почти исключительно континентальных пресных водоемов разного типа — явление, несомненно, вторичное, свидетельствующее об удивительной биологической пластичности представителей этой группы.

Тело практически всех Hexapoda отчетливо подразделяется на три тагмы и характеризуется довольно постоянным сегментарным составом<sup>91</sup>.

Голова (цефалон), как и у остальных Mandibulata, исходно включала ПО и 5 сегментов, однако у представителей рассматриваемого таксона полностью сохраняются лишь ч е т ы р е сегмента. Это сегмент I, несущий А I, которые у шестиногих часто называются с я ж к а м и, или у с и к а м и. Следующие три сегмента несут специализированные ротовые конечности: III — мандибулы, или верхние челюсти (Md), IV — нижние челюсти (Mx I) и V — н и ж н ю ю г у б у, или л а б и у м (labium), слившиеся и модифицированные максиллы II (Mx II). В совокупности с верхней губой (лабрумом) и так называемым гипофаринксом (см. ниже) ротовые конечности образуют морфологически и функционально целостный ротовой аппарат (подробнее см. с. 000).

А вот II сегмент — сегмент А II подвергается практически полной редукции, что в полной мере относится и к его придаткам. Чаще всего его называют в с т а в о ч н ы м, или и н т е р к а л я р н ы м сегментом. Следы интеркалярного сегмента можно обнаружить лишь в процессе эмбрионального развития и в составе ЦНС.

У Hexapoda тергиты всех сегментов головы полностью сливаются в цельную и прочную головную капсулу, которая с одной стороны, служит вместилищем и защитой для головного мозга, а с другой, является основанием для мощно развитой ротовой и глоточной мускулатуры. Очень редко, например, у некоторых паразитических форм, голова может вторично редуцироваться или даже полностью исчезать.

Исходно г р у д ь (тораке) всех Hexapoda образована тремя сегментами, каждый из которых традиционно имеет свое собственное название: п е р е д н е-, с р е д н е- и з а д н е г р у д ь соответственно. Далеко не всегда они развиты

одинаково. Как правило, степень развития того или иного сегмента в известной степени определяется характером локомоторных придатков (конечностей, крыльев), которые он несет, и особенностями самой локомоции, свойственной данному виду.

Иногда тот или иной грудной сегмент подвергается частичной редукции, иногда же, наоборот, в состав груди функционально включается и первый абдоминальный сегмент.

Как правило, торакальные сегменты несут по паре ходных ног. Очень редко конечности первой пары могут в той или иной степени редуцироваться. Конечности *Hexapoda* одноветвистые. Считается, что единственная остающаяся ветвь, называемая телоподитом, соответствует эндоподиту двуветвистой конечности ракообразных (см. с. 000).

Каждая ножка состоит из строго определенного и постоянного набора члеников. К грудному сегменту конечность прикрепляется с помощью тазика, или коксы. Далее следуют короткий вертлуг (трохантер), как правило, сильно вытянутое в длину бедро (фемур), такая же длинная голень (тибия) и образованная несколькими короткими члениками лапка (тарзус) (подробнее см. объект «Дифференциация торакальных конечностей...», с. 000). Несмотря на одинаковый набор члеников ходные ноги разных *Hexapoda* сильно различаются по своему внешнему виду. Это обусловлено разнообразием способов локомоции, используемых представителями рассматриваемого таксона — ходьба, бег, прыжки, плавание, рытье ходов в грунте и т. д. Реже ходные ноги 1-й пары превращаются в совершенный хватательный орган, вторично приобретая сходство с подклешней (субхела) ракообразных (см. с. 000).

У подавляющего большинства *Hexapoda* 2-й и 3-й торакальные сегменты (средне- и заднегрудь соответственно) несут по паре крыльев. Отсутствие крыльев может иметь разную природу. У одних форм это плезиоморфное, первичное состояние признака, отражающее большую древность конкретного таксона. Долгое время такие шестиногие объединялись под общим названием «Arterygota», или первичнобескрылые насекомые. У других же «бескрылость» — вторично приобретенный признак, появление которого было обусловлено коренным изменением образа жизни (например, переходом к паразитизму — вши, блохи некоторые клопы и мухи). Для активного полета используются как обе пары крыльев (большинство летающих *Hexapoda*), так и только одна из них: либо передняя — *Diptera*, или двукрылые — комары, мухи, либо задняя — *Coleoptera*, или жуки. В подобных случаях крылья, не выполняющие моторную функцию в полёте, не исчезают, а приобретают иные функции и строение (защитные элитры жуков — подробнее см. с. 000, жужжальца [гироскопы] двукрылых и т. п.).

Брюшко (абдомен) шестиногих исходно состояло из 11 сегментов и тельсона<sup>92</sup>, однако столь полный набор метамеров среди современных форм можно наблюдать только у эмбрионов и у некоторых взрослых первичнобескрылых форм (см. Примечание <sup>97</sup>). Обычно же имеет место частичная редукция ряда задних сегментов, так что при наружном осмотре удастся увидеть далеко не все

сегменты. Иногда количество различных снаружи тергитов и стернитов оказывается различным (см. с. 000, рис. 109, Б; 110).

В специальной энтомологической литературе в составе брюшка иногда выделяют три отдела: *п р е г е н и т а л ь н ы й*, или висцеральный, собственно *г е н и т а л ь н ы й*, представленный у самок двумя сегментами (8 и 9-м) и одним сегментом у самцов (9-й сегмент), и *п о с т г е н и т а л ь н ы й*, в состав которого входят (если они вообще сохраняются) рудименты оставшихся двух сегментов (10-го и 11-го) и тельсона.

Сегменты брюшка, в первую очередь у примитивных представителей Hexapoda, несут разнообразные придатки<sup>93</sup>, которые различаются как по своему происхождению, так и выполняемым ими функциям. Так, у представителей древнего таксона первичнобескрылых Proturga три первых сегмента брюшка несут, хотя и сильно редуцированные, но все же настоящие ножки, состоящие из двух члеников. У других первичнобескрылых и некоторых крылатых Hexapoda встречаются так называемые *г р и ф е л ь к и* — нерасчлененные, палочковидные придатки, попарно располагающиеся на вентральной поверхности сегментов брюшка. Плоский склерит, к которому причленяется грифель, обычно называется *к о к с о п о д и т о м* (или кокситом)<sup>94</sup>. Количество грифельков на брюшке варьирует от восьми до двух и даже одной пары (см. с. 000, 000). У ряда архаичных форм шестиногих рядом с грифельками располагаются еще и эластичные, способные выпячиваться и втягиваться *к о к с а л ь н ы е м е ш о ч к и*, или втяжные пузырьки. Иногда коксальные мешочки присутствуют и без грифельков. Вопрос о природе и грифельков, и мешочков и гомологии этих образований настоящим сегментарным конечностям относится к числу дискуссионных. Однако их происхождение большинство исследователей все-таки связывает с абдоминальными сегментарными придатками — конечностями.

Парные придатки 11-го сегмента — *ц е р к и*, встречающиеся у ряда архаичных форм (см. ниже, с. 000, 000), несомненно, являются видоизмененными брюшными ножками. Они бывают хорошо выражены даже у видов, у которых сам 11-й сегмент практически полностью редуцирован.

Половые сегменты несут крайне специализированные половые придатки, гомология которых не всегда ясна. У самок это, прежде всего, так называемый *я й ц е к л а д*, образованный вентрально расположенными выростами половых сегментов. 8-й сегмент несет одну пару выростов, а 9-й две. Выросты называются *с т в о р к а м и*, или *в а л ь в а м и*. Строение и размеры яйцекладов варьируют в очень широких пределах — они могут быть относительно короткими или, наоборот, очень длинными. Но обычно образующие их створки (или только их часть) сложены в виде полой трубки со сверлящим, режущим или колющим концом. Это позволяет откладывать яйца в толщу определенного субстрата, который выполняет не только защитные функции, но часто служит и питательной средой для развивающегося потомства (например, у наездников). Первые две пары створок как раз и рассматриваются многими как гомологи сериальных придатков — конечностей. Такие яйцеклады получили название истинных или *н а с т о я*

щ и х я й ц е к л а д о в. У некоторых эволюционно продвинутых представителей Hexapoda (мухи, бабочки) в противовес этому формируются вторичные, ложные, или телескопические яйцеклады. Последние образуются за счет нескольких последних сегментов брюшка, которые сильно уменьшаются в диаметре и преобразуются в телескопически складывающуюся трубочку. В спокойном состоянии такой яйцеклад целиком втянут в предшествующие сегменты брюшка и снаружи вообще не виден. При этом естественно складывается впечатление, что брюшко таких форм состоит из очень малого числа сегментов (4–6).

Мужской копулятивный аппарат образуется преимущественно за счет 9-го сегмента. Он пениального типа и обычно представляет собой трубчатое разрастание, формирующееся вокруг отверстия семязвергательного канала (см. также с. 000). Обычно копулятивный орган разделен на более широкий проксимальный отдел — ф а л л о б а з у и занимающий дистальное положение трубчатый э д е а г у с.

В состав копулятивного аппарата самцов часто входят и другие структуры. С фаллобазой обычно связаны парные лопастевидные придатки — п а р а м е р ы. Считается, что последние по своему происхождению соответствуют самой задней, третьей паре створок яйцеклада самок. Кроме того, со свободным краем половой сумки (см. ниже) подвижно сочленены две плоские створки — г а р п а г о н ы, которые иногда рассматриваются как видоизмененные грифельки 9-го сегмента. У представителей конкретных таксонов детали строения мужского копулятивного аппарата сильно варьируют.

И у самцов, и у самок гонопор и сопровождающие его придатки (собственно копулятивный аппарат) часто расположены на дне глубокого впячивания — п о л о в о й с у м к и, которая образуется за счет генитальных сегментов (см. с. 000).

Покровы Hexapoda представлены хитиновой к у т и к у л о й, которая во многих случаях подвергается сильной склеротизации (см. с. 000). Это в первую очередь характерно для относительно крупных видов, ведущих открытый образ жизни. У таких форм, как правило, хорошо выражены тергиты и стерниты. Тергиты трех сегментов торакса, соответственно, называются п е р е д н е-, с р е д н е- и з а д н е с п и н к о й. Стерниты этих же сегментов называются п е р е д н е-, с р е д н е- и з а д н е г р у д к о й. На грудных сегментах обычно хорошо развиты и плевриты. Сегменты абдомена снабжены лишь тергитами и стернитами, тогда как плевральные области не подвергаются склеротизации и остаются мягкими. На них располагаются с т и г м ы — дыхательные отверстия, ведущие в трахейную систему (см. ниже).

Мелкие формы Hexapoda, обитающие в толще подстилки или грунта, часто обладают мягкой, прозрачной и тонкой кутикулой.

У многих Hexapoda, предпочитающих открытые пространства, хорошо развит наружный слой кутикулы — э п и к у т и к у л а. Последняя состоит преимущественно из липидов, что препятствует испарению воды из организма через покровы.

Мускулатура Нехарода сложно дифференцирована и представлена многочисленными пучками, образующими специализированные группы мышц: мышцы ротового аппарата, мышцы конечностей, дыхательные мышцы и т.д. У форм, обладающих крыльями, в грудных сегментах появляется особая группа мышц, образующих так называемый «к р ы л о в о й м о т о р».

Полость тела — г е м о ц е л ь, как правило, разделена на три сообщающихся друг с другом синуса (см. рис. 112). Дорсально располагается уплощенный п е р и к а р д и а л ь н ы й с и н у с, в котором находится сердце. Центральное положение занимает весьма объемистый п е р и в и с ц е р а л ь н ы й с и н у с. Именно в нем залегают органы пищеварительной системы, мальпигиевы сосуды, органы половой системы. Вентральный отдел гемоцеля называется п е р и н е в р а л ь н ы м с и н у с о м, ибо в нем проходит брюшная нервная цепочка.

Синусы разделены тонкими перегородками — д и а ф р а г м а м и, или м е м б р а н а м и, пронизанными отверстиями. Эти «мембраны» сократимы, так как в их состав входят многочисленные мышечные клетки, образующие упорядоченно расположенные мышечные пучки (см. с. 000 и рис. 112).

Значительную часть объема гемоцеля (особенно у поздних личинок и взрослых организмов) занимает так называемое ж и р о в о е т е л о. Последнее не имеет постоянной формы и представляет собой рыхлое скопление многочисленных клеток. Среди последних доминируют специализированные жировые клетки, или а д и п о ц и т ы, в которых в большом количестве накапливаются жир и другие резервные продукты. Кроме того, жировое тело частично выполняет экскреторные функции, выступая в роли почки накопления. Происхождение жирового тела связывают с остатками целомической мезодермы.

П и щ е в а р и т е л ь н а я с и с т е м а Нехарода представлена несколькими отделами, имеющими разное происхождение. Начинается она сложно дифференцированным пищевобывающим р о т о в ы м а п п а р а т о м. В его образовании принимают участие структуры разной природы. Прежде всего, это три пары ротовых конечностей — Md, Mx I и Mx II. Кроме того, как уже говорилось выше, в состав ротового аппарата входят и непарные придатки — гипофаринкс<sup>95</sup> и верхняя губа, или лабрум (см. с. 000, 000)

Ротовые части могут располагаться непосредственно на открытой поверхности головы, так что при рассматривании снаружи хорошо видны места прикрепления ротовых придатков к головной капсуле. Это характерно для подавляющего большинства Нехарода, которые объединяются под общим названием Ectognatha, или о т к р ы т о ч е л ю с т н ы е. Именно за этой группой шестиногих в настоящее время и сохраняется название Insecta, или насекомые.

Напротив, у наиболее древних шестиногих специализированные ротовые части располагаются внутри довольно глубокого впячивания. Оно формируется в результате срастания проксимальных участков верхней губы и боковых поверхностей головной капсулы. Все ротовые части располагаются внутри этой капсулы, так что снаружи удастся рассмотреть лишь свободные кончики ротовых частей. Основания самих ротовых придатков в этом случае никогда не бывают

видны снаружи. Такие формы, а они по сравнению с первой группой немногочисленны, часто объединяются под названием Entognatha, или скрytoчелюстные.

Нexaroda, и в частности Insecta (Ectognatha), характеризуются чрезвычайно широким спектром питания — от архаичной детритофагии до крайне совершенных и специализированных форм гематофагии или нектарофагии. При этом для представителей конкретных таксонов часто характерна отчетливо выраженная стенофагия, т. е. использование очень ограниченного круга пищевых ресурсов, а, зачастую, и вообще какого-то одного типа пищи. Многие высшие Nexaroda, развитие которых протекает с полным метаморфозом (см. с. 000), на разных фазах жизненного цикла используют разную пищу (плотные растительные ткани и нектар — бабочки, органический детрит и кровь — блохи и т. п.).

Физические свойства и доступность пищи, используемой теми или иными шестиногими, во многом определяют особенности конструкции и функционирования присущего им ротового аппарата. Обычно выделяют несколько основных типов ротовых аппаратов. При этом каждый тип, в свою очередь, может быть реализован в виде большого количества модификаций. В частности, проявлением этого является положение ротовых конечностей на поверхности головы. У хищников, например у жуков жужелиц (Carabidae), ротовые части смещены на самый передний край головы. Прогнатическое (т. е. направленное вперед) положение ротового аппарата объясняется тем, что хищные формы, ловящие свою добычу на ходу, лишены каких-либо других приспособлений для схватывания и удержание жертвы, кроме своих ротовых частей.

Гипогнатическое, т. е. направленных вниз ротовых частей, как правило, наблюдается у растительноядных форм и детритифагов. Продольная ось головы располагается перпендикулярно продольной оси тела, и ее ротовой аппарат обращен к пищевому субстрату.

В некоторых случаях наблюдается опистогнатическое положение ротового аппарата, при котором фронтальная поверхности головы вытянута вперед, а ротовые части направлены назад. Такой вариант строения встречается у ряда травоядных форм.

Для поглощения относительно плотной, оформленной пищи, которую сначала нужно «откусить», а потом «разжевать», предназначены грызущие ротовые аппараты (иногда этот тип ротового аппарата называют ортоптеронидным — см. с. 000 и 000). Жидкая пища (кровь, растительный сок, нектар и т. д.) обычно засасывается с помощью различного рода трубчатых хоботков (см. с. 000, 000).

Ротовое отверстие обычно залегает на дне своеобразной предротовой полости, ограниченной верхней губой и ротовыми конечностями. Оно ведет в пищеварительный тракт, который подразделяется на три отдела. Передняя кишка, или стомодеум включает относительно короткую глотку, снабженную специализированными мышцами (плоточным насосом), пищевод, который на заднем конце расширяется и переходит в зоб, про-

вентрикулюс (преджелудок, или мышечный желудок). Второй отдел — это средняя кишка, или мезентерон. Часто именно его называют вентрикулюсом или настоящим желудком. Обычно передний конец средней кишки несет несколько трубчатых, замкнутых на своих свободных концах выростов — пилорических придатков. Задняя кишка, или проктодеум обычно включает несколько отделов. В передний, чаще называемый пилорическим, впадают мальпигиевы сосуды (см. ниже). Далее следует относительно длинная тонкая кишка. Замыкает пищеварительный тракт более широкий ректум. В последнем располагаются особые ректальные железы, играющие важную роль в реабсорбции воды и некоторых ионов в процессе экскреции (см. ниже). Заканчивается ректум анальным отверстием.

Функционально к пищеварительной системе относятся и парные «слюнные» (лабиальные) железы, хотя с самым пищеварительным трактом они непосредственно не связаны. Железы залегают глубоко в теле под средней кишкой. Их узкие протоки направляются вперед и в голове сливаются в непарный проток, который открывается в предротовую полость непосредственно перед лабиумом (подробнее см. ниже — с. 000). В одних случаях они действительно выступают в роли настоящих слюнных желез, секрет которых участвует в первичной обработке пищи, в других же вторично приобретают иные функции — например, продукция шелка для построения куколочных коконов.

Роль основных органов выделения у Hexapoda играют мальпигиевы сосуды — длинные, узкие трубки, слепозамкнутые на свободном конце, а другим концом открывающиеся в пищеварительный тракт на границе средней кишки и проктодеума. Количество сосудов варьирует в очень широких пределах — от 1 до 250–300. У шестиногих мальпигиевы сосуды имеют эктодермальную природу и в своем происхождении связаны с проктодеумом.

Основным продуктом азотистого обмена, удаляемым с помощью мальпигиевых сосудов является труднорастворимая мочева кислота или практически нерастворимые продукты ее разложения — аллантаин и аллантаиновая кислота. Последние в виде суспензии поступают в заднюю кишку. Здесь лишняя вода с содержащимися в ней ионами всасывается стенками тонкой кишки и упоминавшимся выше ректальными железами, так что во внешнюю среду выводятся сильно обезвоженные продукты. Считается, что эта физиологическая адаптация, наряду с рядом других, позволяет шестиногим крайне экономно использовать воду, что, в свою очередь, обеспечило их огромный эволюционный успех в освоении наземных, в том числе и аридных мест обитания.

Лишь у представителей двух таксонов, которые исходно лишены крыльев, — Collembola (ногохвосток), и Zygentoma (чешуйниц) сохранились очень архаичные парные органы выделения — лабиальные почки. Каждая почка включает небольшой мешочек и трубчатый проток. Обе почки залегают в голове, их протоки сливаются и открываются наружу непарным нефропором, расположенным у основания лабиума (Mx II). Традиционно лабиальные железы рассматри-

ваются как гомологи максиллярных желез — специализированных целомодуктов ракообразных (см. с. 000).

Частично экскреторные функции выполняет и упоминавшееся выше жировое тело (с. 000).

Основу системы органов дыхания *Nexaroda* составляют трахеи. Последние представляют собой глубокие, обильно ветвящиеся трубчатые впячивания покровов. Соответственно их стенки образованы слоем уплощенных эпителиальных клеток (гиподермы) и внутренней кутикулярной выстилкой — интимой, формирующейся за счет эпикутикулы. Интима на своем протяжении не одинакова по толщине, а образует нитевидные, спирально расположенные утолщения — тендии. Благодаря им трахеи, сохраняя гибкость, приобретают упругость. Это позволяет даже при значительной деформации сохранять свободный просвет. На поверхности тела трахеи открываются парными дыхальцами и, или стигмами.

По трахеям кислород, без участия транспортных систем — посредников (например, кровеносной) из внешней среды непосредственно поступает к внутренним органам — потребителям. Конкретные детали строения трахейной системы очень сильно варьируют у представителей разных таксонов, что, в первую очередь, определяется особенностями их образа жизни и поведения.

Есть все основания предполагать, что исходно автономные парные трахейные системы формировались в сегментах тела независимо друг от друга. Из современных *Nexaroda* только формы, относящиеся к таксону *Archaeognatha* (первичнобескрылые *Ectognatha* — например *Machilis*), сохраняют трахейную систему наиболее близкую к этому варианту. У всех остальных *Nexaroda* в той или иной мере проявляется тенденция к объединению автономных сегментарных трахей в единую дыхательную систему. Отдельные пучки трахей объединяются продольными и поперечными связками, а количество стигм при этом может заметно уменьшаться (до одной пары).

Максимально обобщая многочисленные, реально существующие варианты, можно представить себе следующую генерализованную схему. Туловищные сегменты *Nexaroda* несут парные отверстия — дыхальца, расположенные на плевральных участках туловищных сегментов. От них берут начало относительно короткие поперечные каналы, впадающие в крупные, тянущиеся по бокам вдоль тела главные трахейные стволы (иногда их называют латеральными). Кроме того, более тонкие парные трахейные стволы могут залегать дорсально и вентрально. Зачастую присутствуют и поперечные комиссуры, расположенные посегментно и соединяющие правую и левую части трахейной системы.

От главных трахейных стволов отходят многочисленные трахеи, которые, в свою очередь, многократно ветвятся. Оканчиваются эти тонкие веточки специальными клетками — трахеобластами, или трахейными клетками. Последние пронизаны многочисленными тончайшими каналами — трахеолами. Полости трахеол открываются в полости трахей, а их свободные слепозамкнутые концы выдаются из трахеобластов далеко наружу и

при этом часто глубоко погружены в клетки других тканей и органов. В отличие от настоящих трахей тончайшая кутикулярная выстилка трахеол проницаема для воды и лишена тенидиев. Концевые участки трахеол всегда в той или иной мере заполнены жидкостью.

Эволюция Нехарода сопровождалась совершенствованием трахейной системы. Это касалось разных ее деталей. Как правило, стигмы приобретают специальный замыкательный механизм, что позволяет животному периодически их открывать и закрывать. Часто (но далеко не всегда) в стигмах формируется и фильтрующий аппарат в виде густых решеток, образованных многочисленными густо расположенными, не смачивающимися в воде щетинками. Он не пропускает в трахейную систему ни пыль, ни воду.

У мелких, мало подвижных форм газообмен осуществляется за счет диффузии. У более крупных форм, для которых характерна высокая двигательная активность, этот диффузионный механизм не столько заменяется, сколько дополняется принудительной вентиляцией трахей. Сами трахеи собственными мышцами не обладают. Дыхательные движения осуществляются с помощью специализированных мышц брюшка.

Очень часто у форм, которым присуща принудительная вентиляция трахейной системы, в составе последней появляются особые трахейные воздушные мешки. Это локальные вздутия продольных и поперечных трахейных стволов. Обычно стенки мешков более тонкие и гибкие чем стенки обычных трахей, так как в них либо очень мало, либо совсем отсутствуют тенидии. Эта особенность строения позволяет мешкам изменять свой объем при совершении животным дыхательных движений, что важно при вентиляции трахейной системы.

Приведенная выше схема относится к трахейным системам открытого (голопнейстического) типа, которыми обладают Нехарода, ведущие наземный образ жизни. Но очень многие представители этого таксона как на личиночной, так и на фазе имаго, обитают в воде. Некоторые при этом сохраняют дыхание атмосферным воздухом и, соответственно, вынуждены периодически подниматься к поверхностной пленке воды, чтобы сменить запас воздуха в трахейной системе (подробнее см. с. 000). Другие же приобретают трахейную систему закрытого типа (апнейстическую), лишенную стигм. В этом случае на месте дыхалец развиваются той или иной формы тонкостенные кожные выросты, пронизанные многочисленными и очень тонкими веточками трахей. Образования подобного рода называются трахейными жабрами. В этом случае для дыхания используется  $O_2$ , растворенный в воде (подробнее см. с. 000).

Кровеносная система Нехарода по сравнению с другими членистоногими подвергается заметному упрощению. Основу ее составляет длинный спинной сосуд, в составе которого обычно выделяют пульсаторный отдел — сердце и направляющую вперед, в голову артуру.

Сердце, как правило, целиком залегает в брюшке в перикардиальном синусе гемоцеля. Оно разделено на отдельные камеры, количество которых варьирует у разных видов. Каждая камера несет по паре остий — щелевидных

отверстий, ведущих из синуса в полость сердца и снабженных специальными остиальными клапанами. Между камерами также располагаются клапаны, определяющие направление движение крови вдоль сердца во время систолы. Сверху (дорсально) сердце с помощью узких соединительно-тканых тяжей прикреплено к тергитам. Снизу (вентрально) сердце связано с *п е р и к а р д и а л ь н о й*, или *д о р с а л ь н о й д и а ф р а г м о й*, ограничивающей перикардиальный синус (см. рис. 112). Сердечная трубка обладает своей системой мышечных волокон, сокращение которых обеспечивает систолу. Кровь при этом движется вперед, в сторону головы. Диастола, по-видимому, осуществляется за счет работы особых *к р ы л о в и д н ы х м ы ш ц* (см. рис. 113, *Б*). Эти парные плоские мышечные пучки характерной треугольной формы входят в состав дорсальной диафрагмы. Их узкие концы прикреплены к тергитам, а широкие оканчиваются непосредственно в области расположения сердца. Во время систолы крыловидные мышцы расслаблены, и диафрагма вслед за уменьшающимся в объеме сердцем заметно прогибается вверх. При сокращении крыловидных мышц площадь диафрагмы уменьшается, она натягивается и, соответственно, опускается вниз, растягивая сердечную трубку. Объем последней увеличивается и кровь (гемолимфа) через остии поступает внутрь сердца. Но одновременно с этим через отверстия в самой диафрагме новые порции гемолимфы поступает из перивисцерального синуса в перикардиальный.

Во время следующей систолы гемолимфа благодаря упоминавшейся выше системе клапанов направленно движется вперед, поступает в аорту, по которой и достигает головы животного. Аорта оканчивается простым отверстием в области мозга. Таким образом, изливающаяся из аорты кровь в первую очередь омывает главные отделы ЦНС.

Из головы гемолимфа движется назад, последовательно омывая грудные мышцы, в том числе и мышцы крылового мотора. Далее поток направляется в абдомен. Здесь он разделяется — часть поступает в перивисцеральный синус, в котором располагаются пищеварительный тракт, мальпигиевы сосуды и гонады, а часть — в периневральный синус к брюшной нервной цепочке.

Этот более или менее направленный ток гемолимфы поддерживается не только постоянной работой сердца. Важную роль, особенно у крупных подвижных форм играют *д о п о л н и т е л ь н ы е п р о п у л ь с а т о р н ы е о р г а н ы*, обеспечивающие нагнетание гемолимфы в крылья и конечности. Велика роль и упоминавшихся выше дорсальной (перикардиальной) и вентральной (*п е р и н е в р а л ь н о й*) диафрагм. Колебательные движения этих структур, которые то сокращаются и натягиваются, то, наоборот, расслабляются и свободно «провисают» создает дополнительные импульсы для направленного движения гемолимфы в гемоцеле абдомена — они способствуют перемещению жидкости из вентральной части полости тела в дорсальную, непосредственно к сердцу.

Общая схема строения кровеносной системы может незначительно усложняться за счет появления дополнительных кровеносных сосудов. От сердца в этом случае отходят немногочисленные парные артерии, направляющиеся в лате-

ральном направлении (см. с. 000). Примеров подобного рода среди Нехарода очень немного.

Нервная система и органы чувств Нехарода, как правило, достигают высокой степени морфологического и функционального совершенства. Прежде всего, это обусловлено открытым образом жизни, высокой двигательной активностью и сложным поведением, присущим большинству представителей этого таксона, и далеко не всегда связано с их систематическим положением. Соответственно, формам, ведущим скрытный образ жизни, заселяющим грунт и подстилку, утратившим способность к полету, многочисленным и разнообразным паразитам в той или иной мере свойственно упрощение и нервной, и сенсорной систем.

ЦНС Нехарода представлена мозгом, включающим супраэзофагальный (надглоточный) и субэзофагальный (подглоточный) ганглии, и заключенной в периневральный синус брюшной нервной цепочки.

Супраэзофагальный ганглий, как и у других членистоногих, имеет сложный состав. Он включает 3 отдела: прото-, дейто- и тритоцеребрум. Развиты они, однако, в разной степени. Основное место в его составе занимает протоцеребрум. В состав протоцеребрума входят так называемые грибовидные тела — особые ассоциативные центры, достигающие наибольшего развития у форм, которым присуще сложное поведение. От него же иннервируются органы зрения шестиногих, в том числе и сложные глаза.

Дейтоцеребрум, иннервирующий А I, хорошо выражен, хотя и уступает по размерам и сложности строения протоцеребруму. Совсем небольшой тритоцеребрум тесно связан с дейтоцеребрумом. Он не только сам сохраняется в составе мозга, хотя сегмент (вставочный, или интеркалярный — см. с. 000), которому он принадлежал и конечности этого сегмента (А II) подверглись глубокой редукции, но и сохраняет хорошо выраженную тритоцеребральную комиссуру, которая огибает пищевод сзади. Это постэзофагальное положение тритоцеребральной комиссуры неоспоримо свидетельствует о позднем включении тритоцеребрума в состав мозга членистоногих. По своему происхождению это обычные туловищные ганглии, которые в процессе цефализации сильно сместились вперед и заняли преоральное положение. Сместились вперед и конечности этого сегмента, давшие начало А II «ракообразных», но не сохранившиеся у многоножек и шестиногих. Считается, что у современных Нехарода, тритоцеребрум контролирует работу симпатической нервной системы.

От тритоцеребрума назад отходят две окологлоточные (окологлоточные) коннективы, которые уже за пищеварительным трактом на брюшной стороне соединяются с крупным субэзофагальным ганглием. Последний представляет собой результат объединения трех сегментарных ганглиев: мандибулярного, нижнечелюстного и нижнегубного (лабиального) сегментов, вошедших в состав головы.

Далее следует собственно брюшная нервная цепочка, которая у разных представителей Нехарода демонстрирует разную степень интеграции входящих в ее

состав ганглиев. В наиболее примитивных случаях все туловищные сегменты (за исключением трех самых последних) несут по одному четко обособленному ганглию. При этом три торакальных ганглия заметно превосходят по своим размерам абдоминальные, ибо они контролируют работу мышц конечностей и крылового мотора. Ганглий 8-го абдоминального сегмента также несколько увеличен, но это следствие того, что в его состав вошли ганглии трех последующих сегментов (9–11-го). Эта тенденция к интеграции ганглиев брюшной нервной цепочки в сложные синганглии проявляется у Hexapoda неоднократно. Чаще других сливаются в единую массу ганглии торакальных сегментов. При этом независимо может происходить объединение и абдоминальных нервных узлов. На завершающем этапе этой интеграции (у некоторых наиболее специализированных представителей Diptera) все ганглии брюшной нервной цепочки образуют единую ганглиозную массу, расположенную в груди. От нее назад отходит гладкий нервный тяж, образованный лишь отростками нейронов.

Hexapoda обладают хорошо развитой вегетативной (симпатической) нервной системой. В ней можно выделить 3 отдела: стоматогастрический, непарный нерв, связанный с брюшной нервной цепочкой, и каудальную симпатическую систему. Стоматогастрический отдел включает несколько небольших ганглиев, расположенных в голове, и связан с важнейшими органами эндокринной системы — кардиальными и прилежащими телами.

Сенсорный аппарат Hexapoda, как правило, обеспечивает восприятие очень широкого спектра сигналов из внешней среды. Весьма многообразны механорецепторы, что позволяет анализировать самые разные механические воздействия — от внешнего давления на кутикулу и колебаний грунта до определения направления движения воздуха и восприятия широкого диапазона звуков (Джонстоновы органы, тимпанальные органы). Хеморецепторы представлены и органами вкуса, и органами обоняния. Последние по своей чувствительности намного превосходят органы обоняния позвоночных животных. Одной из разновидностей хеморецепторов считаются гигрорецепторы, с помощью которых животные определяют влажность воздуха. Очень часто гигрорецепторы объединяются с терморецепторами в сложные структуры — термогигрорецепторные органы. Особую группу составляют фоторецепторы (см. ниже).

Основу рецепторного аппарата составляют одиночные сенсиллы — чувствительные клетки, расположенные в гиподерме. С ними всегда связан модифицированный участок кутикулы. Клетка на свободном конце несет собственно чувствительный отросток (модифицированную ресничку, дендрит), который тесно связан с кутикулярной структурой той или иной формы и конструкции. От клетки к нервной системе отходит длинный аксон. Сенсилла может быть образована всего одной чувствительной клеткой, однако часто встречаются и сложные сенсиллы, в состав которых входит значительное количество чувствительных клеток. Сенсиллы на поверхности тела располагаются поодиночке или объединяются в

сложные органы чувств (упоминавшиеся выше Джонстоновы и тимпанальные органы, сложные глаза).

В целом сенсиллы достаточно равномерно распределяются по поверхности тела, однако есть несколько участков, где их концентрация оказывается максимально высокой. Это, прежде всего, сляжки (А II) и лапки ходных ног, на которых в большом количестве локализуются самые разные механо- и хеморецепторы (в частности, органы вкуса).

Большинство сенсилл имеет вид разнообразных щетинок, подвижно сочлененных с окружающей кутикулой, однако широко распространены и более сложные конструкции кутикулярного вооружения сенсилл — колоколовидные органы, воспринимающие давление на кутикулу, многочисленные сколопальные органы, составляющие основу органов слуха (Джонстоновы органы, тимпанальные органы). Кутикулярные стенки хеморецепторов в той или мере перфорированы.

Фоторецепторы Нехарода представлены структурами двух типов — простыми (дорсальными) глазами (ocelli) и сложными, или фасетированными глазами (см. с. 000). Дорсальные глаза, чаще всего в количестве трех, обычно располагаются на спинной стороне головы. Правда, есть они не у всех Нехарода, многие представители этого таксона их вторично утратили. Считается, что эти фоторецепторы регистрируют изменение уровня освещенности. Однако есть данные, что они принимают участие и в определении направления на источник света.

Степень развития сложных, или фасетированных глаз преимущественно определяется образом жизни и поведения — формы, обитающие на открытых пространствах, активно передвигающиеся, хищники, как правило, обладают крупными глазами, состоящими из десятков, а то и сотен омматидиев. Такие органы зрения обеспечивают их владельцам возможность не только воспринимать цветное изображение конкретных предметов, но и очень широкий обзор. Напротив, у форм, ведущих скрытный образ жизни — обитателей почвы, подстилки, паразитов и т. п. — сложные глаза часто подвергаются частичной (уменьшается количество омматидиев, глаза «распадаются» на несколько отдельных глазков) или полной редукции.

Нехарода раздельнополы. Их половая система представлена парными гонадами и системой протоков той или иной сложности, а также наружными придатками, которые могут использоваться для переноса сперматофоров, а иногда и для настоящего внутреннего оплодотворения (см. ниже).

Женская половая система представлена двумя яичниками, каждый из которых состоит из нескольких яйцевых трубочек (овариол). Овариола подразделяется на несколько морфологически и функционально различающихся отделов. Проксимальное положение занимает длинный нитевидный участок — терминальный элемент. Далее следует гермарий — зона размножения предшественников половых клеток — гониев и начала формирования яиц. Ее сменяет втеллярий, в котором в развивающихся яйцеклетках протекает накопление желтка. У разных представителей Нехарода эти процессы до-

вольно сильно разнятся, что позволяет специалистам различать несколько типов овариол. В дистальной, наиболее вздутой части каждой овариолы располагается сформированная «яйцеклетка», уже одетая защитной оболочкой — хорионом (см. ниже).

Дистальные концы яйцевых трубочек объединяются и образуют два латеральных яйцевода. Последние, в свою очередь, сливаясь, дают начало непарному медиальному яйцеводу, который заканчивается первичным, или истинным гонопором. Сам гонопор располагается на границе 7 и 8-го сегментов (примечание <sup>101</sup>).

Этот самый примитивный тип строения половой системы встречается всего лишь у некоторых *Neharoda*, потому что во всех остальных случаях половые протоки самки удлиняются за счет впячивания вентральной поверхности брюшка. Оно может представлять собой простую копулятивную, или половую сумку, в которую открывается первичный гонопор и в которой происходит оплодотворение яиц. При этом все остальные органы женской половой системы фактически остаются снаружи (яйцеклады, наружные отверстия протоков придаточных желез) (см. с. 000). Однако очень часто зона инвагинации целиком охватывает стерниты 8 и 9-го половых сегментов и превращается в сложно устроенную половую сумку (см. с. 000 и рис. 118). В этом случае в нее заключены все наружные органы женской половой системы. Иногда же это впячивание преобразуется в сложную систему протоков.

Помимо яичников и яйцеводов в состав половой системы самок включаются и другие образования. Практически рядом с медиальным яйцеводом располагается семяприемник (сперметека) и добавочные (коллатеральные) железы. Их секрет большей частью расходуется на формирование кладки яиц. Снаружи на половых сегментах располагается яйцеклад. Он состоит из трех пар створок. Считается, что первые две пары створок соответствуют сериальным гомологам (конечностям) половых сегментов (см. с. 000).

Мужская половая система представлена двумя семенниками, каждый из которых образован скоплением плотно упакованных и одетых общей эпителиальной оболочкой семенных трубочек, или семенных фолликулов. Последние открываются в парные семяпроводы, дистальные концы которых расширены и превращены в семенные пузырьки. За семенными пузырьками оба протока снова сужаются и принимают в себя короткие протоки парных придаточных желез. Далее они, объединяясь, впадают в общий семяизвергательный канал. Последний имеет эктодермальное происхождение и представляет собой глубокое впячивание покровов заднего края 9-го сегмента. Как уже говорилось выше (см. с. 000), края этого отверстия разрастаются, что приводит к формированию настоящего трубчатого копулятивного органа, состоящего из фаллобазы и эдегуса. Копулятивный аппарат с сопровождающими его придатками в свою очередь располагается на дне широкого впячивания — половой сумки (см. с. 000).

Приведенная выше схема строения мужской половой системы в том или ином виде присуща многим представителям Нехарода, однако, у ряда форм встречаются и другие варианты ее организации. Так у некоторых прямокрылых (кузнечики), самцы которых продуцируют крупные сперматофоры, трубчатый копулятивный орган заменяется несколькими лопастями, окружающими половое отверстие. Иногда вместо фаллобазы и эдеагуса формируется сложный копулятивный аппарат, разделенный на ф а л л о м е р ы. У представителей таксона Dictyoptera (богомолы, термиты и «тараканы» см. с. 000), как правило, имеется три таких фалломера, обычно вооруженных мощными склеритами.

В то же время самые архаичные формы (протуры из «Entognatha», поденки и некоторые другие представители Insecta) лишены даже общего семяизвергательного канала. Оба их семяпровода открываются самостоятельно на концах двух копулятивных органов, возникших независимо и не гомологичных эдеагусу остальных Нехарода.

Только у некоторых примитивных Нехарода (например, у Collembola из «Entognatha») сохраняется типичное наружно-внутреннее оплодотворение, осуществляемое с помощью сперматофоров, откладываемых во внешнюю среду. У более продвинутых форм сперматофоры сохраняются, однако самке они передаются самцом непосредственно во время акта спаривания. И, наконец, у многих имеет место настоящая копуляция, когда в половые протоки самки (иногда непосредственно в семяприемник, иногда в вагину) самец с помощью совокупительного аппарата вводит жидкую сперму.

Физиологически созревшие «яйцеклетки», а в действительности еще не претерпевшие деления созревания ооциты II порядка, поступают в вагину (яйцевую камеру). Когда они проходят мимо отверстия протока сперматеки, оттуда выделяется небольшая порция спермы. Сперматозоиды могут проникнуть в ооцит II порядка только через небольшое отверстие в хорионе — микропиле. О с е м е н е н и е ооцита запускает процесс деления созревания. В результате ооцит II порядка превращается в зрелую гаплоидную яйцеклетку, в которой кроме собственного пронуклеуса содержится еще и мужское гаплоидное ядро. Собственно, слияние пронуклеусов и есть момент о п л о д о т в о р е н и я яйцеклетки.

Яйца в подавляющем большинстве случаев откладываются во внешнюю среду, где и осуществляется все последующее развитие. Богатые желтком (эндолецитальные) яйца претерпевают меробластическое (поверхностное) дробление<sup>96</sup>.

Постэмбриональное развитие у представителей разных таксонов Нехарода протекает различно. В абсолютном большинстве случаев из яйца вылупляется организм, обладающий полным набором туловищных сегментов. Т. о. анаморфоз (см. с. 000), как архаичный способ развития, шестиногими практически полностью утрачен. Исключение, возможно, составляют лишь представители Protura («Entognatha»), у которых из яйца вылупляется организм с неполным набором сегментов. Недостающие сегменты (9–11-й) становятся заметными лишь в процессе последующих линек<sup>97</sup>.

Развитие всех остальных Нехарода протекает по одному из трех вариантов. Так называемое **аметаболическое**, или прямое развитие, свойственно первичнобескрылым формам (и «Entognatha», и Insecta). В этом случае из яйца выходит ювенильный организм, отличающийся от взрослого лишь размерами и неполовозрелостью. Последующее развитие, сопровождающееся серией линек, фактически сводится лишь к росту организма и окончательному формированию его половой системы.

Для всех крылатых шестиногих характерно развитие с метаморфозом той или иной сложности и глубины. Традиционно выделяют две группы — формы, развивающиеся с неполным метаморфозом («Hemimetabolaе») и формы, претерпевающие полный метаморфоз («Holometabolaе»). В первом случае яйцо покидает миниатюрный, лишенный крыльев и неполовозрелый организм. Обычно после третьей линьки на сегментах груди появляются совсем маленькие зачатки крыльев. В процессе последующего развития от линьки к линьке увеличиваются размеры тела, формируется половая система и, самое главное, постепенно увеличиваются зачатки крыльев («крыловые треугольники»). Однако дефинитивных размеров они достигают только после последней линьки. Ювенильные формы, не достигшие половой зрелости, обычно называются **нимфами**, а половозрелый организм с полностью развитыми и функционирующими крыльями, но утративший способность расти и линять — **имаго**.

Обычно различают две формы неполного метаморфоза. **Паурометаболическое** развитие, свойственное тараканам (Blatoptera), прямокрылым (Orthopteroida), клопам (Heteroptera) и некоторым другим примитивным крылатым Нехарода, полностью соответствует описанному выше. Нимфы в этом случае очень похожи на взрослых особей и часто (но не всегда) ведут сходный образ жизни.

Несколько иначе протекает развитие стрекоз (Odonata) и поденок (Ephemeroptera), ювенильные стадии которых обитают в воде. Это обстоятельство способствовало приобретению ими ряда специфических чисто провизорных структур, которые не сохраняются у взрослых организмов. Примером могут служить трахейные жабры личинок поденок, ректальные и трахейные жабры личинок стрекоз, специфический ловчий аппарат последних — так называемые маски (подробнее см. с. 000). Внешне эти ювенильные организмы очень мало похожи на взрослых особей. Часто их и называют не нимфами, а **наядами**. Собственно, превращение последней стадии наяды в имаго протекает сложнее, чем в предыдущем случае — оно сопровождается не только «достройкой» одних органов, но и резорбцией или перестройкой других. Такой тип метаморфоза получил название собственно **гемиметаболического** развития.<sup>98</sup>

Для всех высших Нехарода характерно **голометаболическое** развитие. Этот тип метаморфоза включает последовательную смену нескольких фаз: яйцо → **личинка** (larva) → **куколка** (puppa) → **имаго** (imago), или взрослый организм. Личиночная фаза включает смену нескольких стадий (возрастов) Переход от одного возраста к другому сопровождается линькой. Та-

ким способом осуществляется рост личинок, но никаких серьезных преобразований в их строении при этом не происходит. Все метаморфные процессы, в результате реализации которых и формируется взрослый организм, осуществляются на фазе куколки. При этом часто значительная часть провизорных (личиночных) органов подвергается полной резорбции. Вместо них *de novo* формируются органы, свойственные имаго — специализированные ротовые аппараты, мышцы крылового мотора и крылья, вся половая система и т. д. И по своему строению, и по своей биологии взрослые голометаболические Нехарода часто совершенно не похожи на собственных личинок (подробнее см. с. 000).

Система Нехарода в настоящее время не может рассматриваться как окончательно устоявшаяся, что находит свое отражение в учебниках и учебных пособиях, написанных разными авторами. Сказанное относится к таксонам практически всех уровней. С одной стороны, постоянно пополняются наши сведения о видовом составе рассматриваемой группы — в научной литературе регулярно публикуются описания новых, ранее неизвестных видов. С другой же, столь же постоянно пересматриваются положение в системе и состав таксонов высокого ранга (отрядов и выше).

Традиционно принимавшееся и до сих пор встречающееся в некоторых учебных пособиях разделение насекомых (Insecta) на первичнобескрылых (Apterygota) и крылатых (Pterygota) далее сохраняться не может. Значительно лучше обосновано существование двух других группировок — уже упоминавшихся выше Entognatha и Ectognatha, различающихся по положению ротовых частей на голове (см. с. 000). В состав группы Entognatha включают три таксона: Protura (протуры, или бессяжковые), Collembola (ногохвостки) и Diplura (двуххвостки). Последних, однако, сейчас часто разбивают на два самостоятельных, равноценных таксона — Campodeina и Japigina.

Группу Ectognatha (именно за ними ныне сохраняется старое название Insecta, или настоящие насекомые) некоторое время разделяли на «Apterygota» и «Pterygota», или первичнобескрылых и крылатых насекомых. К первым относились Tysanura (щетинокхвостки), ко вторым — все остальные насекомые, в том числе и те, которые утратили крылья вторично, как это имеет место у некоторых нидиколов (блох) и паразитов (вшей).

Однако и этот вариант системы оказался недолговечным, ибо выяснилось, что «щетинокхвостки» представляют собой сборную группу. В настоящее время таксон Insecta разделяют на два субтаксона: Archaeognatha и Dicondylia.

К первым относятся открыточелюстные, первичнобескрылые насекомые, челюсти которых соединяются с головной капсулой лишь с помощью одного мышелка (монокондилия). Считается, что это древнее состояние рассматриваемого признака. Вторые включают все остальные известные виды насекомых, в том числе ряд бывших «щетинокхвосток». Все эти формы объединяет то, что их верхние челюсти (Md) соединяются с головной капсулой двумя мышелками (дикрокондилия) (см. рис. 128, Б и с. 000). Двумышелковые «щетинокхвостки» составляют таксон Zygentoma (см. с. 000), которому противопоставляется огромная группа

«Pterygota», включающая около 30 таксонов высокого ранга, соответствующих рангу отрядов.

*Материал.* Для знакомства с Hexapoda можно использовать самые разные формы, как легко добываемые в природе, так и культивируемые в лабораторных условиях. Главное, чтобы на этом материале можно было бы наглядно продемонстрировать особенности внешнего и внутреннего строения насекомых и основные варианты их постэмбрионального развития.

Из числа первичнобескрылых насекомых легко доступны представители таксона *Zygentoma Lepisma saccharina*. Заранее отловленных и зафиксированных в 70°-ном спирте насекомых используют как раздаточный материал.

Для знакомства с внешней морфологией крылатых Hexapoda удобнее всего использовать крупных жуков (Coleoptera) или «тараканов» («Blattoidea») (см. с. 000). Жуки, например, *Dityscus marginalis*, могут быть собраны летом в пригородных водоемах и зафиксированы 70°-ным спиртом.

Крупные тараканы давно превратились в объект лабораторного и любительского культивирования. Для занятий наиболее удобен африканский мраморный таракан *Nauphoeta cinerea*, но можно использовать и вполне «традиционную» форму — американского таракана *Periplaneta americana*, лабораторные культуры которого также широко распространены. Тараканов удобнее всего использовать и для вскрытия.

Для знакомства с основными типами ротовых аппаратов следует заранее изготовить постоянные тотальные препараты. В качестве примера ортоптероидного ротового аппарата можно продемонстрировать ротовые части все тех же тараканов. У предварительно заморенных тараканов отрезают головы и на несколько дней оставляют их при комнатной температуре в воде. После этого ротовые части легко отчленяются от головной капсулы. После фиксации и обезвоживания из них без окрашивания изготавливают тотальные препараты.

Аналогичным образом следует обработать ротовые части рабочей пчелы. Для изготовления препаратов из ротовых частей комаров и бабочек отпрепарированные головы насекомых используют целиком. Лишь перед заключением в бальзам у комара комплекс колющих «стилетов» выводят из канала нижней губы, а у бабочек две galea, собственно и образующие хоботок, разделяют и разводят в стороны.

Материал для изучения разных типов метаморфоза можно подготовить в виде музейных банок, в которых монтируются несколько стадий ювенильных фаз развития и соответствующие имаго. Знакомство с паурометаболическим типом развития можно проводить на очень широком круге форм. Прежде всего, можно использовать имеющуюся культуру тараканов. Но для того, что расширить круг рассматриваемых объектов, предпочтительнее использовать представителей отряда Orthoptera. Материал по прямокрылым собирают летом в природе. Достаточно обычны и лабораторные культуры *Locusta migratoria*. Из Heteroptera, которых также собирают летом, удобнее всего использовать крупных водных клопов (*Nepa*, *Notonecta*, *Ranatra*) или крупных щитников (Pentatomidae). Гемиметаболическое тип развития следует продемонстрировать на примере любых стрекоз.

Объекты для демонстрации особенностей голометаболического развития следует подбирать так, чтобы можно было продемонстрировать разные типы личинок (эруковидные и камподеовидные личинки жуков, гусеницы бабочек, безногие личинки мух и т. п.) и куколок (свободные куколки жуков, покрытые куколки бабочек, пупарии мух и т. д.).

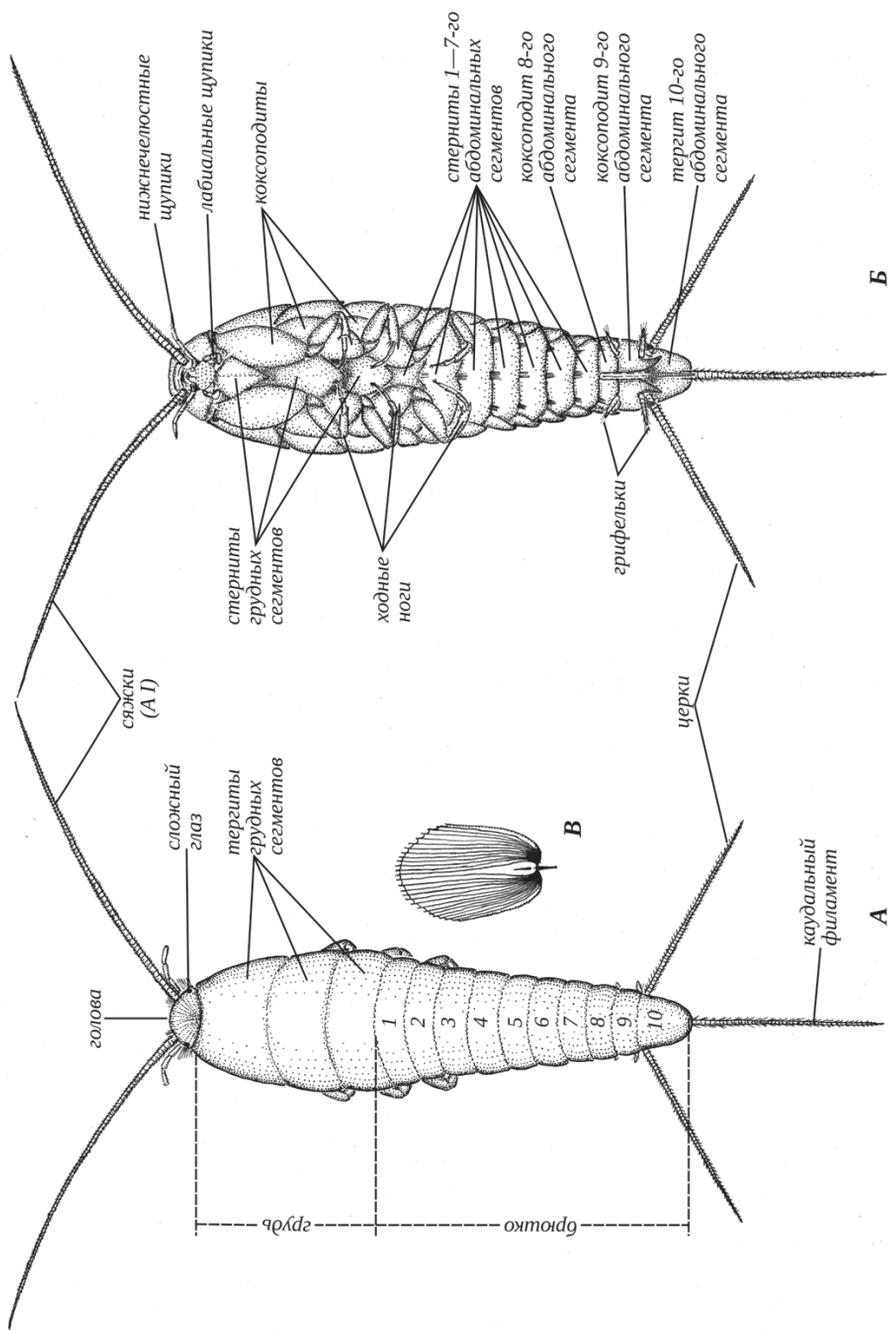
## **ОБЪЕКТ — внешняя морфология чешуйницы** ***Lepisma saccharina*** (рис. 103, А–В; 104, А, Б)

*Методические указания.* Студентам выдается на руки раздаточный материал — фиксированные взрослые насекомые помещаются в небольшое количество жидкости в маленькие чашки Петри. Обязательно использование бинокля с осветителями. Объекты рассматривают в падающем свете. Необходимо познакомиться с внешним строением чешуйницы и зарисовать ее с дорсальной и вентральной сторон. Следует обратить внимание на различия в строении заднего конца тела самок и самцов.

Взрослые насекомые достигают 12–14 мм в длину. Их слегка уплощенное тельце расширено в передней трети и далее плавно сужается по направлению к заднему концу. Хорошо выражены все три тагмы. Короткая *голова* слегка вытянута в поперечном направлении. Имеется пара очень маленьких, сильно редуцированных *сложных глаз*, расположенных на заднебоковых краях головы. Простые глазки (ocelli) у рассматриваемого вида отсутствуют. *Сяжки (А I)* нитевидные, очень длинные и состоят из большого количества колец. Их основания широко расставлены. Компактный ротовой аппарат грызущего типа занимает нижнюю поверхность головы. *Нижнечелюстные щупики* (щупики Мх I) относительно длинные (5-члениковые). Они часто выступают из-под головы вперед и вбок и бывают хорошо видны при рассматривании насекомого с дорсальной стороны. *Лабialsные щупики* (щупики Мх II), напротив, заметно короче и сверху не видны. Их можно рассмотреть только со стороны вентральной поверхности. Они 3-члениковые. Последний, концевой членик заметно вздут.

Резкой границы между *грудью* и *брюшком* нет, хотя три торакальных сегмента заметно крупнее абдоминальных. Сверху грудные сегменты прикрыты гладкими *тергитами* и не несут никаких придатков. Вентрально на каждом грудном сегменте располагается по паре хорошо развитых *ходных ног*. Последние характеризуются очень мощным развитием *тазиков*. Между тазиками расположены относительно крупные *стерниты* неправильной пятиугольной формы.

Формально брюшко состоит из 11 члеников, однако в его строении уже проявляется тенденция к редукции самых задних сегментов. Пока это касается лишь тельсона и последнего 11-го сегмента. Первый исчезает практически полностью, а от второго остается лишь крошечный тергит, который обычно называют эпипроктом, поскольку он прикрывает анальное отверстие с дорсальной стороны. Вниз, на вентральную сторону по бокам от него опускаются два отростка — парапрокты. А назад от рудиментарного тергита отходит непарный *каудальный филламент*. Последний у *Zygentoma* всегда хорошо развит. Латерально от 11-го сегмента отходят еще и длинные нитевидные *церки*, которые фактически причленяются уже к парапроктам. Рассмотреть все описанные выше детали можно, только удалив хорошо развитый *тергит 10-го абдо-*

Рис. 103. *Lerisma saccharina*, самка.

*A* — внешний вид с дорсальной стороны, 1–10 — тергиты абдоминальных сегментов; *B* — внешний вид с вентральной стороны; *B* — чешуйка.

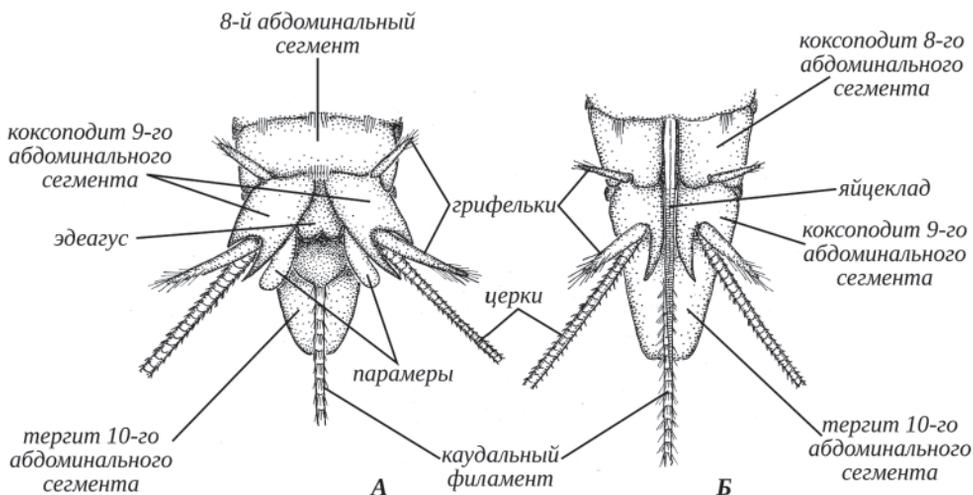


Рис. 104. Задний конец брюшка *Lepisma saccharina*, вид с вентральной стороны. А — самец; Б — самка.

минального сегмента, который в виде оттянутого назад козырька прикрывает весь задний конец тела сверху.

Прегенитальные сегменты брюшка (1–7-й) *L. saccharina* лишены каких-либо крупных придатков, в частности грифельков. Последние в количестве двух пар располагаются только на половых сегментах (8- и 9-м).

Генитальные сегменты несут специализированные половые придатки, которые у представителей рассматриваемой группы, в том числе и у *Lepisma saccharina* устроены еще очень просто (рис. 104, А, Б).

У самок вся вентральная поверхность половых сегментов (8-й и 9-й) образована сильно разросшимися *коксоподитами*. Именно к ним латерально причленены упоминавшиеся выше палочковидные, богато опушенные щетинками *грифельки*. А вот медиально на этих же пластинках располагаются особые выросты — гонапофизы, которые, частично срастаясь, частично же тесно прилегая друг к другу, образуют *яйцеклад*. Гонапофизы, также как и грифельки, считаются дериватами брюшных конечностей.

Копулятивные органы самцов устроены относительно просто. Снаружи без дополнительной препаровки можно рассмотреть расположенный на 9-м сегменте копулятивный аппарат, в частности раздвоенный на конце *эдеагус*. По бокам от него располагаются крупные придатки, которые, по-видимому, гомологичны гонапофизам 9-го сегмента самок. У самцов их называют *парамерами*. Закругленные свободные концы последних выступают из-под *коксоподитов 9-го сегмента*. Сами же коксоподиты имеют сложную форму. Задний край каждого из них несет по глубокой вырезке. На дне этих вырезов и крепятся крупные грифельки второй пары.

*Lepisma saccharina* — сахарная чешуйница [Arthropoda (тип): Mandibulata: Tetraconata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda (надкл.): Insecta (= Ectognatha) (кл.): Dicondylia: (Apterygota): Zygentoma (отр.): Lepismatidae (сем.)] — широко распространенный вид, уже давно превратившийся в постоянного спутника человека. Этих небольших подвижных насекомых часто называют «серебряными рыбками» за их металлически-серебристую окраску и быстрые, изысканные движения. В жилище человека они обычно облюбовывают затененные места в которых поддерживается достаточно высокая влажность (прежде всего ванны и туалетные комнаты). Виды, живущие в природе, используют разнообразные пищевые ресурсы: это и органический детрит, и мицелии грибов, и встречающиеся во влажной почве и подстилке водоросли. Синантропные формы (*Lepisma saccharina* лишь одна из них), в основном используют различный органический детрит, скапливающийся вместе с пылью. При наличии открытого доступа к пищевым продуктам могут повреждать и их. Известны случаи, когда чешуйницы серьезно повреждали старые книги, переплеты которых были проклеены еще обычным клейстером.

Для чешуйниц характерно типичное наружно-внутреннее оплодотворение — самец во внешнюю среду откладывает сперматофор, который позднее подбирает самка. При этом некоторые виды, в том числе и *Lepisma saccharina*, демонстрируют довольно сложное половое поведение. В частности, самцы рассматриваемого вида откладку сперматофора сопровождают созданием вокруг него специальной паутиной сети. Для того чтобы добраться до сперматофора самка обязательно должна двигаться под этими нитями. Собственно, прикосновение паутинных нитей к спине самки и служит специфическим сигналом, запускающим цепочку поведенческих реакций самки, связанных с подбором сперматофора и введением его в половые протоки.

Осемененные самки откладывают оплодотворенные яйца поодиночке, отыскивая для этого укромные щели, трещины в субстрате и т. п. Из яиц выходят молодые особи, морфологически очень похожие на взрослых насекомых. Однако между ювенилями и имаго есть и заметные различия. Прежде всего, это касается покровных структур. У покинувших яйца особей на поверхности тела полностью отсутствуют чешуйки, столь характерные для покровов взрослых насекомых. У *Lepisma saccharina* настоящие чешуйки (рис. 103, В). начинают появляться только после третьей линьки. Количество линек, претерпеваемых насекомым в процессе постэмбрионального развития, непостоянно и может быть весьма значительным (10 и более). Более того, насекомые сохраняют способность линять и после достижения половой зрелости, что для Hexapoda в целом не характерно.

## Pterygota (крылатые насекомые)

В составе Dicondylia все крылатые насекомые (Pterygota) противопоставляются первичнобескрылым Zygentoma, широко распространенный представитель которых (*Lepisma saccharina*) рассмотрен выше.

Pterygota, или крылатые насекомые — огромная группировка, объединяющая абсолютное большинство всех известных вымерших и современных шестиногих. Важнейшая синапоморфия Pterygota — приобретение крылового аппарата, включающего сами крылья, специализированные элементы наружного скелета, служащие опорой для крыльев, и, наконец, не менее специализированную группу мышц (крыловой мотор), обеспечивающую работу крыльев. Приобретение способности к активному полету неизбежно отразилось на всем уровне организации насекомых, что сопровождалось, в первую очередь, совершенствованием нервной

системы и сложнейшей специализацией органов чувств. Все это вместе взятое обусловило и фантастический эволюционный успех рассматриваемой группы. Широчайшая адаптивная радиация сопровождалась интенсивным формообразованием (по числу видов Нехарода заметно превосходят все остальные группы многоклеточных животных) и освоением самых разнообразных мест обитания — от арктической тундры, до пустынь и высокогорья. Оказались заселенными и пресноводные континентальные водоемы. Широкое распространение среди крылатых насекомых получает паразитизм. Очень многие из них осваивают высшие растения, причем не только как источник пищевых ресурсов, но и как постоянную среду обитания.

### **ОБЪЕКТ — жук плавунец окаймленный *Dytiscus marginalis*** (рис. 105, А, Б; 106; 107, А, Б)

*Методические указания.* Студентам выдается на руки раздаточный материал — фиксированные взрослые насекомые, у которых предварительно либо удалена, либо сильно отогнута одна из элитр и расправлено соответствующее летательное крыло. Такого жука рассматривают и зарисовывают со спинной стороны. Если в раздаточном материале есть жуки с нерасправленными крыльями, то студенты могут самостоятельно осторожно расправить одно из летальных крыльев и познакомиться со способом его «упаковки».

Будучи практически постоянными обитателями водоемов, плавунцы прекрасно адаптированы к жизни и активному движению в толще воды. Их тело имеет почти идеальную обтекаемую форму. Границы между тагмами максимально сглажены, так что контуры тела приобретают форму почти правильного эллипса (рис. 105, А, Б).

При рассматривании насекомого сверху *голова* (собственно головная капсула) кажется короткой и широкой. Она дугообразно изогнута и несет по бокам два крупных *сложных глаза*. Это впечатление обусловлено тем, что вся фронтальная часть поверхности головы расположена почти отвесно и сверху практически не видна. Для того чтобы ее рассмотреть, нужно либо очень аккуратно голову насекомого отогнуть препаровальной иглой наверх, либо слегка повернуть всего жука. При этом становится видно, что значительная часть передней поверхности головы образована короткой, но широкой пластинкой — *клипеусом*, или наличником. Верхняя граница наличника как раз и проходит по уровню переднего края глаз. К нижнему (переднему) краю наличника прикреплена *верхняя губа* (labrum), которая спереди прикрывает набор обращенных вниз ротовых конечностей (подробнее см. с. 000). Спереди удается рассмотреть лишь кончики мандибул и 2 пары *щупиков* — более длинные *нижнечелюстные* (максиллярные) и более короткие *нижнегубные* (лабиальные). Перед передними краями глаз, по бокам от клипеуса расположены основания *сяжков* (А I).

Собственно, задний край головной капсулы при рассматривании сверху тоже не виден, так как до уровня заднего края глаз он прикрыт тергитом 1-го грудного сегмента — переднеспинкой.



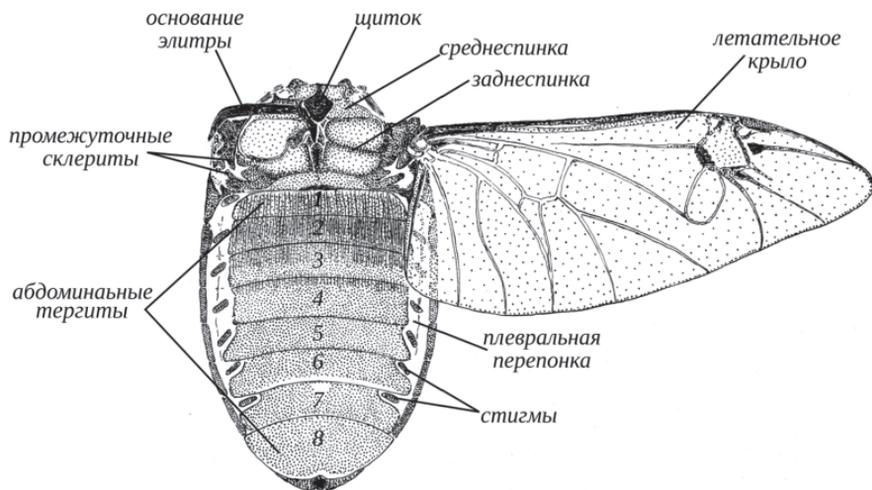


Рис. 106. *Dytiscus marginatus*. Дорсальная поверхность средне- и заднегруди и живота. Голова и переднегрудь удалены. Правая элитра полностью удалена, левая срезана по самое основание, но так, чтобы сохранилось югальное сочленение, правое летательное крыло расправлено, левое — ампутировано до сочленовных склеритов, 1–8 — тергиты 1–8-го абдоминальных сегментов.

Три сегмента торакса развиты не одинаково. Это же относится и к элементам их наружного скелета. 1-й торакальный сегмент, или переднегрудь развит хорошо и сохраняет подвижное сочленение с последующими сегментами. Сверху он прикрыт сплошным, подвергшимся мощной склеротизации тергитом — *переднеспинкой* (ПСП). ПСП плавунца имеет трапециевидную форму — ее расходящиеся в стороны боковые края плавно продолжают дугообразную линию закругленной спереди головы. Боковые края ПСП в виде узкого канта, называемого *эпиплеврой*, подогнуты на брюшную сторону и достигают *плевритов переднегруди*. Последние представлены твердыми склеритами, которые простираются до основания конечностей 1-й пары и перекрывают значительную часть вентральной поверхности переднегруди. Сравнительно небольшой *стернит переднегруди* занимает срединное положение. Медиально на стерните расположен направленный назад *зубовидный отросток*. Он разделяет *тазиковые ямки*, на дне которых крепятся шаровидные *коксы* (тазики) *ходных ног 1-й пары*, а его свободный задний конец входит в соответствующее углубление на переднем краю *стернита среднегруди*. Конечности 1-й пары имеют стандартный набор члеников (см. с. 000 и 000), но их внешний вид заметно различается у самок и самцов. У первых они сохраняют типичное строение, свойственное ходным ногам Нехарода, у вторых же они превращаются в специальный «хватательный» аппарат, используемый для удерживания самки во время спаривания (подробнее см. с. 000).

Следующий торакальный сегмент — среднегрудь развит относительно слабо, и, главное, он тесно интегрирован с третьим торакальным сегментом — мощно развитой заднегрудью (рис. 105, Б; 106; 108, Б). С дорсальной стороны среднегрудь почти полностью прикрыта задним краем ПСП и сильно модифицированными крыльями 1-й пары — *элитрами*, или надкрыльями. Последние сильно склеротизованы, жесткие и практически достигают заднего конца брюшка. Их боковые края также подогнуты на брюшную поверхность и образуют узкие канты — *эпилевры*, которые сходят на нет лишь на самом заднем конце элитр. Элитры самцов практически гладкие, у самок же, как правило, по наружной поверхности каждого надкрылья тянутся довольно узкие продольные валики.

Единственный участок *среднеспинки* (тергита среднегруди), который не защищен элитрами, это расположенный медиально между их основаниями маленький треугольник — так называемый *щиток*, или skutellum). Соответственно, он также подвергся сильной склеротизации. Остальные участки среднеспинки остаются относительно мягкими и эластичными. В приращении надкрыльев к среднегрудю участвуют занимающие латеральное положение по отношению к среднеспинке небольшие промежуточные склериты. Скелетные элементы вентральной поверхности среднегруди, напротив, сильно склеротизованы. У плавунцов передне- и среднегрудь с вентральной стороны по бокам разделены глубокими поперечными впадинами, задние стенки которых и образуют относительно крупные *плевриты среднегруди*. Медиальное положение между ними занимает небольшой *стернит среднегруди*. К его заднебоковым участкам приращаются *тазики (коксы) ходных ног 2-й пары*. Последние заметно длиннее конечностей 1-й пары, но при этом сохраняют все признаки типичной ходной ноги.

Наиболее мощного развития из числа торакальных сегментов достигает заднегрудь. Это обусловлено, прежде всего, тем, что именно на этот сегмент у жуков вообще, а у плавунцов особенно, ложится основная локомоторная нагрузка. *Заднеспинка*, которая целиком прикрыта элитрами, не подвергается полной склеротизации — часть ее поверхности остается мягкой и эластичной, тогда как на остальной располагаются несколько пар твердых склеритов. Латерально от них располагаются парные склериты сочленения крыльев.

С вентральной стороны передне-боковое положение занимают относительно небольшие *плевриты заднегруди*, тогда как весь срединный участок представляет собой очень крупный *стернит*, который своим задним краем срастается с такими же крупными и плоскими *коксами (тазиками 3) конечностей 3-й пары*. Ноги этой пары у плавунцов преобразованы в конечности плавательного типа (подробнее см. с. 000).

Крылья заднегруди, или *летательные крылья* сохраняют типичное, свойственное летающим насекомым перепончатое строение. Количество жилок, однако, по сравнению с более архаичными представителями Нехарода, уменьшено (рис. 106; для сравнения см. с. 000 и рис. 110, А). Подвижное сочленение крыла с сегментом обеспечивает группа мелких *промежуточных склеритов*.

Летательные крылья плавунцов, как, впрочем, и других летающих жуков, в рабочем расправленном состоянии обладают относительно большой площадью и не помещаются под элитрами. В спокойном состоянии каждое летательное крыло обычно сложено особым образом. Само крыло при этом сильно отогнуто назад так, что его передний (фронтальный), край расположен параллельно боковому краю брюшка. Свободный (задний) участок проксимального отдела крыла по одной из так называемых анальных жилок подгибается вниз. Дистальная же треть, которая при отведении крыла назад вообще оказывается за границей заднего конца тела, напротив, отгибается вверх и вперед, причем самый кончик крыла перегибается дважды. После завершения этого этапа крыло еще два раза складывается продольно.

На грудных сегментах располагаются и 2 пары стигм, исходно приуроченных к средне- и заднегрудю. Однако при поверхностном осмотре увидеть их не удастся, так как они вторично переместились в глубокие складки между сегментами.

В строении брюшка плавунцов проявляется ряд специфических особенностей, обусловленных водным образом жизни этих насекомых. Очень характерна форма этой тагмы — дорсальная поверхность брюшка сильно уплощена и даже немножко вогнута, тогда как вентральная, напротив, отчетливо выпуклая. Благодаря такой форме между дорсальной поверхностью абдомена и элитрами остается довольно обширное пространство — субэлитральная полость. В последней не только располагаются сложенные в покое летательные крылья, но и остается достаточно места для запасов воздуха, который используется жуком для дыхания под водой (подробнее см. с. 000). Именно с этим обстоятельством связано некоторое изменение в соотношении размеров элементов наружного скелета сегментов брюшка и в их положении на поверхности тела. *Абдоминальные тергиты* (рис. 106) относительно невелики и заметно уступают по своим размерам *стернитам* (рис. 105, Б). Кроме того, в отличие от последних они очень слабо склеротизованы и сохраняют гибкость и эластичность.

На дорсальную поверхность переместились и плевриты. Небольшие плевральные склериты лучше развиты на задних сегментах брюшка, тогда как на самых передних они очень узки и плохо заметны. Между плевритами и тергитами

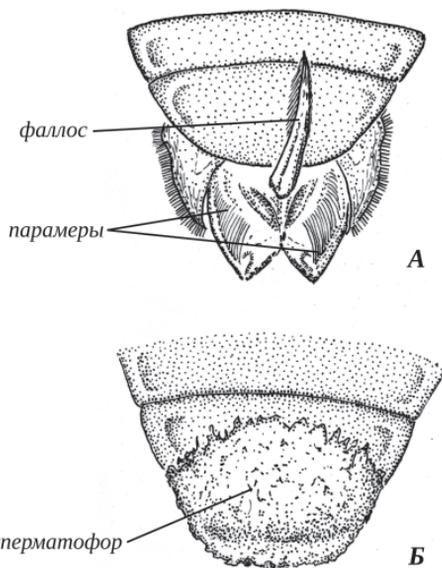


Рис. 107. Задние концы тела самца и самки *Dytiscus marginatus*.

А — копулятивный аппарат самца; Б — задний конец брюшка осемененной самки со сперматофором.

залегает мягкая *плевральная перепонка*. Она, как правило, хорошо заметна, ибо не пигментирована и остается светлой (практически белой). Расположенные на ней *стигмы* брюшных сегментов открываются, таким образом, непосредственно в субэлитральную полость, в которой находится запас воздуха. В отличие от перепонки край стигмы (перитрема) хорошо склеротизован и снабжен сложным фильтрационным аппаратом.

В составе брюшка отчетливо различимы лишь 8 сегментов, что соответствует количеству тергитов на спинной поверхности. Их тоже 8. Что же касается стернитов, то их всего 7. Причем хорошо развиты и различимы снаружи только 6. Практически полностью редуцируется стернит 1-го брюшного сегмента — его остатки тесно связаны с мощно развитым стернитом заднегруди (см. выше). Соответственно, первый склерит, который виден на вентральной поверхности абдомена, является стернитом 2-го сегмента.

Завершает ряд стернитов на брюшке 7-й стернит. 8-й стернит сильно специализирован и превращен в «половой клапан», прикрывающий вход в половую сумку. Рассмотреть его снаружи не удастся.

Скелетные элементы 9-го сегмента, и связанные с ними половые придатки, в том числе, и весь мужской совокупительный аппарат, в спокойном состоянии обычно не видны. Правда, иногда попадаются самцы с выдвинутыми наружу копулятивным аппаратом и параметрами (см. рис. 107, А). Жесткий и заостренный на конце *фаллос* состоит из двух способных раздвигаться при прохождении сперматофора пластинок — вентральной и дорсальной. В активном состоянии он подогнут вниз и вперед. Две пластинчатые *параметры*, снабженные гребнями из щетинок, наоборот, отогнуты назад.

Рассмотреть наружные половые органы самок без специальной препаровки невозможно.

## **ОБЪЕКТ — дифференциация торакальных конечностей самца** ***Dytiscus marginalis* (рис. 108, А, Б)**

*Методические указания.* Специализированные конечности 1-й пары самцов следует выставить под бинокляром на демонстрацию. Плавательную конечность 3-й пары можно зарисовать с того же жука, который был использован при изучении внешней морфологии. Детали кутикулярного вооружения конечности (щетинок, шипики, шпоры, коготки на лапке) следует рассмотреть с помощью бинокляра. На рисунке необходимо отразить и прилегающие к тазу (коксе) склериты вентральной поверхности торака жука.

Конечности 1-й пары (рис. 108, А) используются самцами для удерживания самки во время спаривания (подробнее см. с. 000). Короткий, но при этом очень выпуклый *тазик* (к о к с а) своим основанием погружен в тазиковую ямку, в образовании которой принимают участие *плеврит* (латеральный край ямки) и *стернит* (передний и медиальный края ямки) переднегруди. С тазиком подвижно сочленен короткий, треугольный *вертлуг* (т р о х а н т е р). Далее следует массивное и слегка изогнутое *бедро* (ф е м у р), несущее на своей фронтальной поверхности два продольных ряда щетинок. По внутреннему краю

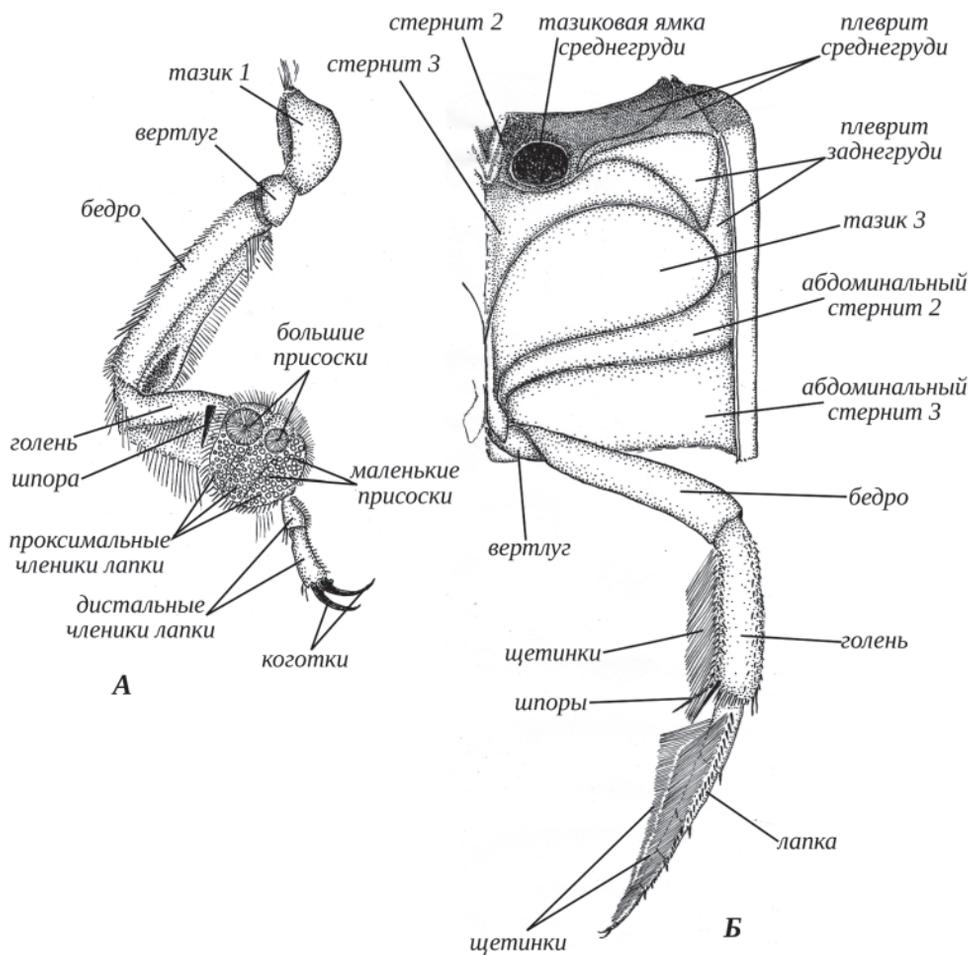


Рис. 108. Дифференциация торакальных конечностей самца *Dytiscus marginatus*. А — правая нога 1-й пары; Б — левая плавательная нога 3-й пары.

дистальной части бедра проходит довольно глубокая борозда, в которую может вкладываться, как лезвие перочинного ножа в рукоятку, более короткая *голень* (т и б и а). Ее основание, которым она причленяется к бедру, относительно узкое и изогнутое, но чуть далее голень резко расширяется. Широкий дистальный конец несет две массивные *шпоры* — очень крупные, подвижно сочлененные с кутикулой щетинки. Вдоль наружного края располагается продольный ряд тонких волосовидных щетинок, а на фронтальной поверхности косо ряд более коротких и жестких щетинок.

Самые серьезные изменения претерпевает *лапка* (т а р з у с). Это не относится к количеству члеников — как и в лапках самок их 5. Резко меняется лишь форма трех проксимальных члеников. Каждый из них вытягивается в попереч-

ном направлении (в ширину), так что в совокупности они образуют неправильно округлую и гибкую пластинку, последнее обусловлено тем, что членики сохраняют подвижное сочленение друг с другом. Поверхность этой пластинки обильно опушена, так как несет многочисленные щетинки. Они преобразованы в настоящие органы пневматического прикрепления — присоски. У бокового края двух проксимальных члеников располагаются две относительно *большие присоски*, каждая из которых образована большим количеством щетинок. Остальная поверхность всех трех члеников занята многочисленными *маленькими присосками*, которых бывает более 40. В этом случае каждая присоска формируется за счет одной щетинки<sup>99</sup>.

Два дистальных членика лапки не претерпевают сколько-нибудь заметных преобразований. Последний членик несет 2 коготка.

Конечности 3-й пары (рис. 108, Б), преобразованы в плавательные ноги, наличие которых позволяет плавунцам очень быстро и маневренно передвигаться в толще такой относительно плотной среды, как вода. Изменения в этом случае затрагивают все членики ноги. Прежде всего, это касается *тазика*. Последний становится очень крупным, сильно уплощается и плотно срастается с окружающими его пластинками вентральных скелета заднегруди — *плевритом* и *стернитом*. Граница между этими склеритами приобретает вид очень узкой и неглубокой бороздки, а в совокупности они образуют гладкую вентральную поверхность сегмента. Проксимальные концы тазиков плавно закруглены и фактически достигают бокового края тела. Сами тазики косо направлены назад, к средней линии тела. Самый дистальный конец каждого тазика приподнимается над поверхностью сегмента в виде невысокого, узкого и отогнутого назад гребня, который оканчивается зубовидным, раздвоенным на конце отростком. Под этим отростком с тазиком подвижно сочленен вытянутый в длину треугольный *вертлуг*, с которым, в свою очередь, соединен проксимальный конец *бедр*. Последний довольно узок и заметно изогнут. Этот участок обычно бывает скрыт, так как залегает в бороздке, проходящей по дистальному концу вертлуга. Далее бедро заметно расширяется. Это самый мощный и длинный членик конечности. Однако никаких других более серьезных изменений бедро не претерпевает. На своей поверхности оно несет ряды относительно коротких волосков, а на внутреннем крае дистального конца борозду, в которую может укладываться голень при сгибании ножки.

В отличие от бедра *голень* заметно изменяется. Она уплощена, а ее дистальный отдел едва заметно расширен. Поверхность голени несет многочисленные волоски и щетинки. Наиболее длинные *щетинки* расположены в виде двух продольных рядов по краю голени. На ее дистальном конце хорошо заметны две очень крупные *шпоры*.

Глубокую специализацию претерпела и *лапка*. Образующие ее членики немало уплощены и удлинены. 1-й членик — самый широкий и длинный. По направлению к дистальному концу ширина члеников плавно уменьшается. Последний (5-й) членик на свободном конце заострен и несет два маленьких коготка. Все

членики лапки обильно опушены. По краю они несут два продольных ряда густо расположенных относительно коротких щетинок. Кроме того, вдоль всей лапки располагаются длинные эластичные щетинки. Они крепятся на поверхности члеников лапки так, что при возвратном движении ножки плотно прижимаются друг к другу и к членикам лапки. Это заметно снижает сопротивление воды. Напротив, при совершении рабочего удара щетинки максимально расправляются и вместе с члениками лапки образуют настоящую гребную лопасть большой площади.

*Dytiscus marginalis* — плавунец окаймленный [Arthropoda (тип): Mandibulata: Tetraconata: Altcrustacea: Miracrustacea: Hexapoda (надкл.): Insecta (= Ectognatha) (кл.): Dicondylia: (Pterygota): Coleoptera (отр.): Adepghaga (подотр), Dytiscidae (сем.)].

Разнообразные представители обширного и широко распространенного таксона плавунцовых — весьма обычные обитатели пресных водоемов. Наиболее заметны крупные формы, относящиеся к родам *Dytiscus* (*D. marginalis*, *D. latissimus*) и *Cybister*. Эти насекомые идеально адаптированы к жизни в воде. В водоемах они проводят значительную часть жизни и покидают их лишь во время лета.

В воде жуки отлично плавают, чему способствуют гидродинамически совершенная форма тела и мощный локомоторный аппарат, представленный парой плавательных ног. Увеличение размеров тазиков и прочное срастание их со стернитами имеют два важных последствия. Во-первых, ограничивается траектория движения конечностей, которые теперь могут двигаться только в одной плоскости — плоскости гребного удара. При этом амплитуда движения конечностей не фиксирована. Длина рабочего удара правой и левой ножек может быть различной. Это резко увеличивает маневренность жука — он может резко менять направление движения, разворачиваясь буквально на одном месте.

Во-вторых, распластанные и прочно сросшиеся со стернитом тазики образуют надежную опору для активно работающих конечностей. Еще больше механические нагрузки на вентральный комплекс сросшихся склеритов увеличиваются при полете, ибо именно к этой кутикулярной пластине и крепятся составляющие основу крылового мотора дорсо-вентральные мышцы заднегруди.

Плавание для плавунцов — естественная и постоянно используемая форма локомоции (охота, поиск сексуального партнера, спасение от опасности и т. п.). Однако иногда жуки передвигаются и по поверхности плотных субстратов (подводные предметы, водные растения и т. п.). Для этой цели преимущественно используются конечности двух первых пар, которыми жук удерживается на субстрате. Вне воды плавунцы теряют все свое проворство. Удержать массивное тело на весу, как это делают наземные жуки, опирающиеся на все шесть конечностей, плавунец естественно не может. Фактически он ползет «по-пластунски» — он волочит всю заднюю часть тела по грунту, лишь изредка пытаясь отталкиваться от него неприспособленными для этого ножками 3-й пары.

Быстрое и маневренное плавание плавунцам необходимо в первую очередь потому, что они являются одними из самых прожорливых беспозвоночных хищников в наших водоемах. Круг пищевых объектов очень широк. Он включает различных водных членистоногих и кольчатых червей. При случае плавунцы нападают и на мелких позвоночных животных (мальки рыб, головастики), которым они не уступают ни в силе, ни в подвижности. На позвоночных животных они часто охотятся небольшими группами, буквально разрывая жертву на отдельные куски. У рыбок и головастиков плавунцы в первую очередь прогрызают брюшную полость и выедают мягкие внутренности. Если рыбки заражены плероцеркоидами ремнецов (Cestoda: Ligulidae), то последние становятся первыми жертвами хищников. В рыбозаводных хозяйствах плавунцы могут наносить весьма ощутимый вред.

Будучи почти идеально адаптированы к жизни в воде, плавунцы сохраняют воздушное дыхание с помощью классической трахейной системы. Это и предопределило приобретение плавунцами специальных морфологических и поведенческих адаптаций, которые позволяют уносить с собой под воду некоторый запас воздуха, что в свою очередь удлиняет срок пребывания жука под водой. Для создания запасов воздуха жуки используют описанную ранее (см. с. 000) субэлитральную полость. Поднявшись к поверхности воды, жук задним концом брюшка прорывает поверхностную пленку и немного отгибает кончик брюшка вниз, так что между ним и задними концами элитры образуется узкая щель. Как только доступ в субэлитральную полость оказывается открытым, жук совершает несколько активных дыхательных движений. С помощью специальных мышц жук несколько раз поднимает и опускает мягкую дорсальную поверхность брюшных сегментов. При этом активно вентилируется не только сама субэлитральная полость, но и воздушные мешки трахейной системы, которые у плавунца сконцентрированы преимущественно в заднегруди и первых сегментах абдомена.

Для того чтобы запас воздуха в субэлитральной полости не смешивался с выдыхаемым воздухом у плавунцов произошла функциональная дифференцировка стигм. 8 пар стигм, расположенных на брюшке и открывающихся в субэлитральную полость, служат только для вдыхания — именно по ним свежий воздух и поступает в трахейную систему. «Отработанный», уже прошедший через трахейную систему воздух удаляется через две пары грудных стигм, не связанных с субэлитральной полостью и расположенных в складках между передне- и среднегрудью и между средне- и заднегрудью.

Плавунцы покидают водоемы только во время лёта. Иногда, особенно во второй половине жаркого и сухого лета, когда начинают пересыхать многие стоячие замкнутые водоемы, лёт может приобретать массовый характер. Чаще всего он совершается в вечерние часы, но еще до наступления темноты. Для того чтобы взлететь, жуку требуется специальная подготовка. Плавунец выбирается из воды на берег и полностью очищает свою пищеварительную систему. Это необходимо для уменьшения массы тела. Затем активно вентилируется и полностью заполняется трахейная система. Взлететь непосредственно с поверхности грунта плавунец не может, поэтому в качестве стартовой площадки он использует прибрежную растительность. Забравшись на подходящий стебель, жук разводит в стороны и немного вверх надкрылья. Такое положение они сохраняют и во время полета. Затем жук расправляет летательные крылья и... бросается вниз. Собственно, в падении и начинается активная фаза полета. Сам полет не отличается ни стремительностью, ни маневренностью. Обогнуть возникшее на пути препятствие жук чаще всего не может — наткнувшись на преграду, он падает на землю.

Сигналом для спуска чаще всего служит блеск зеркала появившегося на пути летящих плавунцов водоема. Само «приводнение» осуществляется максимально просто — летящий жук складывает крылья и камнем падает в воду.

Весь жизненный цикл плавунцов осуществляется в воде. В период половой активности, которая наиболее выражена ранней весной или, наоборот, поздней осенью, самцы буквально «охотятся» за самками. Найдя подходящую особь, самец нападает на нее со спины и удерживает своими специализированными лапками первых двух пар конечностей. Присоски, расположенные на гладких боковых краях переднеспинки. Конечности 2-й пары отгибаются назад, и их лапки прикрепляются к задней половине элитры самки. Спаривающиеся жуки всплывают к поверхности водоема, но, так как самец располагается сверху, он первым достигает поверхностной пленки и получает возможность не только постоянно дышать, но и контролировать поведение самки, перекрывая ей доступ к атмосферному воздуху. Лишенная возможности нормально дышать и ослабевающая самка легко позволяет самцу со-

вершить акт спаривания. Последний сводится к тому, что самец с помощью своего длинного и слегка изогнутого фаллоса вводит в половую сумку самки сперматофор. Передний, тонкостенный конец сперматофора располагается на дне половой сумки, как раз напротив гонопора самки, а его задний конец немного выступает наружу. После этого самец немного приподнимает обессиленную самку к верхней поверхности пленки и, поддерживая ее, дает возможность полностью провентилировать трахейную систему. Когда осемененная самка полностью восстановит способность самостоятельно плавать, пара распадается.

Повышая давление внутри половой сумки за счет сокращения ее стенок, самка фактически сама разрушает сперматофор, у которого лопается тонкостенный передний конец, расположенный рядом с отверстием влагалища. Дальнейший рост давления внутри половой сумки приводит к тому, что сперма из спадающего сперматофора изливается во влагалище, откуда за счет перистальтических сокращений стенок последнего и поступает в семяприемник.

Зрелые, оплодотворенные яйца самка откладывает по одному в ткани подводных растений. Всего одна самка за период яйцекладки может отложить от нескольких сотен до 1500 яиц. Из яиц вылупляются очень активные хищные личинки плавунцов, за свою прожорливость получившие в англоязычной литературе название «water tigers» (водные тигры). Питаются они самыми разными водными животными (и беспозвоночными, и позвоночными). Для дыхания личинки, как и взрослые жуки, используют атмосферный воздух.

Единственная фаза жизненного цикла плавунцов, которая существует вне воды — это фаза куколки. Непосредственно перед окукливанием личинка покидает водоем и, как правило, недалеко от береговой линии в мягком грунте выкапывает норку, в которой и лежит некоторое время практически неподвижно. В этот период завершается последний этап подготовки к завершающей линьке. В процессе этой линьки из личиночного экзuvia, который всегда можно обнаружить здесь же в норке, вылупляется белоснежная непигментированная куколка свободного типа (подробнее см. с. 000). Через некоторое время (при благоприятных условиях неделю-полторы) куколка линяет на имаго. У только что пережившего молодого жука покровы еще мягкие и слабо склеротизованы. Отсутствует и обычная темная пигментация. Кутикула поначалу остается белой, и лишь через несколько часов она становится желтоватой, а потом начинает постепенно темнеть. Окончательную окраску жук приобретает уже на свету.

Когда покровы полностью затвердеют, жук раскапывает норку, которая служила ему убежищем на протяжении полутора-двух недель, и ползет к ближайшему водоему.

## **ОБЪЕКТ — Внешнее строение и сегментарный состав таракана *Nauphoeta cinerea* (рис. 109, А, Б; 110, А, Б)**

*Методические указания.* Предварительно замороженных тараканов раздают студентам в небольших чашках Петри. Если состояние лабораторной культуры позволяет, можно выдавать сразу и самца, и самку. При выполнении задания следует использовать бинокляры. Для получения свободного доступа к дорсальной поверхности сегментов груди (кроме переднегруди) и брюшка крылья следует аккуратно развести в стороны или удалить их хотя бы с одной стороны. При этом крылья не следует отрывать — их нужно аккуратно отрезать тонкими ножницами под самое основание. При нехватке времени студентам можно выдавать насекомых с уже удаленными крыльями.

Взрослые, крылатые особи *Nauphoeta cinerea* имеют вытянутое, уплощенное тело длиной около 3,5–4 см. Оно отчетливо разделено на три тагмы: *голову* (cephalon), *грудь* (thorax) и *брюшко* (abdomen). При рассматривании

насекомого сверху голова кажется широкой и относительно короткой. Это обусловлено тем, что тараканы обладают головами гипогнатического типа. Ротовые части, соответственно, оказываются на самом нижнем конце головы и направлены вниз, к пище. Такое положение голова таракана занимает во время питания. Когда же таракан просто бежит по субстрату голова сильно подгибается на вентральную сторону и принимает опистогнатическое положение. Ротовые части при этом обращены назад, а фронтальная поверхность располагается почти параллельно субстрату. У подготовленных для занятия, фиксированных насекомых эта опистогнатичность чаще всего сохраняется. Комплекс ротовых конечностей и их положение на головной капсуле можно рассмотреть лишь с вентральной стороны или сбоку. Сверху же хорошо видны крупные *фасетированные глаза*, смещенные к боковым краям головы и довольно длинные нитевидные *сяжки* (А I), основания которых спереди вплотную примыкают к глазам. Между головой и грудью имеется подвижное шейное сочленение, с вентральной стороны укрепленное дополнительными шейными склеритами.

Торакс включает три сегмента. Со стороны дорсальной поверхности хорошо виден только 1-й сегмент — *переднегрудь* (ППР) Тергит переднегруди — *переднеспинка* (ПСП) хорошо развит и имеет почти правильную треугольную форму. Его передний конец, примыкающий сзади к голове и частично прикрывающий затылочную область последней, отчетливо сужен и закруглен. Задний край тергита, напротив, очень широкий, а его заднебоковые углы плавно закруглены.

Следующие два сегмента груди обычно у тараканов со спины не видны, так как полностью прикрыты крыльями. Для того чтобы рассмотреть особенности строения их экзоскелета крылья с одной стороны необходимо аккуратно отвести в сторону или удалить.

Тергиты *среднегруди* (СГР) и *заднегруди* (ЗГР) — *среднеспинка* (ССП) и *заднеспинка* (ЗСП) соответственно — развиты слабее, нежели переднеспинка. Во-первых, они не так велики, а, во-вторых, менее склеротизованы. Их боковые края не ровные как у переднеспинки, а несут небольшие вырезы. В них располагаются мелкие сочлененные склериты, с помощью которых крылья соединяются с сегментами.

С вентральной стороны покровы грудных сегментов также относительно слабо склеротизованы. Это, по-видимому, обусловлено очень сильным развитием *тазиков* торакальных конечностей (см. ниже). Тазики перекрывают почти всю нижнюю поверхность грудных сегментов. Собственно *стерниты* развиты относительно слабо. Стернит переднегруди имеет вид небольшой пластинки. Последняя распложена медиально и вытянута в продольном направлении. Стерниты средне- и заднегруди имеют более сложное строение. Каждый из них представлен набором небольших пластинок, расположенных медиально между основаниями соответствующих торакальных ножек.

Слабо склеротизованные *плевриты* занимают передне-боковое положение на грудных сегментах. Как и в случае со стернитами, их скелетные элемен-

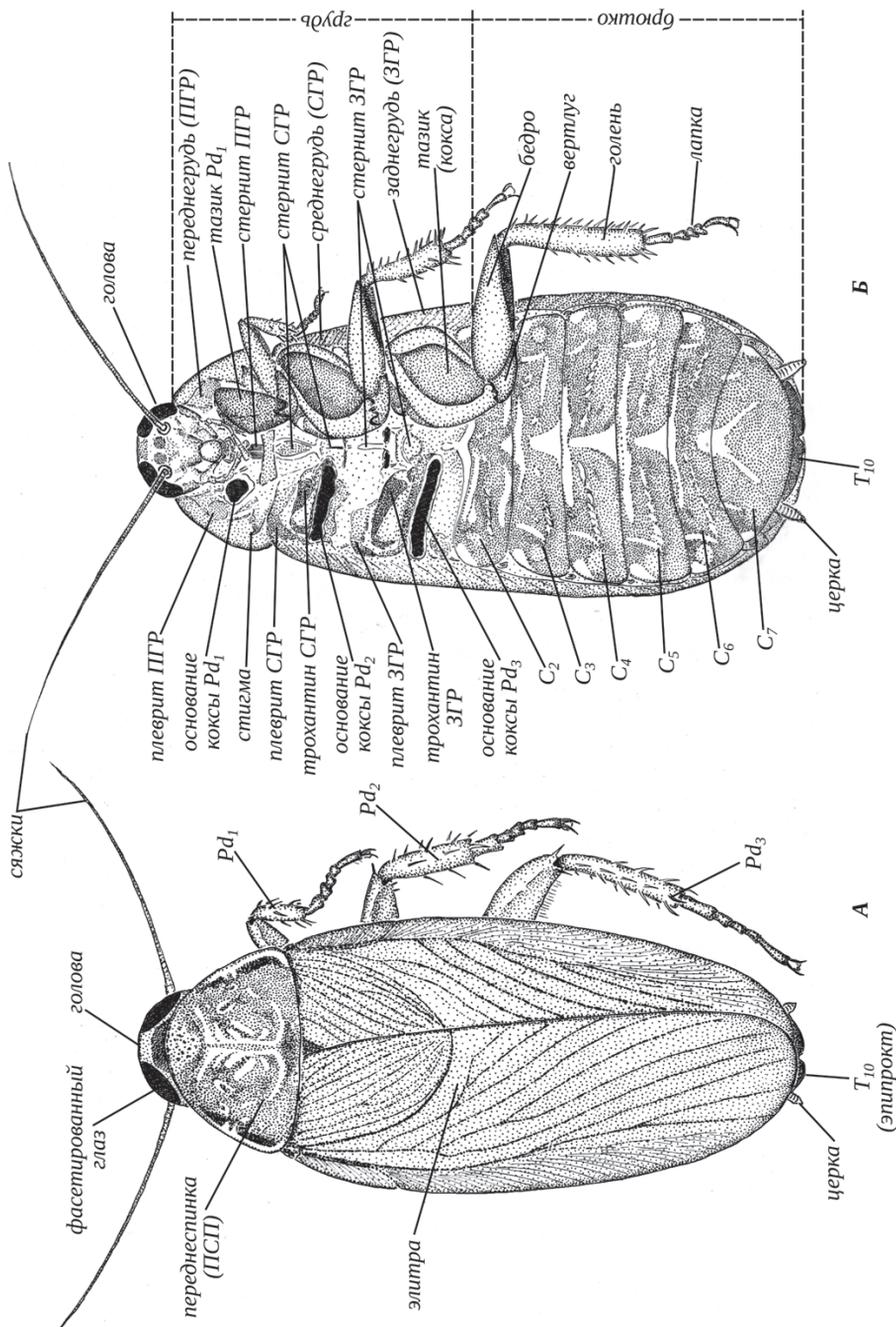


Рис. 109. Внешнее строение таракана *Nauphoeta cinerea*.

*A* — внешний вид самки со спинной стороны; *B* — внешний вид самки с брюшной стороны, правые конечности удалены.

ты образованы несколькими склеритами, из которых наиболее мощным является *трохантин*, дистальный конец которого сочленяется с тазиком (коксой). Трохантин расположен на поверхности мощного мускулистого валика, который в литературе часто называется «субкоксой».

На средне- и заднегруди по бокам расположены парные *стигмы*. При этом они заметно смещены вперед. Стигмы СГР лежат в небольшой кожной складке на уровне кокс торакальных ножек ПГР. Стигмы ЗГР снаружи рассмотреть бывает трудно, так как они глубоко погружены в узкую щель, маркирующую границу между СГР и ЗГР.

*Торакальные ножки* (*Pd*) представляют собой типичные конечности бегательного типа и отличаются друг от друга лишь размерами — по направлению к заднему концу тела длина ножек заметно увеличивается.

Причленяются конечности к грудным сегментам не непосредственно, а с участием «субкокс» — упоминавшихся выше массивных, вытянутых в поперечном направлении валиков плевритов.

*Тазики* (коксы) у тараканов крупные и слегка уплощенные, неправильно ромбовидной формы. Они направлены назад и частично перекрывают друг друга. При этом они, как уже говорилось выше, почти полностью закрывают вентральную поверхность торакса и первого абдоминального сегмента (*C 2*). Двигаться тазики могут только в одной плоскости в переднезаднем направлении. Далее следует обычный для большинства Нехарода набор члеников: небольшой *вертлуг*, прочно соединенный с длинным *бедром*. С дистальным концом последнего подвижно соединена также вытянутая в длину *голень*, несущая на своем свободном конце 5-члениковую *лапку*. Заканчивается лапка двумя маленькими коготками.

Средне- и заднегрудь несут по паре хорошо развитых крыльев (рис. 109, *A*; 110, *A*). Относительно узкие крылья передней пары плотные и кожистые. В спокойном состоянии они отогнуты назад и полностью покрывают все тело до его заднего конца. Из-под них наружу выступают лишь церки и конец тергита 10-го сегмента (*T 10*). Эти крылья фактически выполняют функции настоящих *элитр*, или надкрыльев. Крылья заднегруди (вторая пара) — это настоящие *летательные крылья*. Они намного шире, чем элитры, тонкие, перепончатые. Крыловые пластинки в спокойном состоянии складываются в продольном направлении, так что элитры полностью их перекрывают.

Брюшко таракана включает довольно полный набор сегментов, правда, от 11-го сегмента остаются только парные *церки*, которые смещаются вперед и оказываются связанными с 10-м сегментом. Церки представляют собой два коротких членистых придатка, расположенных на заднем конце абдомена. Полностью исчезает и тельсон. Однако при наружном осмотре увидеть все реально сохраняющиеся у таракана сегменты брюшка невозможно. С дорсальной стороны у *самок* хорошо видны 8 тергитов прегенитальных сегментов, а затем сразу же следует тергит 10-го, постгенитального сегмента (*T 10*). Правда, 8-й тергит заметно уступает по своим размерам всем остальным тергитам. 10-й тергит в

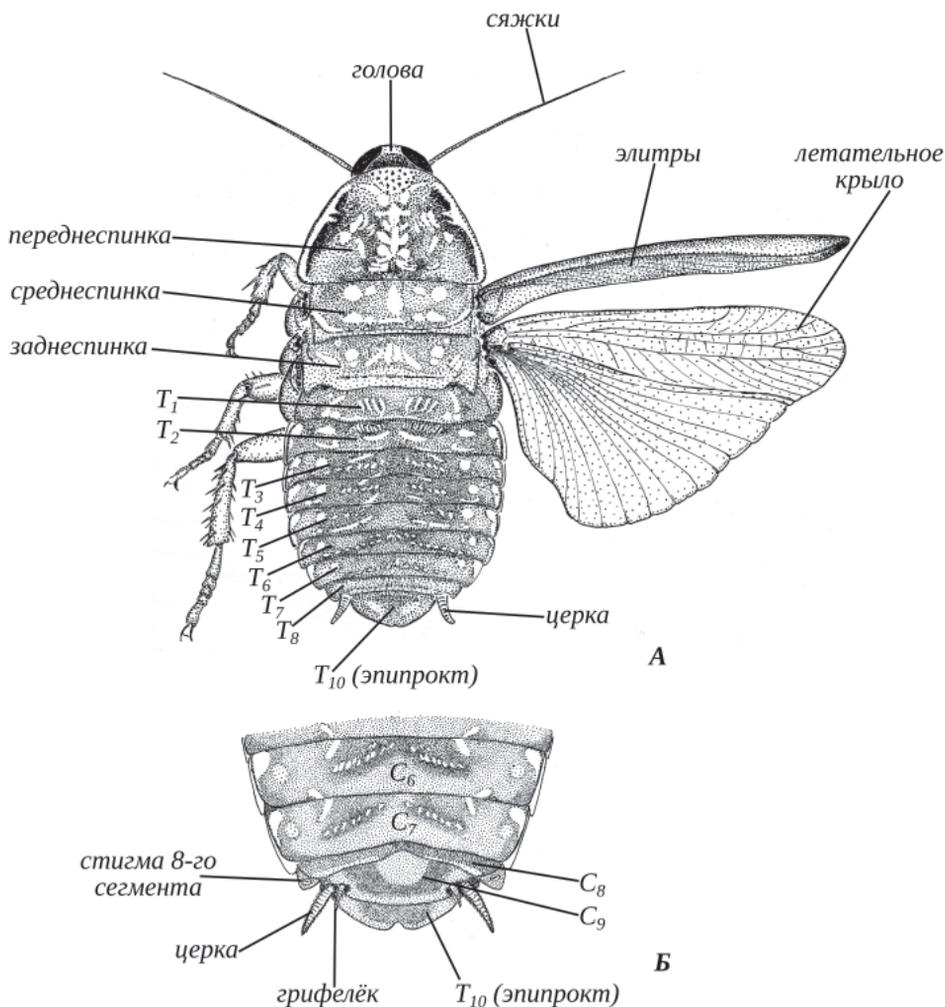


Рис. 110. Внешнее строение таракана *Nauphoeta cinerea*.

*А* — самец, вид со спинной стороны; удалены крылья с левой стороны, правое переднее крыло (надкрылье) отогнуто вперед и расположено почти вертикально, правое заднее крыло расправлено и расположено горизонтально; *Б* — задний конец брюшка самца с вентральной стороны.

действительности имеет сложный состав. На него, как уже было сказано ранее, полностью переместились *церки* (см. с. 000) с целиком исчезнувшего 11-го сегмента и пара анальных пластинок (парапрокты) (см. с. 000). Обычно, этот сложный по составу сегмент называют *эпипрокто*м.

С вентральной стороны вообще видны лишь 6 стернитов прегенитальных сегментов брюшка (*С 2–С 7*). Такое кажущееся несоответствие объясняется двумя причинами. Во-первых, практически полной редукции подвергается стернит пер-

вого брюшного сегмента, так что различим лишь стернит второго абдоминального сегмента (*C 2*), да и то практически полностью прикрытый сильно развитыми тазиками ходных ног 3-й пары. Во-вторых, у самок тараканов, как, впрочем, и у ряда других насекомых, стерниты генитальных сегментов (8-й и 9-й) полностью погружены внутрь так называемой половой сумки (подробнее см. ниже — с. 000) и снаружи никогда не бывают видны. При внешнем осмотре удастся увидеть только часть *T 10* (эпипрокта) и стернит *C 7*.

У **самцов** задний конец брюшка устроен иначе (рис. 110, Б). Половым у них, как уже говорилось выше, является только 9-й сегмент. Со спинной стороны у представителей рассматриваемого вида сохраняются тергиты всех десяти сегментов, однако у самцов мраморного таракана чаще всего рассмотреть удастся лишь 9 тергитов. Очень небольшой тергит 9-го сегмента обычно полностью скрыт под более коротким тергитом 8-го сегмента. По бокам от *T 10*, у его переднего края расположены основания *церок*.

С вентральной стороны можно рассмотреть только 9 стернитов. *C 8* и этом случае относительно маленький. По бокам он несет две крупные стигмы на относительно хорошо развитых плевритах. Последний стернит абдомена (*C 9*) недалеко от своих боковых краев несет пару *грифельков*, которые по размеру заметно уступают церкам. *C 9* прикрывает половую сумку, в которой и располагается мужской копулятивный аппарат (подробнее см. ниже — с. 000).

Плевральная область каждого сегмента представлена несколькими структурами. Впереди расположен округлый склерит, на заднем конце которого лежит *стигма*. Иногда его называют *перитремой* (см. рис. 119, А). С ней соединяется относительно узкая пластинка — *плеврит*, который по направлению к вентральной поверхности сменяется несклеротизованным участком (собственно *плевральная область*), граничащим со стернитом.

## **ОБЪЕКТ — Вскрытие таракана *Nauphoeta cinerea***

(рис. 111; 112; 113 А, Б; 114; 115; 116, А–В; 117)

*Методические указания.* Если позволяет время, студенты всё вскрытие проводят самостоятельно. Для ускорения выполнения задания студентам на руки можно выдавать предварительно подготовленные объекты. Вскрытие проводится в небольших ванночках, заполненных водой. При этом желательно использовать бинокуляр. Для вскрытия необходимо иметь набор тонких (глазных) инструментов (ножницы, пинцет), препаровальные иглы, булавки.

Взрослых тараканов предварительно усыпляют хлороформом и на некоторое время (до суток) помещают в 70°-ный спирт. Нежные ткани насекомого при этом несколько уплотняются, что облегчает последующее вскрытие. Желательно, чтобы самцы и самки были представлены примерно в равном соотношении.

Предварительная подготовка насекомых к вскрытию состоит в том, что им аккуратно под самое основание срезают обе пары крыльев, а затем все ходные ноги. Дальнейшую препаровку студенты должны осуществлять сами.

Последовательно, один за другим удаляют тергиты абдомена, начиная с 1-го. Для этого задний край тергита подхватывают пинцетом и не очень сильно отгибают наверх.

В образовавшуюся щель вводят тонкую, остро заточенную препаровальную иглу и с ее помощью разрушают тонкие кутикулярные мембраны, соединяющие тергиты. При этом нужно следить, чтобы игла располагалась параллельно тергиту и не повреждала более глубокие ткани. Саму эту операцию удобно производить под бинокуляром, так как полупрозрачные элементы скелета позволяют видеть движение инструмента. Освободившейся тергит по краям сегмента следует отделить от плевральных областей. Таким способом удаляют все тергиты кроме последнего — 10-го. Затем последовательно удаляют заднеспинку и среднеспинку, проявляя максимальную осторожность в местах прикрепления крыльев.

Для удаления переднеспинки вдоль ее боковых краев следует провести два продольных разреза (немного отступя от самого края) (рис. 111). Срединный участок склерита с помощью пинцета аккуратно отгибают вперед, следя чтобы гиподерма и мышцы оставались на своих местах. У самого переднего края, в области шейного сочленения тергит с помощью ножниц подрезают поперек и полностью освобождают.

Для ускорения этой операции студентам можно выдавать на руки тараканов, у которых разрушена связь между тергитами и стернитами. Для этой цели по самым краям тела делают два продольных разреза. Разрезы проводят так, чтобы удалить самые края тергитов и стернитов и расположенную между ними плевральную область. Разрезы начинают от заднего конца тела и доводят их до переднеспинки. После этого очень аккуратно, начиная с *T 1*, последовательно снимают тергиты сегментов абдомена, оставляя нетронутым только *T 10*. Затем таким же способом удаляют заднеспинку и среднеспинку. Если плевральные области были удалены, то отделение тергитов не представляет особого труда. Но и в этом случае тергиты надо удалять последовательно, а не сплошным слоем, с подстилающими их мышцами, как это иногда рекомендуют в учебной литературе.

Описанная операция позволяет студентам существенно сэкономить время на занятиях, но очень часто в прессе подготовки тараканов к занятиям, у них удаляют не только плевральные области вместе со стигмами, но важнейший элемент трахейной системы — латеральные стволы, с которым связаны стигмы.

Последующая препаровка таракана, как и вскрытие речного рака, осуществляется поэтапно. По мере освобождения тех или иных органов их необходимо изучить и зарисовать. Наибольшую сложность представляет знакомство с трахейной системой, так как ее отдельные крупные стволы удается рассмотреть на разных этапах вскрытия.

Собственно вскрытие таракана начинается с удаления гиподермы. Тонким пинцетом следует подхватывать лоскутки гиподермы, начиная от заднего конца к переднему, и очень аккуратно их удалять, следя за тем, чтобы все мышцы в теле таракана оставались на своих местах.

Уже на первых этапах вскрытия отчетливо проявляются различия в строении сегментов торакаса и абдомена (см. рис. 113, А). Все сегменты груди заняты группами специализированных мышц. По краям сегментов компактными группами располагаются мышечные пучки, которые тянутся в дорсо-вентральном направлении. Одни из них оканчиваются в трохантине («суббоксе»), а другие — непо-



Рис. 111. Схема вскрытия таракана.

Стрелками показаны направления разрезов.

средственно в коксе, обеспечивая ее подвижность. В целом эти группы мышц можно обозначить как *мышцы конечностей*. Большую часть объема сегмента занимают *продольные и латеральные мышцы*. Иногда их называют тергалными. Они принимают участие в работе крылового мотора.

Сегменты абдомена, напротив, характеризуются очень тонким слоем продольных мышечных волокон, которые образуют две широкие *продольные дорсальные мышечные ленты*. Между ними по средней линии тела имеется относительно узкий промежуток, в котором залегает сердце (см. ниже) и продольные дорсальные трахейные стволы (см. ниже). В каждой такой ленте мышцы организованы в виде поперечных мышечных полос, положение которых соответствует сегментам брюшка. В составе такой поперечной полосы с каждой стороны тела мышцы образуют по 4 хорошо обособленных коротких мышечных пучка (рис. 113, А). Кроме того, у боковых краев сегментов располагаются 6 пар крупных дорсо-вентральных мышц, которые пересекают абдомен в поперечном направлении. Это так называемые *трансверсальные мышцы*.

Ознакомившись с расположением мышц на дорсальной стороне тела, обходимо удалить одну из продольных мышечных лент в абдомене (на приводимом рис. 113, А удалена левая мышечная лента). Это открывает доступ к дорсальным элементам трахейной системы. Для того чтобы получить доступ к латеральным продольным стволам, нужно в двух, трех сегментах с той же стороны, с которой удалена продольная мышечная лента, не заходя за линию трансверсальных мышц, аккуратно с помощью пинцета удалить жировое тело. При этом станет виден латеральный трахейный ствол и места его соединения с дорсальными поперечными комиссурами трахейной системы.

Непосредственно под продольными мышцами залегает трахейная система, вернее ее дорсальный отдел. Основу его составляют два *дорсальных продольных трахейных ствола*. В области торакса они расставлены достаточно широко и значительной степени погружены в толщу мышечной массы. Для того чтобы их проследить хотя бы частично необходимо нарушить естественное положение мышц, разведя их в сторону, или удалив их с помощью пинцета.

На уровне заднегруди и 1-го абдоминального сегмента стволы выходят на поверхность, располагаясь непосредственно под продольными мышцами. При этом они круто поворачивают в медиальном направлении и на протяжении значительной части абдомена тянутся по бокам от сердца вплоть до 6-го сегмента.

На границе торакса и абдомена в передний изгиб дорсального трахейного ствола впадает поперечная комиссура, которая, по сути дела, является продолжением *латерального продольного трахейного ствола*. Последний, как уже говорилось выше, по всей своей длине проходит внутри жирового тела и снаружи не виден. Для того чтобы его обнаружить, как уже было сказано выше, требуется дополнительная препаровка.

Короткие ответвления, идущие от латеральных стволов к стигмам, обычно рассмотреть не удастся, так как они расположены вентрально, непосредственно под латеральным стволом.

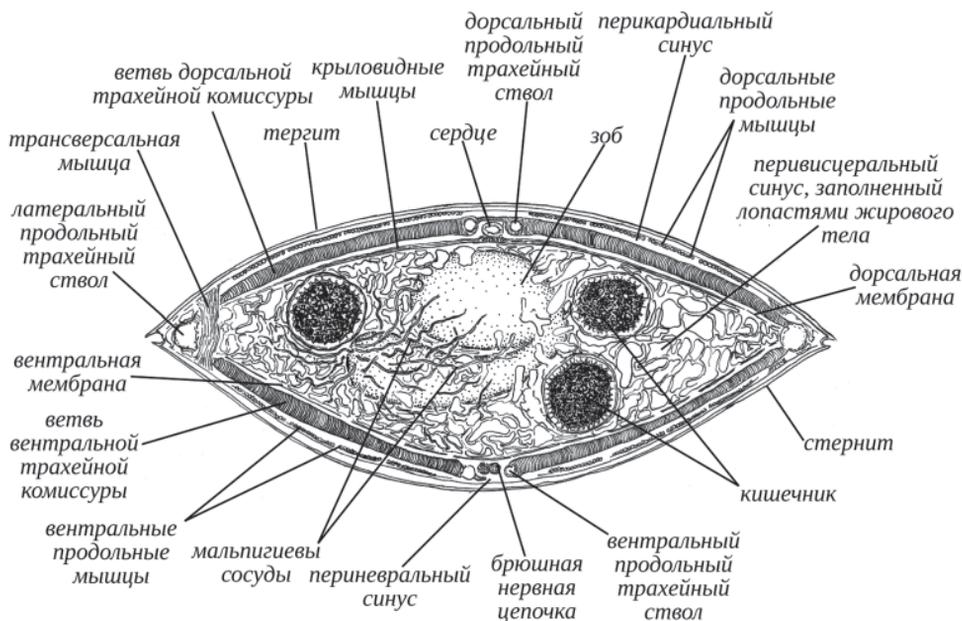


Рис. 112. Поперечный разрез через брюшко таракана (толстый срез).

В случае, если вскрытие производилось путем удаления боковых краев сегментов абдомена и, соответственно, плевральных областей (см. с. 000, *Методические указания*) сами латеральные стволы на значительном своем протяжении бывают полностью разрушены.

Большая часть дорсальной поверхности сегментов брюшка занимают парные *дорсальные поперечные комиссуры*, которые соединяют латеральные стволы с дорсальными. В каждом сегменте залегают по паре таких комиссур, причем каждая из них, в свою очередь, образует по две параллельно расположенные ветви. Начинаются поперечные дорсальные комиссуры короткими узкими протоками, отходящими дорсально от латеральных продольных стволов. На уровне трансверсальных мышц эти протоки выходят на поверхность жирового тела и почти сразу же каждый из них дает начало двум ветвям. Обе ветви направляются к середине тела, и здесь, каждая из них самостоятельно, впадает в продольные дорсальные стволы.

Концевые участки поперечных комиссур, примыкающие к продольным стволам (как к латеральным, так и к дорсальным), имеют вид обычных трахейных трубок небольшого диаметра, а вот между ними располагается расширенный и слегка уплощенный участок. Обычно такие модифицированные сильно вздутые трахеи называются трахейными *воздушными мешками* (рис. 113, Б).

Правый и левый продольные дорсальные стволы соединены друг с другом *короткими трахейными комиссурами*. Такие комиссуры располагаются по одной в каждом сегменте и огибают сердце с дорсальной стороны.

Сами дорсальные трахейные комиссуры, как правило, не дают никаких ответвлений, но зато от продольных дорсальных стволов и коротких связок, их соединяющих (короткие трахейные комиссуры), берут начало довольно крупные ветви, снабжающие кислородом органы дорсальной поверхности абдомена (см. рис. 127, А, Б). Особенно хорошо заметны наиболее крупные ответвления, расположенные по переднему краю первых абдоминальных сегментов. Они тянутся к боковым краям тела параллельно поперечным комиссурам и их можно спутать с последними. Ширина этих *дополнительных дорсальных поперечных ветвей* трахейной системы заметно меньше, чем у настоящих комиссур, и локализуются они непосредственно под слоем продольных мышц, дорсально от настоящих комиссур. Так как они связаны с мышцами совсем тонкими веточками, то очень часто при удалении мышечного слоя удаляются и сами эти ветви.

В самом заднем конце тела, огибая последние камеры сердца (см. ниже) располагается еще одна *непарная комиссура*. Она имеет вид обычной трахеи, не модифицированной в трахейный воздушный мешок. Концевые участки ее соединяют правый и левый продольные латеральные стволы и поэтому, будучи погружены в жировое тело, снаружи не видны.

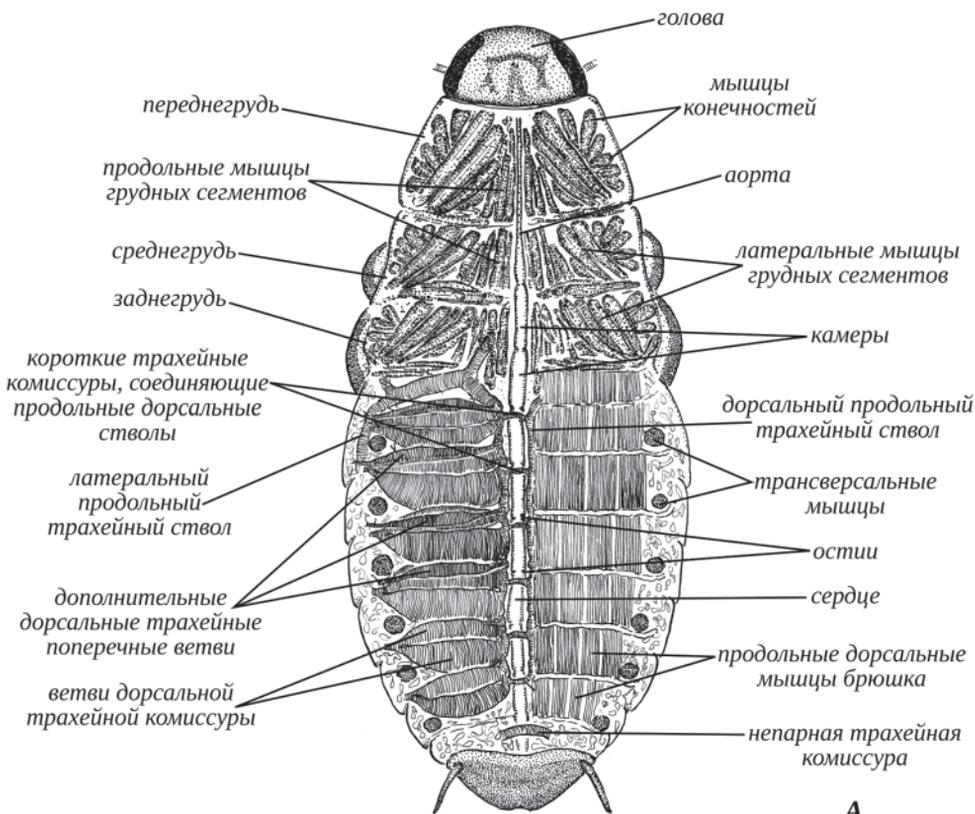
Последнее, что можно рассмотреть на вскрытом со спинной стороны таракана, — это *сердце* и *аорту*. Сердечная трубка тянется вдоль мидсагиттальной плоскости между двумя продольными дорсальными трахейными стволами. Снаружи ее пересекают 6 коротких комиссур трахейной системы, о которых говорилось выше.

Сердце разбито на *камеры*. Самая передняя камера лежит в среднегруди, последующие камеры совпадают с границами сегментов торакса и абдомена. Только в самом заднем конце тела, в области половых сегментов, длина камер уменьшается, и привязка к сегментам не выражена. Каждая камера у своего заднего конца несет пару отверстий — *остий*, через которые гемолимфа (кровь) поступает в полость сердца по время диастолы. От передней камеры, пересекая переднегрудь, отходит аорта. Кровь через аорту поступает непосредственно в голову насекомого.

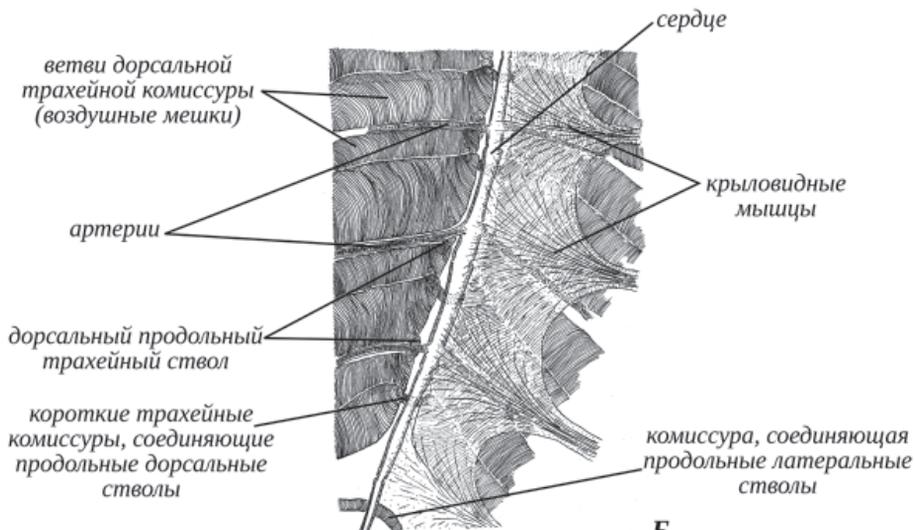
Для того, чтобы рассмотреть все детали кровеносной системы, необходима дополнительная препаровка. Для этого нужно удалить остатки продольных мышц. Далее следует провести два продольных разреза. Во-первых, разрезы должны проходить конутри от трансверсальных мышц, а, во-вторых, глубина разрезов должна быть минимальной — нужно постараться срезать весь комплекс органов, относящийся к перикардиальному синусу (рис. 112), т. е. дорсальный отдел трахейной системы и кровеносную систему вместе с подстилающий этот комплекс перикардиальной диафрагмой.

Рис. 113. Вскрытый таракан *Nauphoeta cynerea*.

А — дорсальные продольные мышцы — справа, дорсальный отдел трахейной системы — слева; Б — трахеи и органы перикардиального синуса: сердце, артерии и крыловидные мышцы на дорсальной мембране — вид с вентральной стороны.



А



Б

В передней части тела (обычно на передней границе абдомена) разрезы следует соединить коротким поперечным разрезом. Образовавшийся лоскут следует перенести на предметное стекло с большим количеством жидкости, перевернуть вентральной стороной кверху, аккуратно расправить и накрыть покровным стволком. Препарат рассматривают под микроскопом.

Желательно, чтобы на препарате сохранились задние две трети перикардиального синуса, ибо здесь сосредоточены отходящие от сердечной трубки артерии кровеносной системы. Рассмотреть их часто мешает перикардиальная диафрагма, на которой располагаются крыловидные мышцы. Для того чтобы облегчить работу с препаратом, при его изготовлении с одной из сторон следует удалить часть диафрагмы (см. рис. 113, Б).

Из-за дефицита времени препараты с комплексом органов перикардиального синуса можно выставить демонстрационно.

Фоном, как и в предыдущем случае, служит мощно развитый дорсальный отдел трахейной системы, т. е. дорсальные комиссуры, соединяющие продольные дорсальные стволы с латеральными, и короткие поперечные комиссуры между двумя дорсальными стволами. На этот раз перемычки лежат под сердечной трубкой, что позволяет лучше рассмотреть детали строения последней (границы между камерами, остии).

У представителей группы *Blattoidea* (подробнее см. с. 000) есть одна особенность в строении кровеносной системы, не встречающаяся у большинства *Insecta* (*Ectognatha*). Речь идет о наличии 4 пар *артерий*, отходящих от сердечной трубки в задней ее части. Сами артерии представляют собой простые неветвящиеся сосуды, которые располагаются между дорсальными комиссурами трахейной системы.

Еще один важный элемент, принимающий участие в работе сердца, это *крыловидные мышцы*, которые залегают на перикардиальной диафрагме по бокам от сердечной трубки и фактически составляют часть кровеносной системы. Своим узким концом крыловидные мышцы начинаются на латеральном крае диафрагмы, и, постепенно увеличиваясь в объеме, направляются в мидсагитальном направлении. В области сердца они достигают максимальной ширины и соприкасаются друг с другом.

Сердечная трубка, расположенная непосредственно над дорсальной мембраной, и крыловидные мышцы, по сути дела, входящие в ее состав (см. рис. 112), оказываются тесно связанными друг с другом и функционально представляют собой одно целое. Сокращение попарно расположенных крыловидных мышц приводит к уменьшению площади дорсальной мембраны и одновременно к увеличению объема сердечной трубки, т. е. к диастоле. В этот момент в сердце через остии и засасывается гемолимфа.

После изучения временного препарата следует вновь вернуться к вскрытому насекомому. Обычно на фоне жирового тела, которое уже ничем не прикрыто, становятся видны отдельные детали строения пищеварительной системы — чаще всего это кончик зоба, один или два участка средних отделов пищеварительного тракта и расширенный участок ректума на заднем конце тела. Ориентируясь на эти «опорные точки», с помощью тонкого пинцета необходимо вылущить, хотя бы частично, жировое тело. Одновременно с этим

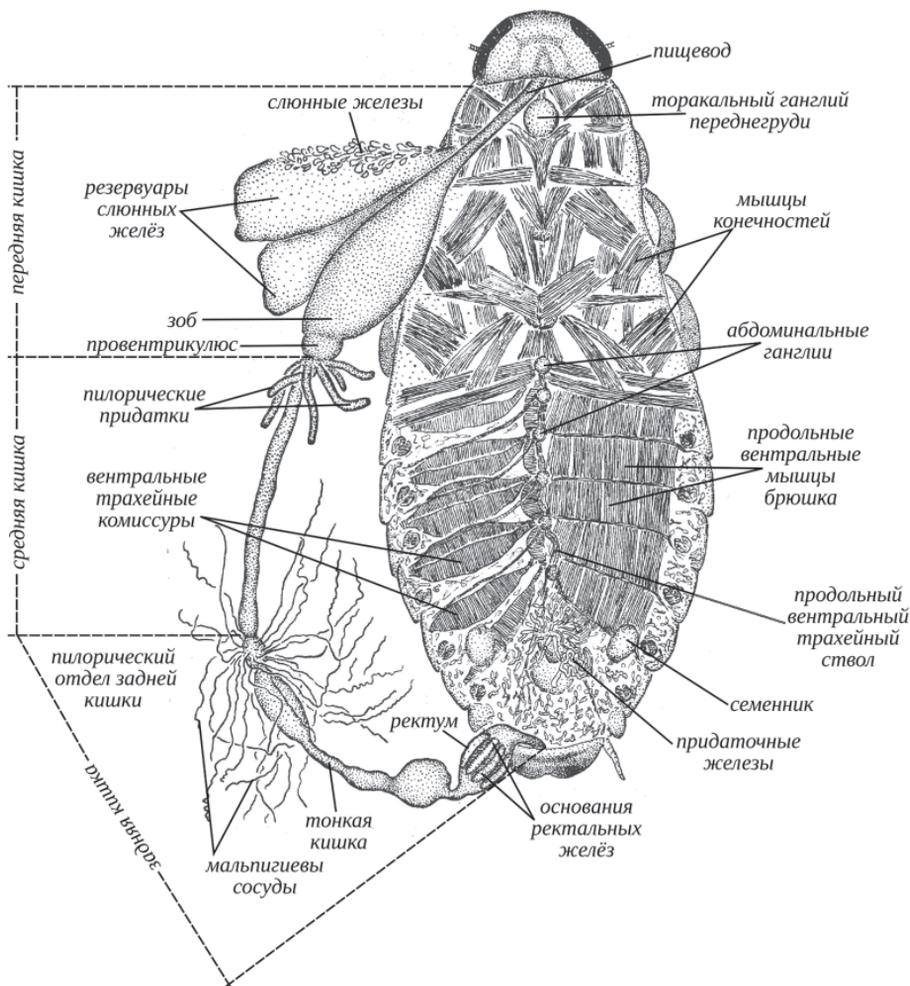


Рис. 114. Вскрытый таракан *Nauphoeta cynerea* (самец). Пищеварительная система, мышцы вентрального отдела тела, трахейная система (вентральный отдел), брюшная нервная цепочка и комплекс половых органов.

необходимо освободить передние отделы пищеварительной системы (конец пищевода, зоб и слюнные железы) от окружающих мышц дорсальной части торакса. После этого следует аккуратно распутать и последующие отделы пищеварительного тракта. Густо оплетающие их многочисленные трахейные стволы и мальпигиевы сосуды частично приходится разрушать. Полностью освобожденный кишечный тракт следует отвести в сторону и приколоть ко дну ванночки препаровальными иглами.

После этого следует продолжить вылушивание жирового тела, так чтобы получить доступ к вентральной поверхности торакса и абдомена. В тораксе мы увидим сложную систему мышц, которые частично перекрывают торакальные ганглии брюшной нервной цепочки. В абдомене сегментарные ганглии будут видны лучше, однако и здесь их ча-

стично перекрывают вентральные отделы трахейной системы. После предварительного знакомства с общим расположением органов в вентральной части тела, с одной из сторон следует удалить часть вентральных поперечных комиссур трахейной системы, чтобы открыть доступ к продольным вентральным мышцам живота.

Особое внимание следует уделить заднему концу тела в области половых и одного—двух предшествующих сегментов. Здесь залегают органы половой системы. На этом этапе вскрытия достаточно освободить от жирового тела гонады, чтобы показать их расположение в теле насекомого. Детальную препаровку проводить пока не следует, так как об этом речь пойдет ниже.

На этом этапе следует зарисовать общий вид вскрытого таракана с расправленной пищеварительной системой, мышцами вентрального комплекса, элементами брюшной нервной цепочки и половой системы.

Пищеварительная система таракана (рис. 114) начинается сложно устроенным ротовым аппаратом грызущего типа (подробнее см. с. 000), в глубине которого и расположено ротовое отверстие. Последнее ведет в относительно длинный и узкий *пищевод*, который соединен с внутренней поверхностью стенки головной капсулы серией мышечных пучков. Совокупность этих мышц иногда обозначается как «глоточный насос» (см. рис. 129, А).

По бокам от пищевода тянутся парные тонкие протоки слюнных желез. Самый передний, непарный участок протока на обычном вскрытии обнаружить не удается, однако при анализе ротового аппарата грызущего типа (Препарат «Ротовые части грызущего типа...», с. 000) мы вновь к нему вернемся. Гроздевидные *слюнные железы* и их мешковидные *резервуары* залегают в грудном отделе, непосредственно рядом с зобом.

Пищевод, изгибаясь, направляется к шейному сочленению. Уже в тораксе он плавно расширяется и переходит в объемистый мешковидный *зоб*. Непосредственно за относительно тонкостенным и мягким зобом, вплотную примыкая к нему, располагается небольшой почти округлый *проventрикулус* (преджелудок). Его толстые мускулистые стенки на своей внутренней поверхности несут кутикулярные зубчатые валики и прочные кутикулярные щетинки. Провентрикулус в отечественной литературе часто называют жевательным желудком, ибо в нем действительно происходит измельчение плотной пищи и последующая фильтрация образующейся взвеси. Собственно пищевод, зоб и провентрикулус в совокупности составляют *переднюю эктодермальную кишку*.

Далее начинается *средняя кишка*. Ее передний конец несет несколько относительно коротких и толстых выростов, называемых *пилорическими придатками*. Считается, что их главная функция — увеличение всасывающей поверхности, через которую осуществляется абсорбция как продуктов переваривания пищи, так и воды. Длина средней кишки относительно невелика. Ее задний конец отчетливо маркируется положением мальпигиевых сосудов (подробнее см. ниже) и небольшой перетяжкой. Далее следует длинная задняя кишка, которая отчетливо разделена на отделы. Самый начальный, или *пилорический отдел*<sup>100</sup> *задней кишки* несет на своем переднем конце специализированные органы выделения — уже упоминавшиеся мальпигиевы сосуды.

Последние имеют вид очень тонких желтоватых нитей, густо оплетающих большинство внутренних органов. Следующий отдел довольно длинен и имеет вид простой трубки. Его обычно называют *тонкой кишкой*, хотя на ее протяжении могут располагаться крупные вздутия. В ней преимущественно осуществляется реабсорбция воды и ряда ионов из содержимого пищеварительного тракта. Последний отдел задней кишки — *ректум*. Он заметно расширен, а на его поверхности просвечивают *основания* так называемых *ректальных желез*. Они также принимают участие в реабсорбции воды. Ректум открывается наружу анальным отверстием.

Выделительная система (рис. 114) представлена многочисленными мальпигиевыми сосудами. Это слепозамкнутые на своем свободном конце очень тонкие нитевидные трубчатые выросты пилорического отдела задней кишки. У тараканов их очень много — от 9 до 12 десятков.

Кроме мальпигиевых сосудов в роли органа выделения частично выступает и жировое тело. Оно функционирует как своего рода почка накопления, в клетках которой на протяжении жизни насекомого накапливается один из главных продуктов экскреции — труднорастворимая мочевая кислота и продукты ее разложения.

Вентральный отдел мышечной системы (рис. 114) представлен разнообразными мышцами. В каждом торакальном сегменте у боковых краев тела отчетливо различимы группы мышц, идущие к основанию конечностей. В своей значительной части это продолжение *мышц конечностей*, которые были видны на первом этапе вскрытия (рис. 113, А). Центральную часть груди занимает сложная система поперечно и косо направленных мышц, которая объединяет все сегменты торакса в одно целое. Эти мышцы лежат в несколько слоев и частично перекрывают друг друга. Они почти полностью закрывают собой ганглии торакального отдела брюшной нервной цепочки.

В абдомене, непосредственно под гиподермой располагаются продольные вентральные мышцы. Они образованы короткими мышечными лентами, идущими в продольном направлении от одной границы сегмента к другой. Кроме того, имеются мышцы, сопутствующие сегментарным нервам. Они начинаются на уровне абдоминальных ганглиев, а заканчиваются у боковых краев тела, но в следующем сегменте (см. ниже).

Вентральные отделы трахейной системы хорошо представлены в абдомене (рис. 114). Центральное положение занимают парные *вентральные продольные трахейные стволы*, которые залегают по бокам от брюшной нервной цепочки. Последние соединены друг с другом *короткими комиссурами*, проходящими под нервным стволом. От вентральных нервных стволов посегментно отходят парные *вентральные трахейные комиссуры*. Комиссуры 1, 5 и 6-й пар простые — они представлены только одной ветвью. Вентральные трахейные комиссуры 2–4-й пар, как и дорсальные комиссуры, двуветвисты.

Общее количество вентральных комиссур меньше чем дорсальных — в области расположения половых органов они отсутствуют. Латеральные продольные

стволы к этому этапу вскрытия, как правило, не сохраняются. Сложно устроенную трахейную систему торакаса, включающую несколько поперечных комиссур, идущих от одного края сегмента до другого, и несколько не связанных в продольные стволы продольных коннективов рассмотреть практически невозможно. Для этого требуется специальная препаровка.

Для изучения ЦНС необходима дополнительная препаровка. Прежде всего, необходимо удалить мышцы торакаса и освободить торакальные ганглии. Далее следует удалить вентральные продольные каналы трахейной системы. Они лежат вплотную к брюшной нервной цепочке и могут мешать ее изучению. При этом нужно следить за сохранностью сегментарных нервов, отходящих от ганглиев. Особенно внимательным надо быть при препаровке последнего (6-го) ганглия брюшной нервной цепочки. Он лежит рядом с органами половой системы (см. ниже), которые пока желательно оставить в нетронутом состоянии.

Далее следует произвести вскрытые головы насекомого. Для этого с помощью тонких ножниц, самыми кончиками их ветвей нужно провести продольный разрез от шейного отверстия вплоть до фронтального края головы. Затем необходимо удалить фрагменты головной капсулы в затылочной и теменной области головы. Сначала стенку головной капсулы подхватывают тонким пинцетом, отводят слегка в сторону и с помощью тонкой иглы тщательно освобождают от приросших к ней мышц. Освободившийся фрагмент срезают ножницами. Таким образом, в несколько приемов, освобождают всю дорсальную поверхность головы от кутикулы вплоть до дорсальных краев глаз и спереди до фронтальной области головы. После этого следует удалить большую часть мышц головы и одновременно с этим перерезать пищевод непосредственно в голове. После этого окончательно удаляют мышцы, мешающие рассмотреть околопищеводные коннективы и субэзофагальный ганглий. Общий вид ЦНС таракана следует зарисовать.

Центральная нервная система тараканов представлена мозгом и брюшной нервной цепочкой, которая тянется вплоть до 6-го сегмента абдомена (рис. 115). Наблюдаемая у высших представителей *Hexapoda* тенденция к продольной концентрации нервных элементов у тараканов выражена еще очень слабо. Мозг насекомых включает в себя *супраэзофагальный* (надглоточный) и *субэзофагальный* (подглоточный) ганглии, соединенные коннективами, проходящими по бокам от пищевода. Каждый из этих двух отделов мозга имеет сложный состав. В первую очередь это касается супраэзофагального ганглия. Самый передний его отдел — *протоцеребрум* — хорошо виден. По бокам он несет два мощных *зрительных*, или оптических нерва, идущих к глазам.

Второй отдел мозга — дейтоцеребрум — у насекомых развит хорошо, так как он иннервирует важнейшие органы чувств *Hexapoda* — сяжки (A I). Дейтоцеребрум располагается непосредственно под протоцеребрумом и частично им маскируется. Для того чтобы его рассмотреть, необходимо протоцеребрум отвести препаровальной иглой немного вперед.

Триотоцеребрум развит слабее остальных отделов мозга, ибо A II, которые он иннервируют, у всех *Hexapoda* полностью утрачены (см. с. 000). Он занимает самое заднее положение и лежит по бокам от пищевода. Короткие *околопищеводные*

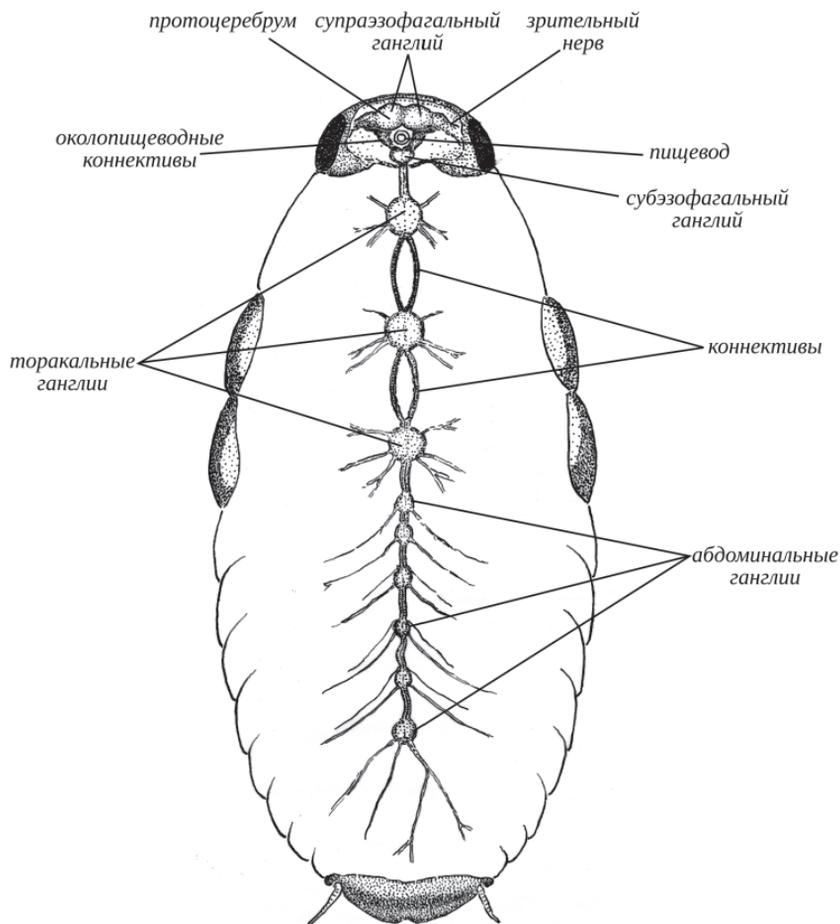


Рис. 115. Брюшная нервная цепочка *Nauphoeta cynereae*.

*водные* (окологлоточные) *коннективы* фактически приурочены только к задней границе пищевода. Сразу же за пищеводом они сливаются в достаточно крупный *субэзофагальный ганглий*. В состав этого ганглия входят нейромеры трех сегментов: Md, Mx I и Mx II. На заднем конце от него отходит пара тесно сближенных коннективов, которые, пройдя через шейное отверстие, дают начало туловищному отделу брюшной нервной цепочки.

Этот отдел центральной нервной системы представлен серией последовательно расположенных сегментарных ганглиев, соединенных парными коннективами. В грудных сегментах *торакальные ганглии* располагаются строго метамерно. Они хорошо развиты и достигают относительно крупных размеров, ибо контролируют работу конечностей и сложного крылового аппарата. Соединяющие их *коннективы* широко расставлены.

Абдоминальный отдел брюшной нервной цепочки образован 6-ю ганглиями, из которых первые 5 относительно невелики, а 6-й несколько крупнее остальных. Эти различия обусловлены тем, что этот последний 6-й ганглий по своему происхождению является синганглием, или сложным ганглием — он включает в свой состав ганглии собственно 6-го и последующих сегментов. Нарушена и строгая метамерность расположения абдоминальных ганглиев. Первые два заметно сближены друг с другом и располагаются на границе торакса и абдомена. Последующие четыре лежат уже в абдомене, но смещены вперед по отношению к соответствующим сегментам. Именно по этой причине отходящие от них сегментарные нервы направляются назад, пересекая целый сегмент. Последний, 6-й ганглий локализуется на задней границе 5-го сегмента, непосредственно перед комплексом органов половой системы и иногда частично бывает им прикрыт. Так как половые органы характеризуются отчетливо выраженной асимметрией, то и отходящие от 6-го ганглия нервы также асимметричны.

Коннективы между тремя последними ганглиями могут быть довольно сильно изогнуты (рис. 115). Обычно это свойственно особям, у которых половая система активно функционирует. При этом половые органы заметно увеличиваются в размерах (см. с. 000) и смещают ганглии вперед.

Органы половой системы представлены гонадами, системой выводящих протоков и, так называемыми, придаточными железами, которые у самцов и самок выполняют совершенно разные функции. Кроме того, имеются и наружные органы, непосредственно связанные с половой системой. У *Nauphoeta cinerea* они целиком погружены в особую половую сумку, развивающуюся на базе половых сегментов. Эти органы и у самцов, и у самок имеют разное происхождение<sup>101</sup>.

Для знакомства с внутренними органами половой системы можно использовать уже вскрытого таракана. Для этого нужно окончательно удалить пищеварительный тракт. Пищевод был отрезан при изучении головного мозга, теперь же следует перерезать ректум, по возможности ближе к его основанию. Далее следует удалить все остатки жирового тела, особенно по бокам от комплекса половых органов. Прежде всего, надо освободить гонады, а затем, следуя по ходу протоков, освободить и их. Особенно внимательным надо быть при вскрытии самцов. Их тонкие семяпроводы заходят далеко назад и их частично перекрывают трахеи и нервы, идущие от последнего ганглия к заднему концу тела. Для того чтобы сохранить целостность половой системы, этими структурами приходится частично пожертвовать.

Отпрепарированные органы половой системы нужно по возможности расправить и зарисовать.

Наружные копулятивные органы, содержащиеся в половых сумках самцов и самок и требующие специального вскрытия, будут описаны ниже.

Женская половая система (рис. 116). Женская половая система представлена двумя *яичниками*, расположенными по бокам тела, на границе 6 и 7 сегментов. Каждый яичник начинается длинным тяжом, так называемым *терминальным филламентом*. От него берет начало плотное скопление яйцевых трубочек — *овариол*. В последних протекает формирование и созревание яйцеклеток<sup>102</sup>. Овариолы открывается самостоятельно в так называемые

мый латеральный яйцевод. *Латеральные яйцеводы* — это парные протоки, которые отходят от яичников, почти сразу поворачивают вперед и здесь, недалеко от средней линии тела сливаются друг с другом. Этот относительно короткий непарный проток, называемый иногда *медиальным яйцеводом*<sup>103</sup>, открывается в *проксимальный отдел половой сумки*. Последняя, как уже отмечалось ранее (с. 000), у самок тараканов представляет собой глубокое впячивание вентральной части половых (8 и 9-го) сегментов. Половая сумка подразделяется на два отдела. Относительно короткий и мускулистый проксимальный отдел занимает дорсальное положение в брюшке и функционально представляет собой камеру оплодотворения. В него поступают яйца из медиального яйцевода и происходит их осеменение (см. Примечание<sup>102</sup>). Тонкостенный *дистальный отдел половой сумки* располагается вентрально и простирается до самого заднего конца тела (рис. 118). В него поступают оплодотворенные яйца и формируется оотека (подробнее см. ниже, с. 000). Уже с самого начала в строении половой сумки довольно отчетливо проявляются признаки асимметрии: проксимальный отдел расположен под некоторым углом к продольной оси тела (рис. 116, А) — его передний конец отчетливо повернут вправо. Со временем, по мере формирования оотеки, это смещение проксимального отдела становится еще более отчетливым (рис. 116, В). Передний же конец дистального отдела начинает разрастаться налево, перекрывая собой левый латеральный яйцевод (рис. 116, А).

В проксимальный отдел половой сумки в тесном соседстве с местом впадения медиального яйцевода открываются и протоки двух *семяприемников*. Последние имеют вид простых, слабо извитых трубок. Только свободные концы семяприемников после заполнения их спермой слегка вздуваются.

В состав женской половой системы входят еще так называемые придаточные, или коллатеральные железы. Они принимают участие в формировании оотеки. У *Nauphoeta cinerea* они образуют две группы, которые отчетливо различаются по морфологии и расположению. Недалеко от заднего конца проксимального отдела половой сумки в него впадают две трубчатые железы, которые могут давать короткие боковые ответвления (*придаточные железы I*). Они обычно сильно извиты. Образуемые ими два плотных клубка располагаются непосредственно перед передним концом проксимального отдела половой сумки и могут частично маскировать семяприемники (рис. 116, А, Б)

Сразу же за местом впадения этой группы придаточных желез проксимальный отдел круто опускается вниз (иногда вместе перегиба образуется что-то вроде острого кия) и впадает в дистальный отдел половой сумки. Вместе соединения двух отделов располагается еще одна группа придаточных желез (*придаточные железы II*). Это многочисленные короткие трубочки, основания которых образуют несколько групп на границе проксимального и дистального отделов половой сумки (рис. 116, Б; 118).

У особей, которые завершили откладку яиц в дистальном отделе половой сумки образуется *оотека*. Это упорядоченно расположенные, одетые плот-

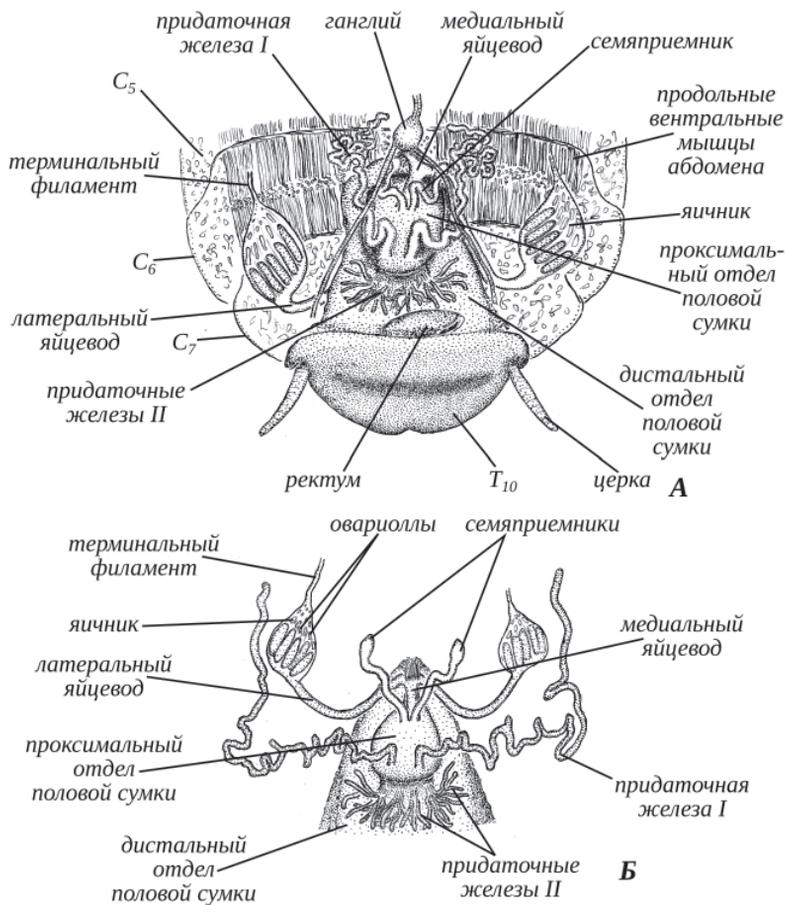


Рис. 116. Половая система самки *Nauphoeta cuneata*.

*А* — внутренние органы женской половой системы молодой самки до начала формирования оотеки; *Б* — то же, схема; органы сильно расправлены; *В* — половозрелая самка с полностью сформированной оотекой; пунктиром выделен фрагмент, изображенный на рис. 120.

ной оболочкой и склеенные между собой яйца. Сформированная оотека остается внутри дистального отдела половой сумки, который многократно увеличивается в объеме и достигает передних сегментов брюшка. Стенка дистального отдела половой сумки сильно истончается, и структура оотеки становится хорошо заметной.

Мужская половая система (рис. 117) начинается двумя латерально залегающими *семенниками*, которые у *Nauphoeta cinerea* в отличие от некоторых других видов тараканов имеют вид компактных слегка уплощенных тел. Каждый семенник состоит из нескольких плотно упакованных семенных фолликулов, одетых общей перитонеальной оболочкой. В фолликулах заклады-

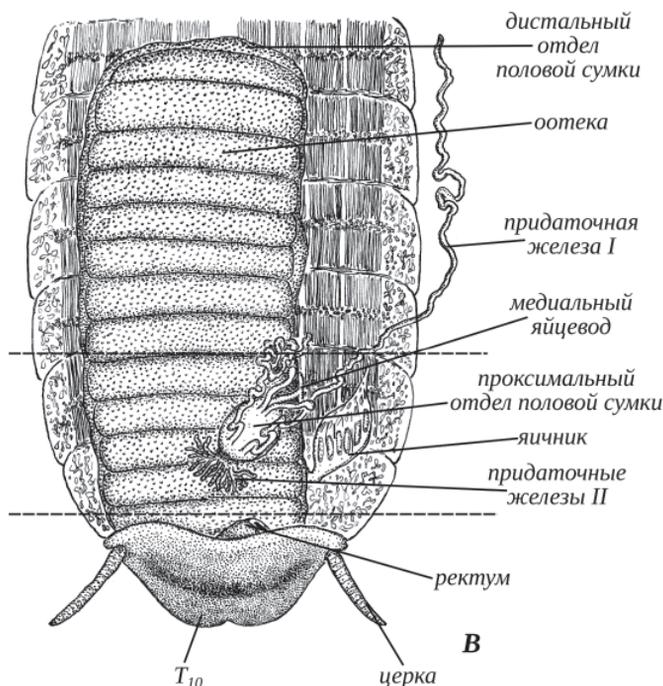


Рис. 116. Продолжение.

ваются и созревают мужские половые клетки. От семенников отходят парные *семяпроводы* (сперматеки), которые сначала направляются назад. В 8-м сегменте они резко поворачивают вперед и направляются к *непарному отделу протоков* мужской половой системы, расположенному в 6-м и 7-м сегментах. Это образование обычно называют семяизвергательным каналом. Непарный отдел представляет собой неправильный асимметричный мешок, дистальный конец которого несет две короткие закругленные мускулистые лопасти. Примерно посередине непарного отдела слева располагается еще одна массивная лопасть почти треугольной формы. Дорсально от нее в непарный отдел и впадают слегка расширенные *основания семяпроводов*. Вся средняя часть непарного отдела покрыта многочисленными трубчатыми *придаточными железами*. Последние образуют довольно плотный клубок, который часто скрывает и основания семяпроводов, и упомянутые выше лопасти.

Для того чтобы рассмотреть детали строения непарного отдела, необходимо с помощью тонкого пинцета удалить значительную часть придаточных желез с дорсальной поверхности непарного отдела (рис. 117).

Чуть дальше, на передней границе 8-го сегмента непарный отдел погружается в толстый пучок мышц, внутри которого проходят склериты совокупительного аппарата самца. В частности, иногда в этом пучке удается рассмотреть продоль-

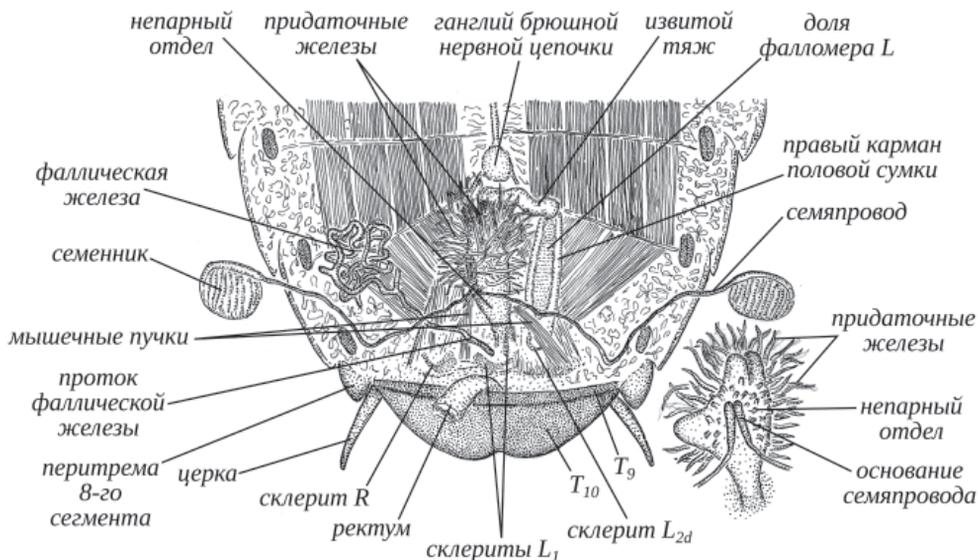


Рис. 117. Половая система самца *Nauphoeta cynerea*. Отдельно вынесен непарный отдел протоков мужской половой системы с частично удаленными придаточными железами.

ный склерит  $L_1$ . Место соединения непарного отдела а с дорасальной стенкой половой сумки скрыто упоминавшимися выше мышцами. Чуть далее назад в тот же пучок мышц погружается проток *фаллической железы*. Последняя представляет собой тонкую извитую слабо ветвящуюся трубку, образующую рыхлый клубок.

Сравнительно небольшая по объему половая сумка самцов (см. с. 000) заметно отличается от половой сумки самок. Фактически она со всех сторон плотно прикрыта мощными *мышечными пучками*, которые обеспечивают работу фалломеров. Большая часть этих пучков крепится на границе шестого абдоминального сегмента, там где заканчиваются передние концы трех последних стернитов abdomena ( $C_7$ ,  $C_8$  и  $C_9$ ) (см. рис. 122 и с. 000).

Лишь одна *доля фалломера*, расположенная с правой стороны, бывает хорошо заметна. Она погружена в тонкостенный цилиндрический карман, отходящий от основания половой сумки. К ее свободному концу подходит мышечный *извитой тяж* (рис. 117, А), начинающийся от общего места прикрепления большинства мышечных пучков половой сумки. Сама же доля, просвечивающая через стенки кармана, имеет вид относительно узкого отростка, на конце которого, расположен крупный *склерит* в виде крючка (склерит  $L_{2d}$ , подробнее см. с. 000).

В задней части сумки, непосредственно за местом впадения протока фаллической железы, еще один *склерит* (апикальный склерит  $L_1$ , подробнее см. с. 000) в виде изогнутой пластинки. И, наконец, в левой части половой сумки, там,

где располагаются особенно мощные мышечные пучки, идущие по краю половой сумки, часто бывает виден еще один двулопастной *склерит* сложной формы (склерит R, подробнее см. с. 000). Все перечисленные выше склериты на самом деле лежат в половой сумке и лишь просвечивают через ее тонкие покровы.

### **ОБЪЕКТ — Вскрытие половой сумки таракана *Nauphoeta cinerea* (рис. 118; 119, А–Г; 120; 121, А–Г; 122; 123, А–В)**

Для знакомства с внутренним строением половой сумки и наружным половыми органами необходимо произвести вскрытие еще одного таракана. Вскрывать можно только abdomen, вскрытие необходимо производить со стороны вентральной поверхности.

**Вскрытие половой сумки самки.** Сначала удаляют все стерниты брюшка, за исключением последнего, 7-го. От остальных стернитов седьмой стернит ( $C_7$ ) за исключением размеров отличается еще и формой (рис. 119, А). На его переднем конце в средней его части расположен треугольный вырост. Последний пересекает весь 6-й сегмент и достигает его переднего края. Границы этого выроста точно маркируют внешние границы половой сумки до начала образования оотеки.

Далее следует очень аккуратно отделить 7-й стернит, стараясь не повредить лежащую под ним мускулатура. Этот мощный мышечный слой подстилает половую сумку с вентральной стороны и фактически образует с ней одно целое.

После того как удален  $C_7$ , необходимо разрезать вентральную поверхность половой сумки вместе с подстилающими ее мышцами вдоль, вплоть до переднего конца самой сумки, т. е. примерно до переднего края 6-го сегмента. Линия разреза показана на рис. 119, Б. Сам разрез необходимо производить очень аккуратно, чтобы не повредить наружные половые органы, расположенные на дорсальной поверхности половой сумки. Для этого нужно действовать только кончиками ветвей ножниц, постоянно оттягивая их вверх. После того как разрез закончен, лоскуты вентральной поверхности сумки следует развести в стороны и максимально развернуть. При этом обнажится дорсальная поверхность заднего участка сумки, вплоть до уровня яйцеклада. Основание яйцеклада и вход в проксимальный отдел сумки с расположенными в нем гонопором и большей частью склеритов (производных стернитов половых сегментов) закрыто массивной поперечной складкой.

Следующий разрез нужно сделать так, чтобы перерезать складку и оставшуюся часть вентральной поверхности проксимального отдела половой сумки (линия разреза показана на рис. 119, В). Затем следует окончательно расправить стенки половой сумки.

Все сказанное выше относится к особям, еще не приступившим к откладке яиц, у которых половая сумка не деформирована. Если же самка уже начала формировать оотеку или даже полностью завершила этот процесс (рис. 116, В), это станет очевидным в процессе вскрытия таракана со спинной стороны и знакомства с внутренними органами половой системы (см. выше). В этом случае достаточно надавить на половую сумку спереди, и задний конец оотеки покажется в отверстии сумки между  $T_{10}$  и  $C_7$ . Достаточно край оотеки подхватить тонким пинцетом, и она легко выйдет наружу.

Сморщенную половую сумку нужно постараться аккуратно расправить, освободить от остатков окружающих тканей и затем перерезать ее поперек у самого заднего конца. Освобожденную сумку нужно вынуть из тела таракана, отрезать ее передний конец так, чтобы не затронуть ее проксимальный отдел (линии разрезов смотри на рис. 116, В). Вырезанный лоскут необходимо разрезать вдоль по боковому краю слева и распластать по дну препаровальной ванночки. При этом нужно следить, чтобы его внутренняя поверхность была обращена к наблюдателю (рис. 120).

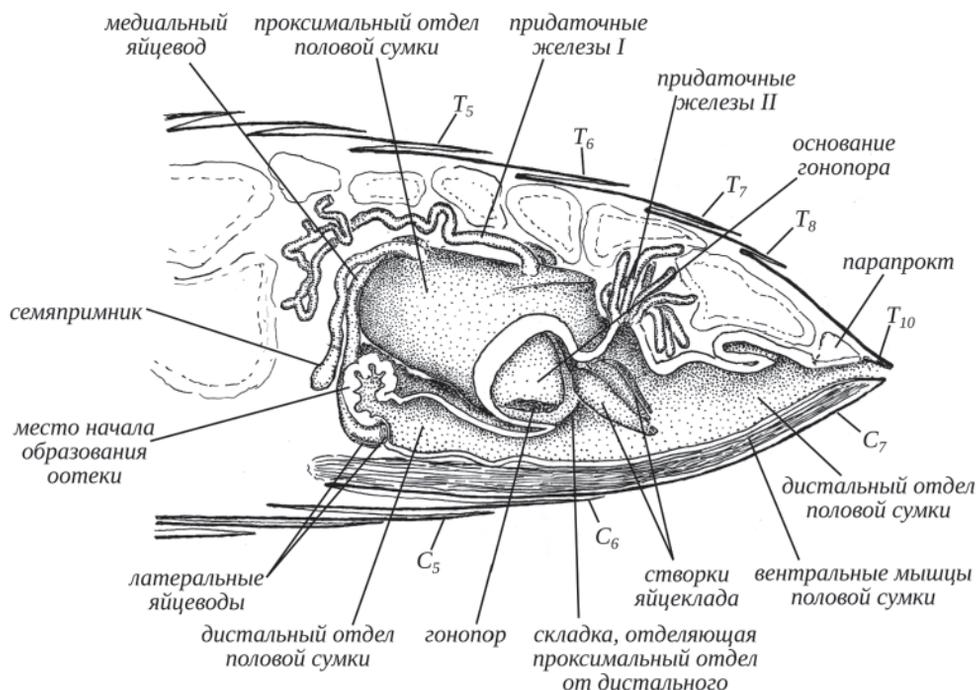


Рис. 118. Сагиттальный разрез через брюшко самки в области половых сегментов.

Центральную часть половой сумки молодой самки, еще не приступившей к откладке яиц, занимают массивное *основание гонопора* и *яйце-клад*. Мускулистое основание гонопора почти целиком погружено в проксимальный отдел половой сумки. Из отверстия последнего выступает только его концевой участок, имеющий форму усеченного конуса. Широкое отверстие *гонопора*, выстланное мягкой складчатой кутикулой, расположено на конце этого конуса. Рассмотреть очень тонкие отверстия протоков семяприемников и придаточных желез, которые скрыты основанием гонопора, не удастся. Для этого необходима дополнительная препаровка.

Сразу же за основанием гонопора расположен яйцеклад. Последний состоит из трех пар створок, обращенных назад. Они различаются по своему строению и размерам. Створки первой пары (*I створки*) перекрывают остальные. Каждая створка (считается, что это гомологи конечностей 8-го сегмента) имеет мощное основание, от которого отходит слегка уплощенная и массивная трубка. Сами створки покрыты кутикулой. По внутреннему краю створок располагается несколько рядов кутикулярных шипиков.

Для того, чтобы рассмотреть остальные створки (*II и III створки*), необходимо с помощью препаровальной иглы сильно отогнуть вверх и вбок створки первой пары.

Обычно в процессе заполнения половой сумки яйцами часть складок ее стенки и, в частности, складка, отделяющая вход в проксимальный отдел, распрям-

ляются. Сама стенка камеры сильно истончается, и через нее просвечивают прилегающие к ней специализированные мышечные пучки. На внутренней стороне сумки хорошо видны склериты, которые возникают из стернитов специализированных половых сегментов. Обычно, у молодых самок они бывают так или иначе связаны со складками половой сумки и поэтому не всегда хорошо заметны.

По сравнению с молодыми самками у самок, содержащих оотеку, створки яйцеклада заметно изменяют свое положение. Если раньше они были направлены назад (рис. 118; 119, Г), то теперь их концы ориентированы вперед, в сторону гонопора и частично перекрывают его отверстие (рис. 120). Именно поэтому снаружи оказываются створки II и III пар. В то же время, створки I пары, которые у молодых самок в значительной мере маскировали детали строения яйцеклада, оказываются прижатыми непосредственно к гонопору.

Вся внутренняя поверхность половой сумки, будучи производным покровов половых сегментов, выстлана хитиновой кутикулой. Однако разные участки этой кутикулы сильно отличаются по своей структуре. Большая часть поверхности дистального отдела одета тонкой прозрачной кутикулой, снабженной крошечными вздутиями. Из-за этого складывается впечатление, что поверхность сумки слабо шероховатая. Эта шероховатость отсутствует в самой дистальной части сумки и непосредственно вокруг наружных половых придатков. На дорсальной поверхности зона гладкой кутикулы достигает основания яйцеклада, на брюшной поверхности она доходит примерно до уровня середины *вентральных мышц половой сумки*. Сами пучки мышц, которые лежат на наружной поверхности половой сумки, отчетливо просвечивают через эти прозрачные участки кутикулы. Наиболее мощного развития достигают две группы мышц. Это уже упоминавшиеся выше вентральные мышцы, которые образуют мощный слой между стенкой половой сумки и удлинённой центральной частью  $C_7$  (рис. 118; 119, Б; 120). Вторая группа мышц расположена дорсально. Зона их распространения спереди ограничена основанием створок яйцеклада, а по бокам двумя удлинёнными склеритами, тянущимися от яйцеклада фактически до уровня основания церок.

Кутикула половой сумки, как уже упоминалось выше, образует несколько склеритов. Массивные мышечные основания створок первой пары яйцеклада поддерживаются двумя изогнутыми склеритами. С ними прочно соединяются только что упомянутые удлинённые склериты. Вместе с более мелкими добавочными склеритами они образуют основание, на котором покоятся подвижные створки яйцеклада (*склериты, поддерживающие яйцеклад*).

Вторая группа склеритов окружает вход в проксимальный отдел половой сумки, из которого выступает свободный конец *основания гонопора*. Справа и слева от этого отверстия со стороны яйцеклада расположены два не очень глубоких желобка. Они начинаются примерно на уровне середины отверстия и направляются назад по его краям к основанию створок яйцеклада. Кутикулярная выстилка левого из них практически остается не склеротизованной, а вот дно правой одевает мощный пигментированный склерит (*боковой пра-*

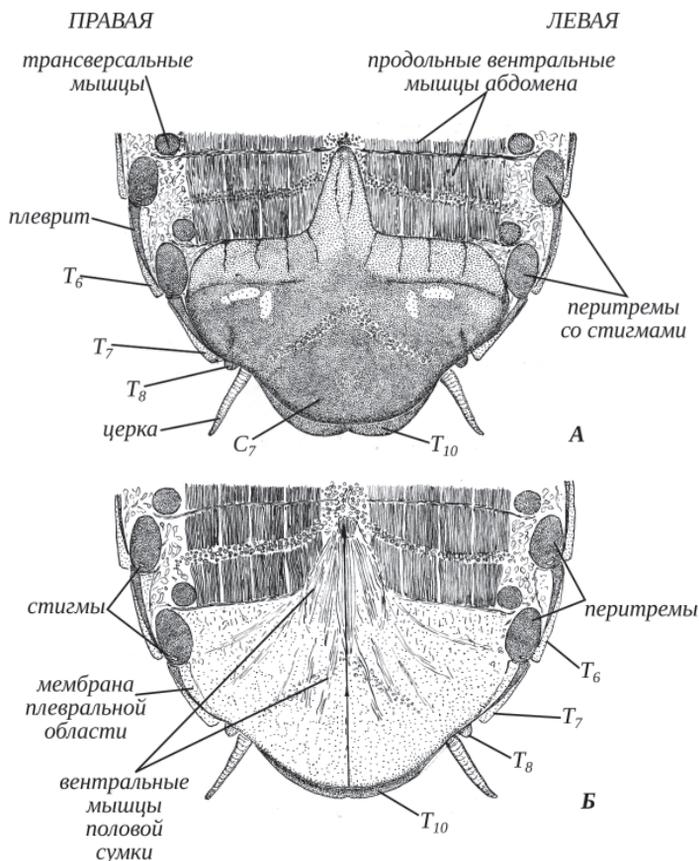


Рис. 119. Наружные органы женской половой системы *Nauphoeta cinerea*. Вид с вентральной стороны.

*A-B* — последовательные стадии вскрытия половой сумки самки (*A* — на вентральной поверхности живота удалены все стерниты, кроме последнего, 7-го); *B* — 7-й стернит удален, на фоне жирового тела видны мышцы, подстилающие вентральную поверхность половой сумки; *B* — вскрытая вентральная поверхность половой сумки; *Г* — полностью вскрытый дистальный отдел половой сумки; кроме яйцеклада, видны гонопор, расположенный на мускулистом основании, склериты, образованные стернитами 8 и 9-го сегментов, и участок, где в дальнейшем будет формироваться оотека.

вый склерит) (см. также рис. 119, *Г*). Самый крупный двулопастной склерит (*передний склерит*) располагается впереди и немного отступя от входа в проксимальный отдел половой сумки. От него к боковым краям отверстия отходят пучки мышц. И мышечные пучки, и сам склерит демонстрируют асимметрию: с правой стороны они развиты заметно сильнее, чем с левой.

По самой задней границе половой сумки можно рассмотреть и некоторые другие структуры, непосредственно к ней отношения не имеющие. Так, почти у

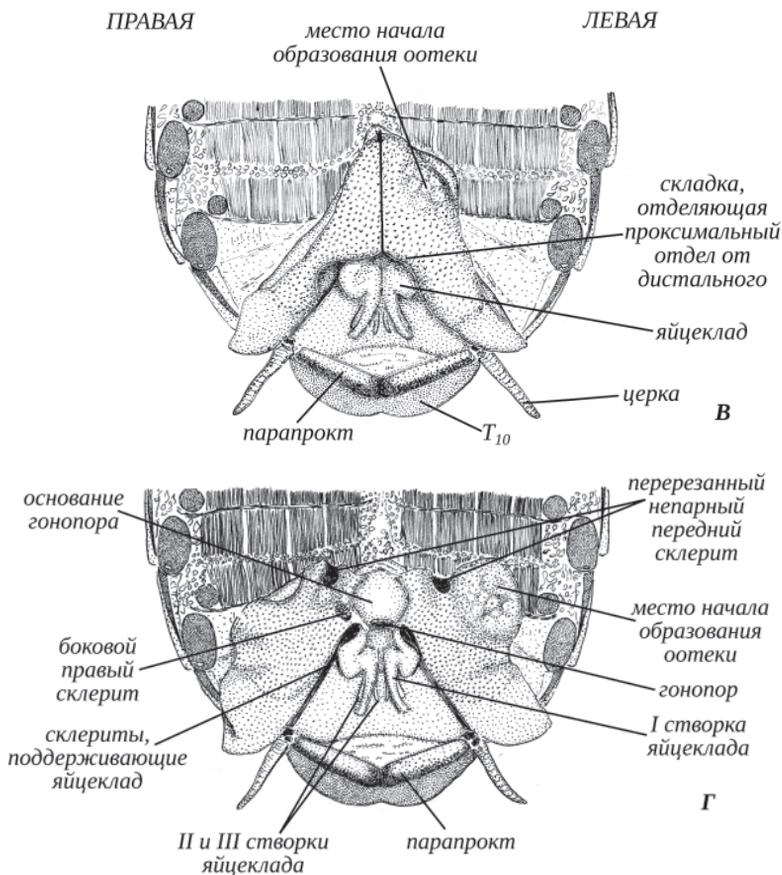


Рис. 119. Продолжение.

заднего края 10-го тергита располагаются две довольно крупные, вытянутые почти в поперечном направлении пластинки — *парапрокты*. Это производные исчезнувшего 11-го сегмента, которые снизу и с боков прикрывают анальное отверстие. Латерально с парапроктами связаны основания церок — также придатков исчезнувшего 11-го сегмента. По бокам и немного впереди от основания церок расположены две узкие пластинки (снаружи их перекрывают концы тергитов 7-го сегмента). Это остатки 8-го сегмента, на которых расположена самая задняя пара дыхалец.

Вскрытие половой сумки самца. До начала вскрытия половой сумки самца следует ознакомиться с расположением в ней основных копулятивных органов. Для этого самца таракана нужно разместить практически вертикально, приколотив ко дну препаровальной ванночки с помощью булавок за грудные и самые передние абдоминальные сегменты, и развести в стороны  $T_{10}$  и  $C_9$  (рис. 121, А). Дорсально, под 10-м тергитом хорошо видно *анальное отверстие* и лежащие по бокам два *пара-*

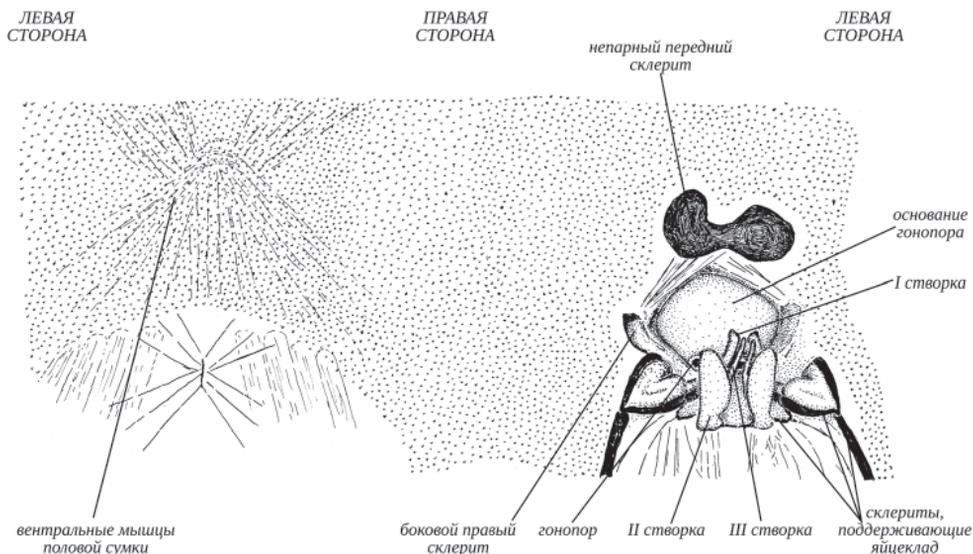


Рис. 120. Участок стенки половой сумки после удаления полностью сформированной отеки. Вид с внутренней стороны. Вентральные мышцы половой сумки просвечивают через ее сильно истонченную стенку.

*п р о к т а*. Собственно под ними и лежит сама половая сумка. Глубокие складки стенки половой сумки разбивают полость последней на отдельные карманы, в которых располагаются производные фалломеров (доли фалломеров) и присущие им склериты. Нужно учесть, что сами фалломеры у тараканов имеют сложное строение и каждый из них может состоять из нескольких долей. У мраморного таракана фалломеры вторично сильно упрощены, а вот у других представителей этого таксона они могут иметь очень сложное строение (см. с. 000 и рис. 125 и 126).

Копулятивный аппарат самца *Nauphoeta cinerea* не только упрощается, но и претерпевает другие серьезные изменения. Прежде всего, здесь отсутствует вентральный фалломер. Оставшиеся два фалломера меняются местами (P. Grandcolas). Исходно «левый» фалломер расчленен и представлен двумя долями. Одна из них приурочена к гонопору и расположена в средней части половой сумки, другая же приурочена к **правой** стороне сумки. Для обозначения этих долей и их склеритов используется буква «L». В **левой** части половой сумки, расположен карман, содержащий исходно «правый» фалломер. Для обозначения склерита этого фалломера использована буква «R».

Итак, в левой части половой сумки расположен не очень глубокий карман, стенки которого образованы мягкими складчатыми покровами. Дистальный конец кармана почти достигает края половой сумки. Края этого кармана плотно сходятся. Лишь иногда удается увидеть расположенное субтерминально узкое отверстие, ведущее в полость кармана. Через стенки кармана просвечивает пигментированный склерит «R».

Центральная часть половой сумки образует более или менее единый **ц е н т р а л ь н ы й к а р м а н**, правда, и в ней имеются складки, одевающие отдельные части копулятивного аппарата. По правой стороне сумки проходит плоская складка, которая заканчивается непосредственно перед **п а р а п р о к т а м и**, Именно за ней и расположен **п р а в ы й к а р м а н** половой сумки, в котором располагается сократимая краевая доля

«левого» фалломера. Лишь изредка, когда эта доля слегка вытягивается, край склерита  $L_{2d}$  может выступать через небольшое отверстие, расположенное сбоку, на дистальном конце складки.

Дорсальная поверхность центрального кармана половой сумки, сбоку от вышеупомянутой складки, представляет собой почти ровное кутикулярное поле, несущее упорядоченно расположенные шипики. Оно плавни уходит вглубь сумки.

Таким образом, фалломеры, образующие их доли и прикрывающие их карманы расположены **дорсально** и по бокам половой сумки. Это необходимо учитывать при последующем вскрытии сумки.

Ознакомившись с расположением органов в половой сумке, таракана надо вернуть в горизонтальное положение, расположив его **вентральной поверхностью кверху**. Как и в случае с самкой, вскрытие начинают с того, что удаляют значительную часть стернитов брюшка. Следует обратить внимание, что последние три стернита, а именно 7-й, 8-й и 9-й, заметно отличаются от всех предыдущих. Уже на 7-м стерните, на его переднем крае появляется пока еще относительно небольшой непарный медиальный вырост, который тянется вперед и заходит под стернит 6-го сегмента, немного не достигая последнего ганглия брюшной нервной цепочки.

Аналогичный вырост на передней границе 8-го стернита заметно крупнее — он подстилает и 7-й, и 6-стерниты и оканчивается практически там же, где и непарный вырост  $C_7$ . 9-й стернит ( $C_9$ ) устроен несколько иначе. Он сам приобретает почти треугольную форму и достигает того же уровня, что и предыдущие стерниты ( $C_7$  и  $C_8$ ) (рис. 122). Полноценной склеротизации подвергается только задний край стернита, выступающий наружу из-под  $C_8$ , боковые края, образующие плотные косо расположенные «балки», и самый передний конец, залегающий в шестом сегменте. В небольших боковых вырезках на самом заднем крае стернита располагается пара грифелков (см. с. 000) (рис. 121, А, В). Срединная часть 9-го стернита слабо пигментирована, прозрачна и через нее просвечивают некоторые детали строения копулятивного аппарата. Отчетливо выделяется окрашенный в желтый цвет **центральный карман половой сумки**.

Далее необходимо очень аккуратно удалить  $C_9$ . Начинать надо с его переднего конца, который погружен под тонкие складки покровов. Их следует разрушить с помощью препаровальных иголок. Подхватив освобожденный кончик  $C_9$  пинцетом, сам стернит нужно медленно отгибать вверх, отделяя от подлежащих тканей с помощью тонкой иглы. Склеротизованный передний конец этого стернита и его жесткие латеральные края служат местом прикрепления и опоры основных мышц копулятивного аппарата самца (рис. 121, В).

Затем следует разрезать вентральную стенку половой сумки вдоль медианной линии. Для этого используют тонкие ножницы. Нижняя ветвь ножниц, введенная в центральный карман половой сумки, должна постоянно оттягиваться вверх, чтобы не повредить, расположенные в сумке придатки. Линия разреза показана на рис. 121, В. Разрез следует проводить только до конца «желтого пятна», ибо там и кончается полость центрального кармана.

Образовавшиеся лоскуты покровов следует максимально развернуть. Причем лоскут, расположенный слева у вскрытого таракана, начинается от края половой сумки и разворачивается полностью (рис. 121, Г). Противоположный лоскут значительно короче. Он начинается лишь от края «желтого пятна». Кроме того, на уровне задней трети он полностью срастается с подлежащими тканями. В лучшем случае его можно лишь слегка отогнуть.

Копулятивный аппарат самца *Nauphoeta cynereae* крайне специализирован. Вентральный фалломер, с которым связан мужской гонопор, как уже было сказано ранее, в данном случае отсутствует. На его месте расположен участок эластичной, окрашенный в желтый цвет кутикулы, которая образует многочисленные и

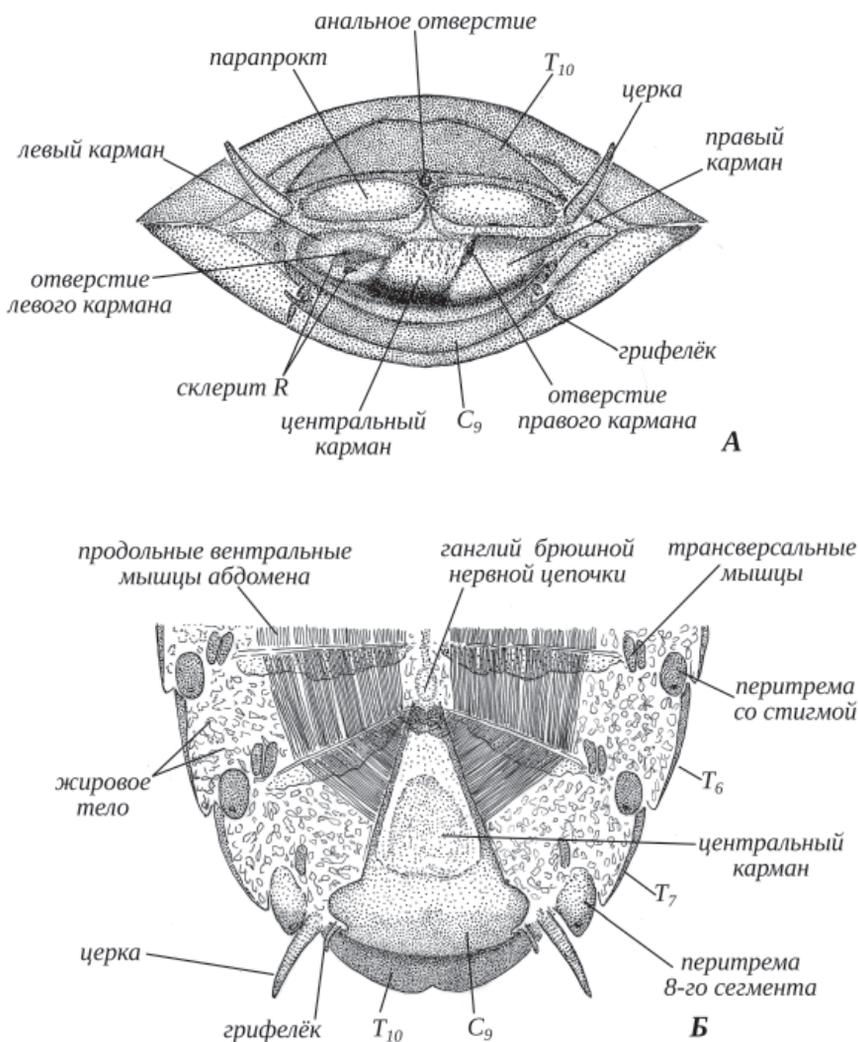


Рис. 121. Наружные половые органы мужской половой системы *Nauphoeta cynereola*. А — вид на половую сумку сзади,  $T_{10}$  и  $C_9$  сильно разведены; Б–Г — последовательные стадии вскрытия половой сумки самца (Б — на вентральной поверхности живота удалены все стерниты, кроме последнего, 9-го); В — 9-й стернит удален, видны мышцы, входящие в состав половой сумки и центральный карман; стрелкой показана линия разреза, открывающая доступ в центральный карман; Г — вскрытый центральный карман половой сумки, стрелками указаны линии разрезов, открывающие доступ к гонопору и к фалломеру L.

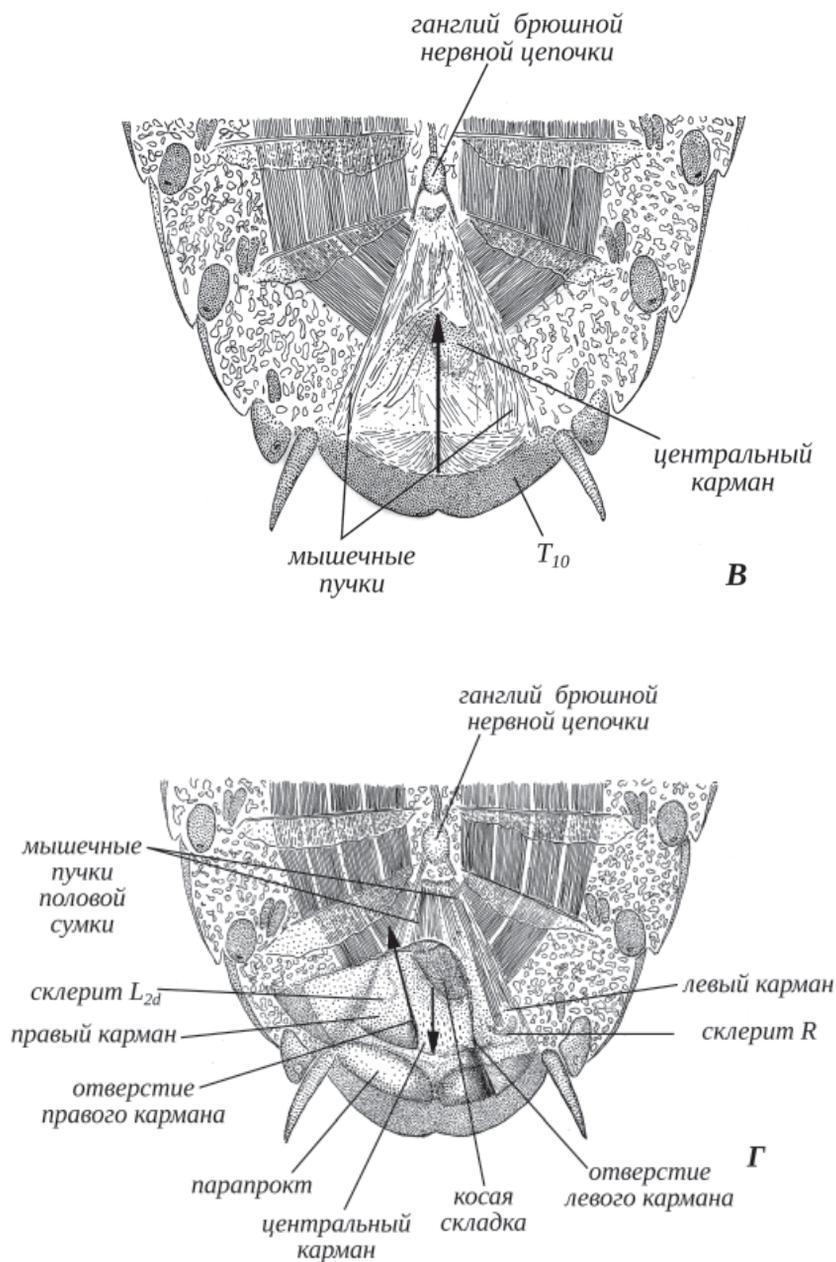


Рис. 121. Продолжение.

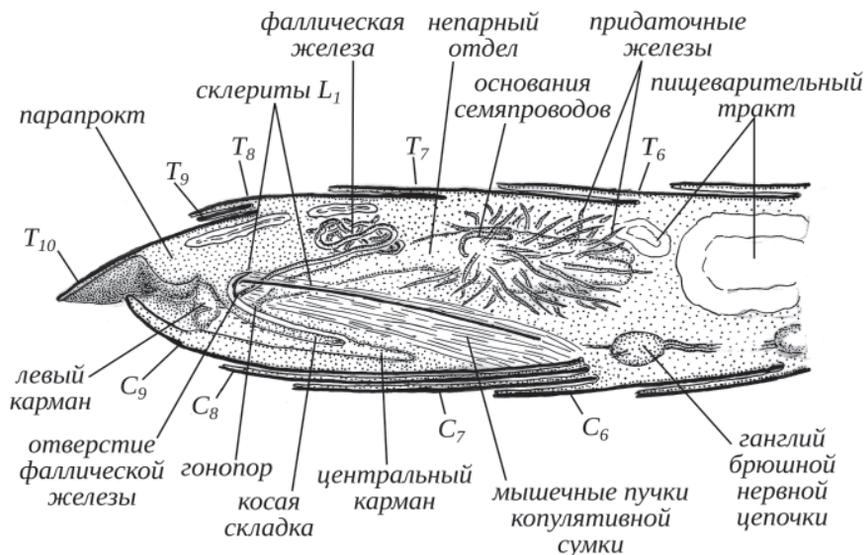


Рис. 122. Сагиттальный разрез через брюшко самца в области половых сегментов.

упорядоченно расположенные бороздки. Задняя часть этого участка погружена в карман, который образован *косой складкой покровов*, тянущейся от правого переднебокового края до ее середины на противоположной стороне (см. рис. 121, Г; 122). Наружная поверхность складки, непосредственно обращенная в половую сумку, несет крупные кутикулярные шипики.

Сбоку от покрытого шипиками поля (у объекта, занимающего естественное положение это **правая сторона**) располагается еще одна плоская складка, но идущая в продольном направлении. Особенно хорошо бывает выражен ее дистальный конец. Он покрыт плотной светло-коричневой кутикулой и довольно часто бывает слегка вздут. Здесь же, непосредственно под складкой, сбоку, у ее дистального конца расположено *отверстие*, которое ведет в *правый карман*, содержащий долю «левого» фалломера.

Для того, чтобы получить доступ к гонопору и отверстию фаллической железы, а также элементам «левого» фалломера, необходима дополнительная препаровка. Линии разрез показаны на рис. 121, Г. Сначала нужно разрезать косую складку и получить доступ к гонопору и протоку фаллической железы. Здесь же располагаются элементы «левого» фалломера и соответствующие склериты (доля  $L_1$ ). После этого нужно вскрыть правый боковой карман. Для этого нужно ввести ножницы в отверстие у основания складки и разрезать карман вдоль.

Косая складка, о которой было сказано выше, скрывает довольно глубокий карман. Внутри этого кармана участок стенки сумки, сохраняющий свою желтоватую окраску, образует небольшой вырост (рис. 122, 123, Б, В). На конце последнего располагается вытянутый в длину и слегка изогнутый склерит. К нему крепится продольный пучок мышечных волокон, который тянется до передне-

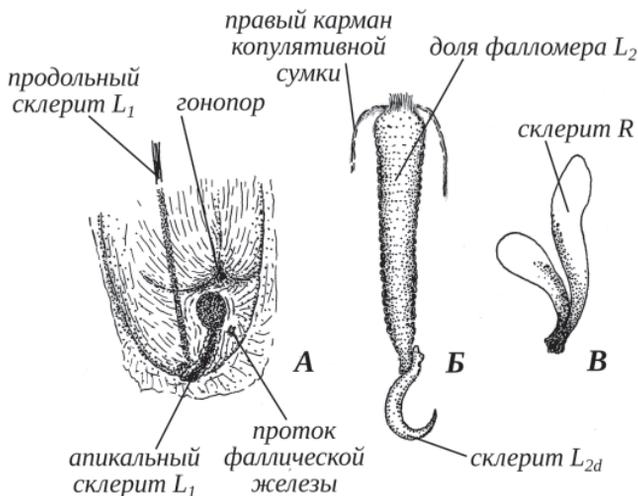


Рис. 123. Детали строения фалломеров самца *Nauphoeta cynerea*.

*A* — центральный карман, гонопор и склериты  $L_1$ ; *B* — доля фалломера  $L_{2d}$ ; *B* — склерит фалломера *R*.

го конца  $C_9$ . Внутри этого пучка по всей его длине проходит узкий продольный склерит. В совокупности эти два склерита: *апикальный* и *продольный склериты*  $L_1$  приурочены к области гонопора. Сам *гонопор* располагается слегка субтерминально на поверхности этого выроста и прикрыт складками кутикулы. Ближе к концу выроста, уже непосредственно рядом с апикальным склеритом  $L_1$  расположена *пора протока фаллической железы*. Иногда рядом с ней располагаются 1 или 2 дополнительных мелких склерита.

Находящаяся в правом боковом кармане половой сумки доля «левого» фалломера у представителей других таксонов (см. с. 000) обозначается как «*заостренный стилет*», или *acutolobus* (см. рис. 125, 126). У мраморного таракана она представляет собой вытянутый в длину мускулистый тяж, одетый гибкой, эластичной кутикулой, что позволяет ей менять свою длину. Удлиняясь, он может заметно выступать из кармана через дистальное отверстие. Проксимальная часть доли соединяется с уже упоминавшимся выше извитым тяжом на вершине кармана. Свободный конец доли несет мощно развитый *склерит*  $L_{2d}$  напоминающий рыболовный крючок (рис. 123, *B*).

Получить доступ к «правому» фалломеру, можно только удалив лоскут стенки центрального кармана половой сумки, который образовался при вскрытии последней. Кроме того, залегающие здесь же пучки мышц также следует либо удалить, либо отвести немного влево, чтобы они не закрывали доступ к последнему фалломеру.

«Правый» фалломер несколько сдвинут в дорсальном направлении. Он полностью погружен в неглубокий левый карман, полость которого соединяется с общей полостью половой сумки и, в частности, с центральным карманом только в самой дистальной ее части, практически непосредственно перед парапроктами. Эластич-

ная кутикула, выстилающая этот карман, образует многочисленные складки, которые сходятся к небольшому отверстию, направленному в сторону центрального кармана. При необходимости пора может сильно растягиваться и открывать доступ к находящемуся там фалломеру. Сам «правый» фалломер представлен лишь одной долей. Последняя имеет вид небольшого выроста на дне кармана. Терминально этот вырост несет сложный двулопастной *склерит*  $R_{(2?)}$ . От общего сильно склеротизованного и пигментированного основания отходят две асимметричные лопасти (рис. 123, Г). Собственно массу самого фалломера составляет мощный пучок мышц. Он начинается в самом выросте и заканчивается в 6-м сегменте.

*Nauphoeta cinerea* — мраморный таракан [Arthropoda (тип): Mandibulata: Tetracnata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda (надкл.): Insecta (= Ectognatha) (кл.): Dictyoptera (отр.): Blattodea (подотр.): Blaberoidea (надсем.): Blaberidae (сем.)]. Долгое время существование «тараканов» как самостоятельного крупного таксона высокого ранга признавалось многими исследователями. «Отряд Blattoidea» фигурирует в целом ряде учебников и учебных пособий. Однако и тогда признавалось тесное родство двух групп: тараканов и богомолов. При этом эти две группы расценивались как сестринские в пределах одного таксона. Одни исследователи сохраняли за ним традиционное название Blattoidea, другие же использовали название Dictyoptera. Причем и тараканы, и богомолы рассматривались как два самостоятельных подотряда (Blattaria и Mantodea). Многие специалисты признавали родство тараканов и богомолов, с одной стороны, и термитов (Isoptera), с другой. Тем не менее, за термитами сохранялся ранг самостоятельного отряда.

Как и во многих других случаях, использование методов молекулярной филогении заставило пересмотреть устоявшиеся представления. Они подтвердили монофилетичность таксона Dictyoptera и входящих в его состав группы богомолов (Mantodea). А вот «тараканы» в действительности оказались парафилетической группой. В их состав целиком вошли термиты (Isoptera), причем не просто вошли, а оказались близкими родственниками так называемых древоядных тараканов — Cryptocercidae: род *Cryptocercus*. Возможно, именно этим объясняется важное биологическое сходство между криптоцеркусами и термитами: и те, и другие являются основой сложнейших симбиотических (мутуалистических) систем, в состав которых входят жгутиконосцы гипермастигины (Excavata: Hypermastigina). Хотя питание древесиной (ксилофагия) — явление, хотя и не часто, но все-таки встречающееся у шестиногих, — ни у каких других ксилофагов гипермастигины обнаружены никогда не были.

Таксон, объединивший криптоцеркусов и термитов, находится в близком родстве с большой группой Blattidae, в состав которой входят вполне привычные нам насекомые — *Blatta orientalis* — черный таракан, *Periplaneta americana* — американский таракан и т. д. Чаще всего на описании этих и некоторых близких к ним видов строится описание строения «тараканов» (Иванов и др. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Типы: кольчатые черви, членистоногие Ч. 2. Изд. 3, перераб. и доп. М.: Высшая школа; Ноздрачев А. Д. и др. 1999. Анатомия беспозвоночных. Лабораторные животные: пиявка, прудовик, дрожфила, таракан, рак. СПб.: Лань. С. 319). Эта обширная группа, включающая собственно «тараканов» и термитов, является сестринской по отношению к таксону Blaberoidea. Последний, в свою очередь, включает несколько субтаксонов (семейств), к которым относятся пруссак («Blatellidae» — *Blatella germanica*), описываемый в данном пособии мраморный таракан (Blaberidae — *Nauphoeta cinerea*) и целый ряд других форм, ныне успешно культивируемых как в научных лабораториях, так и любителями.

Всем «тараканам», несомненно, присущ некий общий тип строения, хотя морфологически и анатомически представители разных таксонов довольно значимо отличаются друг от друга. Внешне это чаще всего, проявляется в развитии тех или иных сегментов. Так, например, склериты, в которые преобразуются стерниты грудных сегментов у мраморного таракана, заметно отличается от того, что описано у *Blatta orientalis*. Столь же существенны и различия в наборе стернитов на абдомене (сравните илл. 445, 446 и 449 в: Иванов и др. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Типы: кольчатые черви, членистоногие. Ч. 2. Изд. 3, перераб. и доп. М.: Высшая школа. С. 420, 421 и 423) с рисунками, приведенными в настоящем издании (рис. 109 и 110).

Внутреннее строение тараканов тоже весьма разнообразно. В качестве примера можно указать лишь на две системы органов. Прежде всего, это трахейная система. Выше уже было сказано (с. 000), что в трахейной системе мраморного таракана главные продольные стволы соединяются комиссурами, каждая из которых представлена двумя широкими ветвями, выполняющими функцию настоящих воздушных мешков (см. рис. 113, 114). У представителей таксона Blattidae (*Blatta orientalis*, *Periplaneta americana* и др.) поперечные комиссуры и на дорсальной, и на вентральной сторонах тела представлены узкими трахейными стволами (рис. 124), которые отнюдь не перекрывают поверхность абдомена. Есть и другие отличия. В частности, дорсальные продольные стволы Blattidae не соединены короткими комиссурами, как это имеет место у *Nauphoeta cynerea* (см. рис. 113, B; 127, A).

Строение внутренних и наружных органов половой системы также серьезно отличается у представителей этих двух таксонов. У традиционных представителей Blattidae (*Blatta orientalis*, *Periplaneta americana*) половая система достаточно подробно описана в учебной литературе (Иванов и др. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Типы: кольчатые черви, членистоногие. Ч. 2. Изд. 3, перераб. и доп. М.: Высшая школа; R. Fox. 2006. Invertebrate Anatomy OnLine, *Periplaneta americana* American cockroach, <http://lanwebs.edu/faculty/tsfox/invertebrates/periplaneta.html>). Это избавляет от необходимости останавливаться на строении Blattidae более подробно. Однако для того, чтобы показать реальный масштаб различий в строении репродуктивных органов достаточно сравнить строение копулятивного аппарата самца *Periplaneta americana* (рис. 125, 126) с соответствующими органами мраморного таракана (см. рис. 121–123). Единственное, что хоть как-то объединяет эти аппараты, это замена единственного эдегуса на хорошо обособленные фалломеры. Однако у *P. americana* все три фалломера хорошо развиты и, кроме вентрального, состоят из нескольких долей. Особо следует подчеркнуть, что фалломеры у рассматриваемого вида, как и у всех представителей таксона Blattidae, сохраняют свое исходное положение. «Левый» фалломер действительно располагается слева в копулятивной сумке, а «правый» — справа. Реверсивного изменения положения фалломеров, столь характерного для представителей таксона Blaberidae, к которому и относится мраморный таракан, у Blattidae не наблюдается.

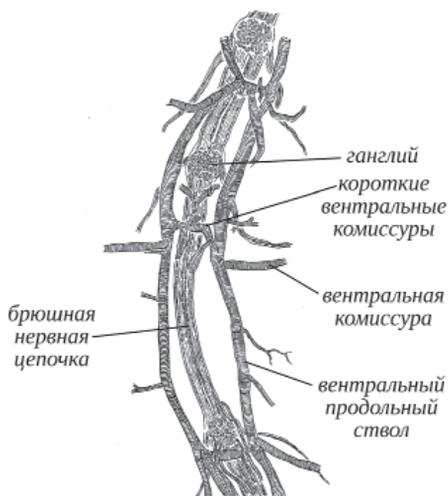


Рис. 124. Участок вентрального отдела трахейной системы и брюшной нервной цепочки *Periplaneta americana*.

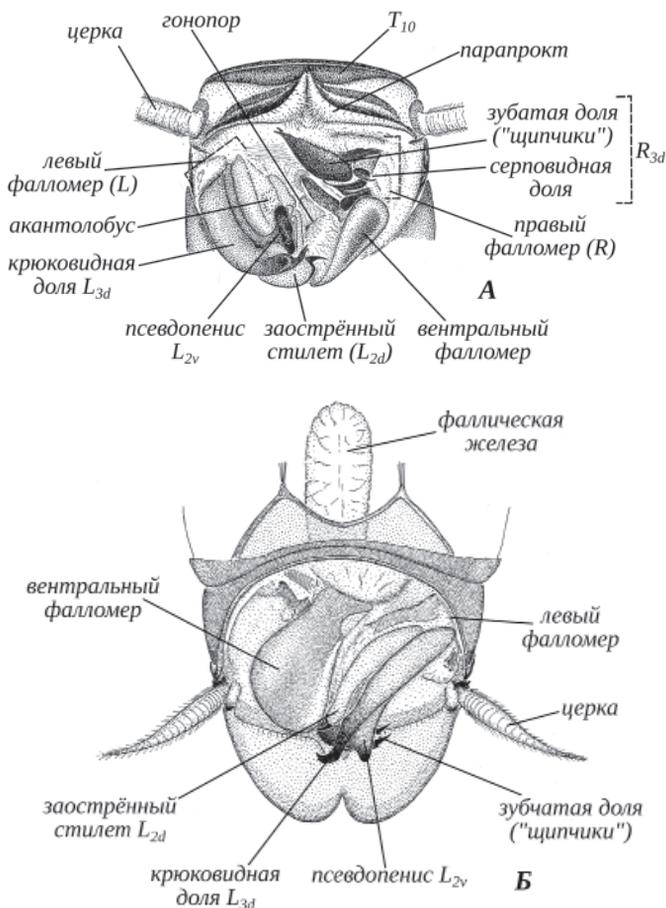


Рис. 125. Наружные органы мужской половой системы *Periplaneta americana*.

*A* — вид на половую сумку сзади,  $T_{10}$  и  $C_9$  сильно разведены; *B* — вид на половую сумку с вентральной стороны, стернит  $C_9$  удален.

Основу левого фалломера составляет *псевдопенис*, одетый мощным склеритом ( $L_{2v}$ ), свободный конец которого слегка уплощен. По наружному краю дорсально проходит длинный сильно склеротизованный вырост, концевой участок которого изогнут в виде мощного крюка. Это *крюковидная* доля, или *грумолобус* (*grumolobus*) ( $L_{3d}$ ). Вплотную к нему, но уже вентрально залегает еще один цилиндрический придаток, на конце которого расположен склерит в виде острого, слегка изогнутого шипа, или *стилета*. Эта доля так и называется *заостренным стилетом*, или *акутолобусом* (*acutolobus*) ( $L_{2d}$ ). Вентрально над псевдопенисом хорошо видна слабосклеротизованная доля — *акантолобус* (*acantholobus*), кутикула которой несет многочисленные мелкие шипики. Склерит  $L_1$ , столь мощно развитый у *Nauphoeta cynerea* (см. выше) у *Periplaneta americana* сильно редуцирован и практически неразличим. Правда, он сдвинут в центральную часть половой сумки и расположен недалеко от гонопора, под вентральным фалломером.

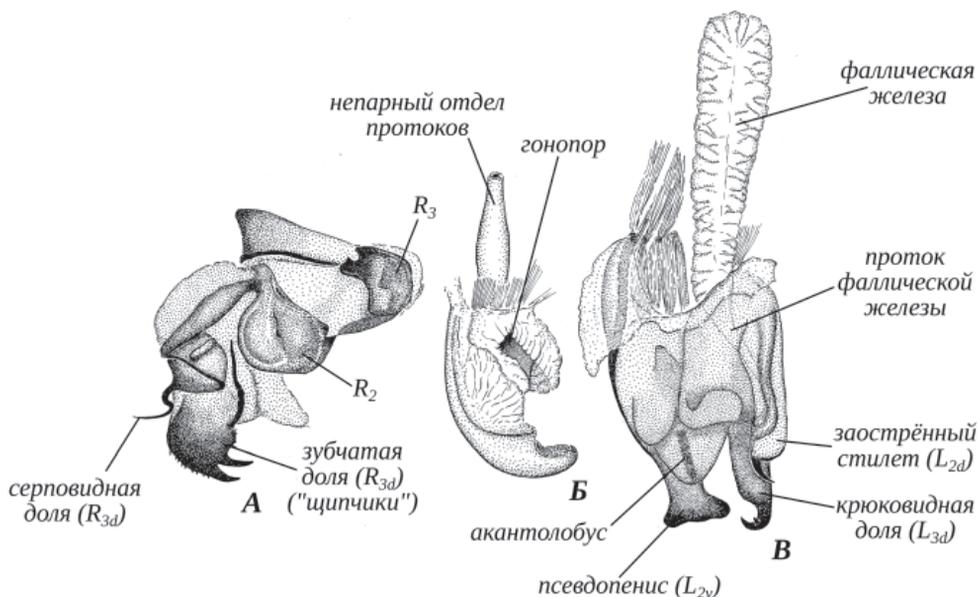


Рис. 126. Фалломеры *Periplaneta americana*.

*A* — правый фалломер; *Б* — вентральный фалломер, вид сбоку; при таком положении открывается доступ к женскому гонопору; *В* — левый фалломер с фаллической железой, пунктиром показан ход протока придаточной железы внутри фалломера.

С левым фалломером связано и еще одно образование. Это фаллическая железа. Массивное тело самой железы глубоко выдается в полость тела. Ее поверхность несет многочисленные складки. На уровне основания фалломера она резко сужается и превращается в узкий проток, который открывается порой между описанными выше долями.

Широкое основание правого фалломера содержит мощные мышцы, а его поверхность, соответственно, сильно склеротизована. Дистальный конец фалломера несет два придатка. Это крупный склерит в виде щипчиков, напоминающих клешню ракообразных: на мощном основании располагаются два заостренных зубца. Это *зубчатая доля* (*dikella*). Немного вентральнее располагается еще один придаток, узкий и изогнутый склерит которого напоминает серп. Это *серповидная доля* (*falx*). Оба этих придатка являются производными склерита  $R_{3d}$ .

Вентральный фалломер заметно сдвинут в правую сторону и представляет собой крупную лопасть, дистальный конец которой слегка расширен и плавно закруглен. Вентральная поверхность этой лопасти покрыта упругой кутикулой. Большая же часть дорсальной стороны этой лопасти, напротив, одета очень тонкой и мягкой кутикулой, между складками которой хорошо бывает виден *гонопор*. К основанию вентрального фалломера со стороны полости тела подходит *непарный отдел протоков* мужской половой системы.

«Тараканы» распространены достаточно широко, хотя наиболее разнообразна их фауна в тропических странах. На севере в природе встречается лишь очень ограниченное число видов. Так в Сев Европе, в том числе в Ленинградской области и Карелии обитает лапландский таракан *Ectobia lapponica*. Среди тараканов встречаются как крылатые, так и бескрылые виды. Крыловой аппарат дифференцирован: передние крылья превращены

в кожистый элитры, а вот для активного полета используются вторая пара перепончатых крыльев. Крылатые, летающие виды чаще всего занимают средние ярусы растительного покрова: кустарники, низкие деревья, высокий травостой. Бескрылые виды чаще всего заселяют поверхность грунта и листовой опад. Насекомые активны преимущественно ночью и в сумерках. Дневное время они, обычно, проводят в укрытиях. Тараканы практически всеядны. Их грызущий ротовой аппарат позволяет использовать любую пищу как растительного, так и животного происхождения. *Nauphoeta cynerea*, возможно, и стал объектом массового культивирования именно по этой причине. Правда, отдельные виды все же демонстрируют конкретные вкусовые предпочтения.

Хотя «тараканы» часто образуют довольно плотные поселения, никакие признаки социального поведения им в подавляющем большинстве случаев не свойственны. Исключение представляет лишь один таксон. Это упоминавшиеся выше древоядные тараканы Сгуртосциды. В формируемых ими «семьях» довольно отчетливо прослеживаются черты пресоциального поведения. По мнению некоторых исследователей (Ph. Grandcolas), именно на этой основе возникли сложные формы эусоциальности, т. е. настоящего социального поведения, свойственные термитам.

При всей своей осторожности и пугливости многие виды тараканов демонстрируют удивительную способность использовать среду обитания, создаваемую человеком, как свою собственную. При этом они часто расселялись вместе с человеком, осваивая все новые и новые районы. Так, всем хорошо известный американский, или черный таракан *Periplaneta americana* исходно был африканским видом. В Америку он проник с началом активной работоторговли. Несколько позднее по торговым путям, связавшим Америку с Европой он проникает в европейские портовые города. В нашей стране во второй половине XIX века он регистрируется в Кронштадте и Петербурге и преимущественно в общественных банях и различных оранжереях. В самом конце XIX и в самом начале XX он проникает в жилища человека и регистрируется далеко от портовых городов, в частности в Москве. Значительно более устойчивый пруссак *Blattella germanica* давно превратился в настоящую синантропную форму. Даже лапландский таракан *Ectobia lapponica* на северных границах своего ареала (северная Лапландия) довольно редко встречается в природе, но зато охотно поселяется вместе с людьми.

Размножение представителей таксона Dictyoptera характеризуется рядом специфических особенностей. Богомолам и «тараканам» свойственно наружно-внутреннее оплодотворение, т. е. перенос спермы в половую систему самки осуществляется с помощью сперматофора во время спаривания. После этого самка приступает к откладке яиц. Как уже было сказано ранее, в половые протоки самки поступает не зрелая яйцеклетка, а всего лишь ооцит II порядка (см. Примечание <sup>102</sup>). Второе деление созревания и настоящее оплодотворение происходят уже в половой сумке. Яйцо (не яйцеклетка, а настоящая зигота) подхватывается створками яйцеклада и поступает в дистальную часть половой сумки. Здесь начинает формироваться оотека (см. с. 000). Судьба оотеки у представителей разных таксонов различна. У *Periplaneta americana*, *Blatta orientalis* и других представителей таксона Blattellidae оболочки яиц через некоторое время затвердевают и вся оотека из половой сумки выводится наружу. Это плотное и твердое тело, состоящее из плотно склеенных друг с другом яиц. Все дальнейшее развитие протекает во внешней среде. Это типичный пример **яйцеорождения**. Однако среди представителей рассматриваемой группы встречаются и другие варианты. Так, самки некоторых тараканов выделяют оотеку из половой сумки, но при этом не теряют с ней связь. Оотека волочится за самкой на коротком гибком стебельке. Это можно рассматривать как проявление своего рода «заботы о потомстве». У представителей таксона Blaberoidea, к которому и относится мраморный таракан *Nauphoeta cynerea*, обычно встречается **яйцеживорождение**. Оотека на протяжении всего вре-

мени развития зародышей сохраняется в дистальном отделе половой сумки, но самка таракана может ей манипулировать: выдвигать наружу и снова вдвигать, поворачивать. При этом показано, что, хотя бы в ряде случаев, самка контролирует влажностный режим и выделяет секреторные продукты, которые могут использоваться зародышами. Таким образом, яйцеживорождение по-прежнему приобретает черты живорождения. К настоящим **живорождающим** видам часто относят *Diptera punctata* (Blaberidae).

Однако некоторые исследователи (например, L. M. Roth) подчеркивают, что использование терминов «яйцеживорождение» и, тем более «живорождение»), не совсем справедливо. Они мотивируют свою позицию тем, что все процессы развития зародышей в яйцах оотеки совершаются в половой сумке, которая в действительности не является истинным отделом протоков половой системы. Сама половая система оканчивается гонопором, а то, что расположено снаружи от него, это участок внешней среды. Свидетельством могут служить створки яйцеклада, которые, как уже говорилось выше, являются настоящими брюшными конечностями. Поэтому такой способ отрождения потомства они предлагают называть ложным яйцеживорождением и ложным живорождением. Однако это несколько не меняет сути того, что функционально происходит с зародышами во время их развития в половой сумке самки.

## **ОБЪЕКТ — Проксимальные отделы трахейной системы насекомых (рис. 127, А–Д)**

*Методические указания.* На общем вскрытии насекомого удастся познакомиться с общим планом строения главных стволов. Детали строения проксимальных участков трахейной системы при этом выпадают из внимания учащихся. Для того чтобы восполнить этот пробел необходимо изготовить временный препарата из любых органов, которые обильно оплетены трахеями: активно работающих мышц, ганглиев брюшной нервной цепочки (рис. 127, Г, Д) и т. п. Выбранный орган необходимо отпрепарировать, перенести в каплю физиологического раствора на предметное стекло, накрыть покровным стеклом и сильно надавить. Такой «давленный» препарат нужно выставить на демонстрацию, используя при этом большое увеличение микроскопа.

На препарате, как правило, отчетливо выделяются трахеи разного диаметра (рис. 127, А). Их объединяет наличие хорошо выраженной выстилки — интимы, имеющей кутикулярное происхождение. Интима на своей внутренней поверхности несет узкие, нитевидные утолщения — *тенидии*, которые располагаются по очень пологой спирали. Подобная конструкция позволяет трахеям сочетать гибкость и упругость: наличие тонких и эластичных участков интимы позволяет трахеям легко изгибаться; наличие же спирального армирования тенидиями практически исключает возникновение при этом изломов и перегибов трахей, что очень важно для обеспечения постоянного поступления  $O_2$  к органам-потребителям.

Самые проксимальные участки трахейной системы имеют несколько иное строение. Каждая тонкая трахея оканчивается особой трахеолярной клеткой, или трахеобластом. Трахеобласты имеют неправильную отростчатую форму — от каждого из них отходит пучок тончайших (толщиной не более 1 мкм) выростов — *трахеолей* (рис. 127, Б). Последние либо тесно контактируют с поверхностью клеток разных тканей, либо (как это имеет место в летательных

мышцах или ганглиях) внедряются в тела отдельных клеток, глубоко впячивая их поверхностную мембрану. Просвет трахеолей также выстлан тончайшей интимой, лишенной теннидиев и заполнен жидкостью. Последнее совершенно необходимо для реализации процессов диффузии газов ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) через трахеолы.

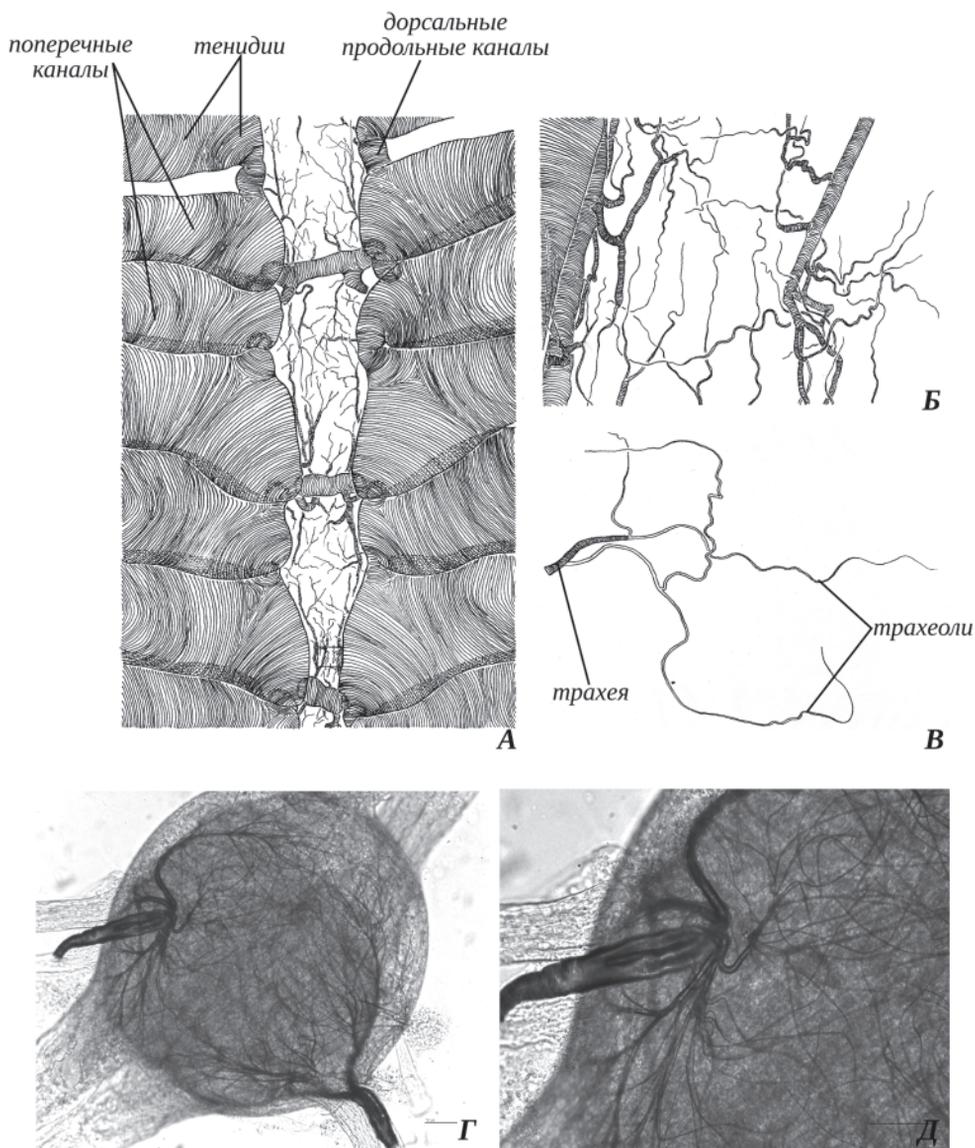


Рис. 127. Строение трахейной системы Hexapoda.

*A* — общий вид главных трахейных стволов и их ответвлений; *B, C* — тонкие детали строения трахейной системы; *D, E* — трахейная система в составе ганглия брюшной нервной цепочки (личинка стрекозы).

## ПРЕПАРАТ — Ротовые конечности грызущего типа таракана (рис. 128, А–Г, 129, А, Б)

*Методические указания.* Объектами для изучения являются постоянные препараты, изготовленные из ротовых частей таракана. На препарате должны присутствовать все элементы ротового аппарата (верхняя губа, жвалы, нижние челюсти, нижняя губа). Крайне желательно, чтобы был и гипофаринкс. Препараты рассматривают под микроскопом, используя и малое и большое увеличение (объектив 40<sup>x</sup>).

Для того чтобы продемонстрировать гипофаринкс, следует отделить голову таракана и расположить ее так, чтобы хорошо была видна ее задняя поверхность. После этого следует аккуратно под самое основание удалить нижнюю губу. Такой препарат можно выставить демонстрационно под бинокуляром (рис. 129, Б).

*Верхняя губа*, или *лабрум* (labrum) (рис. 128, А) имеет вид плоской непарной складки, прикрывающей спереди остальные ротовые части<sup>104</sup>.

Своим проксимальным концом она сочленена с наличником (*клинкусом*) (см. рис. 105, Б) и выполняет функции передней стенки нижней части преоральной полости (см. ниже). Фронтальная поверхность верхней губы жестко склеротизована, тогда как задняя, обращенная в предротовую полость остается мягкой и эластичной. Она плавно переходит во внутреннюю поверхность наличника, и вместе оба эти участка мягкой кутикулы называются эпифарингеальной поверхностью. Подвижность верхней губы и ее способность к конформации весьма ограничены, но она может немного уплощаться за счет втягивания с помощью специальных поперечных мышц внутренней, эпифарингеальной поверхности.

По бокам от верхней губы и немного позади нее к головной капсуле прикрепляются *верхние челюсти*, или *мандибулы* (mandibulae) (рис. 128, Б). У всех Нехарода это нерасчлененные придатки, лишенные щупиков (для сравнения см. с. 000 и рис. 87, В) и, как правило, очень жестко склеротизованные. Каждая жвала имеет неправильно-треугольную форму. На ее основании располагаются два сочленовных *мышцелка*. Наружный, или латеральный край более или менее плавно закруглен. Внутренний же (медиальный) край представляет собой главную рабочую поверхность мандибулы. На дистальном конце располагается несколько очень прочных заостренных зубцов. Это *резцовый отдел* (инцизор — incisor). Проксимальное положение занимает коренной, или *молярный отдел* (mola).

За мандибулами, также латерально и почти вплотную примыкая к ним, залегает пара *нижних челюстей* (максиллы I, maxillae I) (рис. 128, В). Эти ротовые конечности устроены значительно сложнее, ибо богато расчленены. В состав каждой максиллы входит двучленистое основание, на дистальном конце которого располагаются 3 придатка. Начинается нижняя челюсть небольшим, вытянутым в поперечном направлении члеником — *кардо* (cardo). Далее следует более крупный и ориентированный продольно *стипес* (stipes). На свободном конце стипес несет две нерасчлененные лопасти.

Латерально расположена *наружная лопасть*, или *галеа* (galea). В медиальную сторону смещена *внутренняя лопасть*, или *лаци-*

*ния* (lacinia). Галеа по своему внутреннему краю несет два режущих валика, а лациния острый, изогнутый в медиальном направлении зубец на конце и длинный ряд жестких щетинок вдоль всего внутреннего края.

Непосредственно за лопастями к наружному краю стипеса причленен 5-члениковый *максиллярный*, или *нижнечелюстной щупик* (palpus maxillaris).

Закрывает ротовой аппарат сзади непарная *нижняя губа*, или *лабиум* (labium) (рис. 128, Г). Ее строение во многом напоминает строение нижних челюстей. Главное отличие сводится к тому, что членики основания правой и левой конечностей сливаются в непарную пластинку на очень ранних стадиях развития. Соответственно это единое основание несет двойной набор всех придатков. Правда само основание включает не два, а три последовательно расположенных участка. Двигаясь от проксимального конца к дистальному можно различить *субментум* (подподбородок), *ментум* (подбородок) и *прементум* (предподбородок)<sup>105</sup>.

Самая крупная и широкая пластинка — субментум. Его форма приближается к неправильно трапецевидной — передний и задний края слабо вогнуты, а углы закруглены. Спереди с ним сочленен уступающий ему по размерам и вытянутый в поперечном направлении ментум. И, наконец, самое дистальное положение занимает прементум. Последний имеет общее, непарное основание, а вот на дистальном конце он отчетливо разделен на две короткие и широкие ветви. На концах этих ветвей и располагаются две пары лопастей. Наружные лопасти, соответствующие галеа нижних челюстей, называются *параглоссами*, а внутренние, соответствующие лациниям, — *глоссами*. И глоссы, и параглоссы характеризуются небольшими размерами, контуры их закруглены, и они практически полностью лишены жестких жевательных структур (зубцов и т.п.). Правда, они снабжены многочисленными щетинками.

На общем основании прементума, на небольших выростах латерально располагаются два *лабиальных*, или *нижнегубных щупика* (palpus labialis). Последние заметно короче максиллярных щупиков и образованы всего тремя члениками.

В целом вся нижняя губа и, в первую очередь, ее крупный субментум образует заднюю стенку предротовой полости.

Центральную часть предротовой полости занимает мощно развитый гипофаринкс (рис. 128, Д). Он сильно вытянут в длину и имеет клиновидную форму.

Ротовой аппарат грызущего, или ортоптероидного типа справедливо рассматривается как самый архаичный среди Нехарода. В целом он предназначен для откусывания и последующего измельчения плотных пищевых продуктов. Выше уже упоминалось, что лабрум, парные мандибулы и максиллы I и непарная нижняя губа (лабиум) ограничивают небольшую предротовую полость. Однако значительную часть объема последней занимает свешивающийся сверху гипофаринкс (см. сноску<sup>95</sup> и рис. 128). Это мясистый вырост, который фактически разделяет предротовую полость на два в значительной степени изолированных компартмента (рис. 129). Передний, ограниченный задней, эпифарингеальной

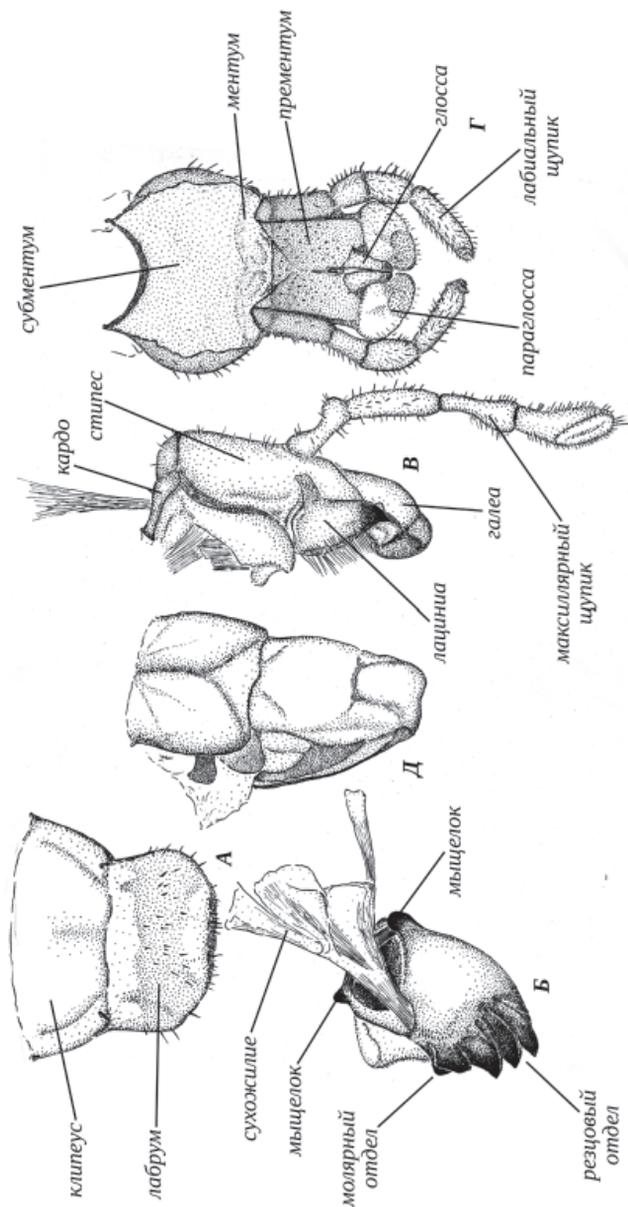


Рис. 128. Ротовые конечности таракана (ротовой аппарат грызущего типа).

*A* — верхняя губа (лабрум); *B* — верхние челюсти (жвалы, мандибулы); *B* — нижние челюсти (максиллы, максиллы I); *Г* — нижняя губа (максиллы II, лабиум); *Д* — гипофаринкс.

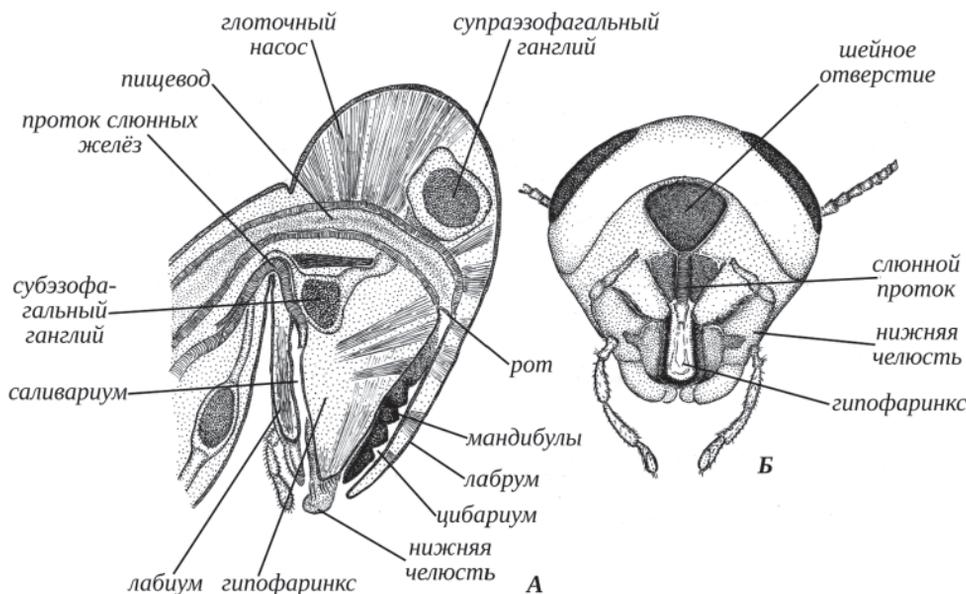


Рис. 129. Строение преоральной полости и положение гипофаринкса на голове насекомого.

*А* — разрез головы таракана в мидсагиттальной плоскости (рисунок схематизирован); *Б* — вид на голову таракана сзади; нижняя губа полностью удалена.

поверхностью лабрума и передней поверхностью гипофаринкса, называется цибариумом. На уровне оснований и лабрума, и гипофаринкса в цибариум открывается ротовое отверстие, которое и ведет в пищеварительный тракт. Задняя часть предротовой полости, расположенная между гипофаринксом и лабиумом, называется саливариумом. В него открываются непарный проток слюнных желез (см. с. 000, 000). Его наружная пора расположена непосредственно перед основанием нижней губы. С боков вход в предротовую полость прикрывают мандибулы и верхние челюсти.

У тараканов, как, впрочем, и у многих других насекомых, механическая и химическая обработка пищи практически начинается на самом первом этапе ее поглощения. Откусывание кусочка пищи осуществляется с помощью мандибул и максилл I. В этот момент из саливариума поступает порция слюны. Если пища достаточно плотная, то насекомое разминает его еще какое-то время с помощью обеих пар челюстей, поливая слюной и поддерживая снизу и сзади нижней губой. Когда этот этап внекишечной обработки пищевой массы заканчивается, гипофаринкс оттягивается назад и своим слегка уплощенным передним краем, как совком подхватывает пищевую массу. При этом его свободный конец начинает движение вперед и вверх, направляя пищу не просто в цибариум, а в его самый верхний участок, непосредственно к ротовому отверстию. Этому способствуют и работа специальных поперечных мышц, расположенных у основания лабрума и клипеуса (иногда их совокупность обозначают как цибариальный, или клипеальный насос). Эпифарингеальная поверхность и верхней губы, и наличника одета эластичной, упругой кутикулой, которая при сокращении поперечно ориентированных мышц немного втягивается, а при расслаблении в силу действия упругих сил возвращается в исходное положение. При попадании пищево-

го комка в цибариум по его передней поверхности пробегает некое подобие перистальтической волны, что дополнительно способствует проталкиванию пищи в ротовое отверстие и далее в пищевод, где вступает в действие уже другая группа мышц — глоточный насос.

## **ПРЕПАРАТ — Ротовой аппарат пчелы *Apis mellifera*** (рис. 130, А–Г)

*Методические указания.* Объектами для изучения являются постоянные препараты, изготовленные из ротовых частей пчелы (или шмеля). На препарате должны присутствовать основные элементы ротового аппарата (верхняя губа, жвалы, нижние челюсти, нижняя губа с гипофаринксом). Препараты рассматривают под микроскопом, используя и малое, и большое увеличение (объектив 40<sup>х</sup>).

*Верхняя губа* (лабрум) (рис. 130, А) представляет собой короткую, но широкую пластинку, свободный край которой плавно закруглен и несет густой ряд волосков. Многочисленными щетинками покрыта и фронтальная поверхность лабрума. Эпифарингальная поверхность более светлая, не так жестко склеротизована и несет меньше чувствительных волосков.

При препаровке ротовых придатков пчелы расположенный на границе лабрума и клипеуса э п и ф а р и н к с, как правило, остается на голове пчелы.

*Верхние челюсти* (рис. 130, Б) также сохраняют некоторое сходство с мандибулами ротового аппарата грызущего типа. Они короткие и немного сужены в средней части. Рабочая поверхность расположена на расширенном дистальном конце мандибулы. Снаружи мандибула гладкая, со стороны же предротовой полости она вогнута. Это впячивание косо пересекает жесткий кутикулярный гребень, вдоль которого тянется ряд массивных и толстых щетинок. Сходные щетинки располагаются вдоль всего заднего (нижнего) края мандибулы. Кроме того, вдоль мандибулы по ее внутренней поверхности вплоть до основания тянется узкая бороздка. Контуры мандибулы сглажены, острые зубцы, столь характерные для мандбул типичного грызущего ротового аппарата, в этом случае отсутствуют.

В противовес лабруму и мандибулам нижние челюсти (Мх I) и нижняя губа (лабиум, Мх II) сильно вытянуты в длину и вместе образуют хоботок, с помощью которого можно поглощать жидкую пищу. При этом Мх I (рис. 130, В) сохраняют, хотя и в измененном виде, все основные структурные элементы, присущие ортоптероидным нижним челюстям. Основание образовано двумя члениками — кардо и стипесом. Последний на своем дистальном конце несет сильно модифицированные наружную (галеа) и внутреннюю (лациния) лопасти, и крошечный редуцированный максиллярный щупик.

В составе хоботка Мх I занимают боковое и передне-боковое положение. Их уплощенные стипесы располагаются по бокам от прементума нижней губы, почти параллельно мидсагитальной плоскости, а не перпендикулярно ей, как это обычно свойственно остальным ротовым конечностям. Они фактически образуют боковые стенки основания хоботка пчелы. Соответственно, их фронтальная поверхность обращена вбок и оказывается «б о к о в о й» поверхностью хоботка, Латеральный край частично заворачивается на

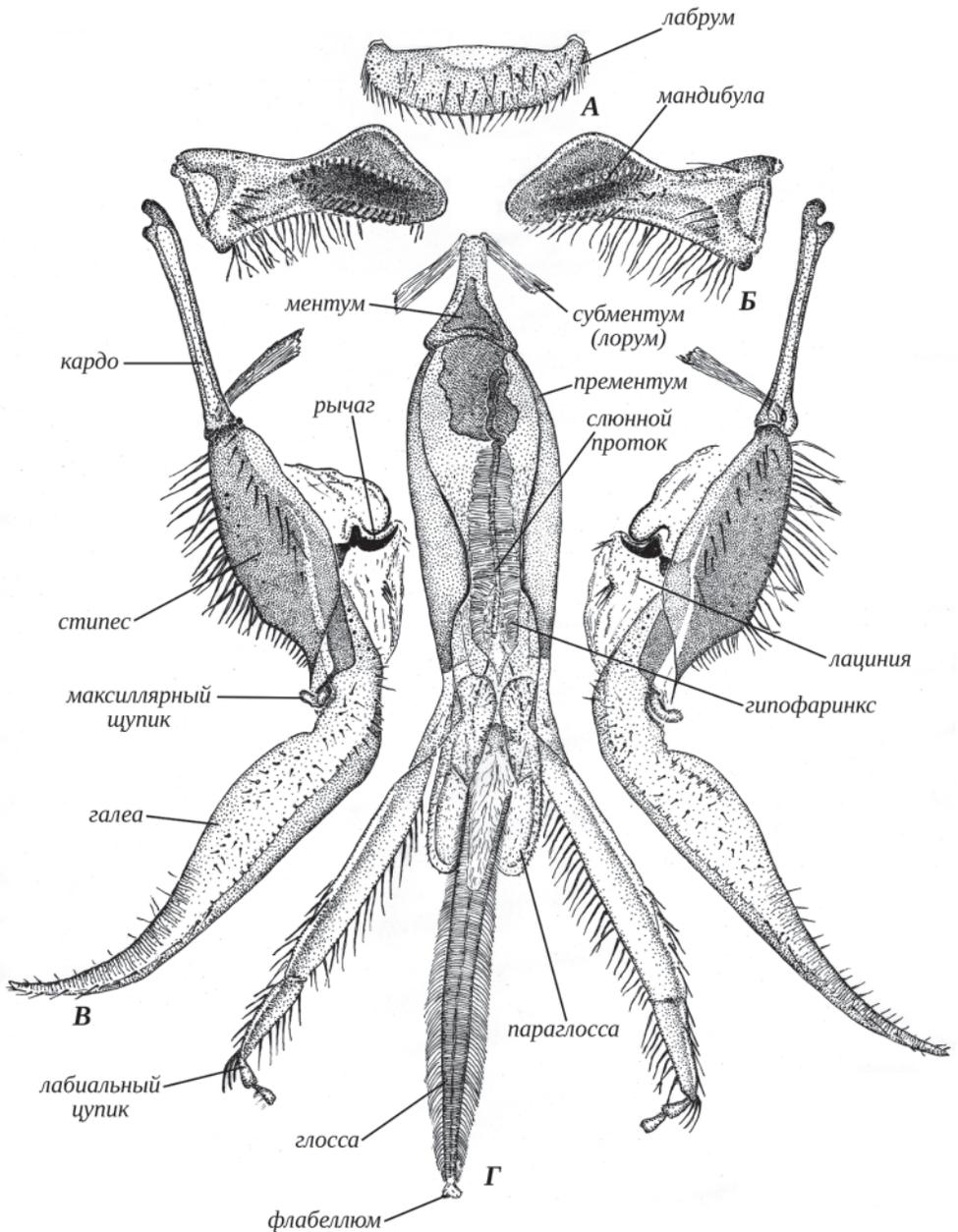


Рис. 130. Ротовые части пчелы *Apis mellifera*.

*A* — верхняя губа (лабрум), вид сзади, со стороны эпифарингальной поверхности; *B* — верхние челюсти (жвалы, мандибулы), вид сзади — при таком положении можно рассмотреть рабочую поверхность жвал; *C* — нижние челюсти (максиллы, максиллы I), вид спереди; *D* — нижняя губа (максиллы II, лабиум), вид спереди.

з а д н ю ю поверхность прементума нижней губы. Мощные, желобовидно изогнутые галеа частично образуют переднюю стенку остального хоботка, а частично перекрывают его боковые участки. При изготовлении тотальных препаратов сохранить эти пространственные отношения не удастся. В первую очередь это касается проксимальных отделов нижних челюстей (Mx I) и нижней губы (Mx II) — кардо и субментума. Если на препарате стараются сохранить естественное положение наружной и внутренней лопастей Mx I, то кардо оказывается обращенным к середине тела. В то же время тесно связанные с ним фрагменты субментума (лорума) (подробнее см. ниже) разворачиваются в латеральном направлении, т. е. в сторону от нижней губы. Для того чтобы сохранить более или менее естественное положение этих элементов ротового аппарата очень часто и на препаратах, и на рисунках нижние челюсти разворачивают на 180°. При этом внутренняя лопасть (лациния) оказывается обращенной наружу, а внутренняя лопасть (галеа), напротив, развернута внутрь, в сторону мидсагиттальной плоскости. В эту же сторону смотрит и рудимент нижнечелюстного щупика. Естественно, что положение наружного (латерального) и внутреннего (медиального) краев и стипеса и галеа Mx I также меняется на противоположное (см. например: Бей-Биенко Г. Д. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1966, рис. 9; и др.). Более точно отражают взаимное положение ротовых частей пчелы рисунки, на которых хоботок представлен целиком, а ротовые конечности лишь слегка разведены (например, Росс и др. 1985. Энтомология. М.: Мир. Рис. 3.29). К сожалению, рисунки такого рода не содержат необходимой информации о конкретных ротовых конечностях.

При изготовлении препарата, с которого был сделан рис. 130, В, приводимый в настоящем издании, нам пришлось сильно деформировать сочленение между кардо и стипесом Mx I. Это позволило сохранить более или менее естественное положение остальных элементов этой пары конечностей.

Узкий, палочковидный *кардо* сильно вытянут в длину. К его проксимальному концу прикрепляются сухожильные связки мощных мышечных пучков. Дистальный конец с помощью суставного соединения подвижно сочленен со стипесом. Кроме того, с дистальным концом кардо прочно связана пластинка лорума (чаще всего его фрагмент) (см. ниже и сноску <sup>106</sup>).

*Стипес*, напротив, уплощен и плавно расширяется к дистальному концу. По своему наружному (заднему) краю он несет многочисленные жесткие щетинки. Полностью склеротизованная фронтальная поверхности стипеса также несет продольный ряд щетинок, но только более коротких.

На дистальном конце стипес несет две лопасти и максиллярный щупик. Наиболее мощного развития достигает вытянутая в длину ножевидная наружная лопасть — *галеа*. В продольном направлении она изогнута, так что имеет вид длинного желоба с довольно покатыми стенками. Ее наружный (латеральный) край плавно изогнут и в своей дистальной части несет характерную поперечную исчерченность. Внутренний (медиальный) край гладкий и почти прямой. Линия перегиба, также почти прямая, проходит ближе к внутреннему краю и параллельно ему. На всем протяжении наружная лопасть заметно склеротизована и несет многочисленные чувствительные щетинки разных размеров и формы.

*Лациния* (внутренняя лопасть), наоборот, короткая и вздутая. Собственно сама лопасть низведена до крошечного щупиковидного придатка, несущего на своем свободном конце небольшую группу щетинок. Вся остальная часть разрас-

тается и приобретает вид прозрачной, эластичной подушки, тонкая кутикула которой несет многочисленные очень маленькие шипики. Склериты лацинии представлены двумя структурами. Вдоль основания лацинии, по задней поверхности Мх I тянется слегка изогнутая пластинка — стержень. Узким отростком он жестко связан со склеритом стипеса. Со стержнем подвижно сочленен небольшой серповидно изогнутый склерит — *рычаг*.

Если галеа и лациния в целом развиты хорошо, то *максиллярный щупик* (palpus maxillaris) подвергается сильно редукции. Он расположен с наружной стороны максиллы, у основания наружной лопасти. Щупик состоит из двух члеников — более широкого основного и расположенного под прямым углом к нему узкого дистального.

*Нижняя губа* (лабиум, Мх II) также сохраняет все конструктивные элементы, хотя и в сильно модифицированном виде (рис. 130, Г). Основание нижней губы представлено тремя элементами. Самое проксимальное положение занимает *субментум*, или *лорум*. Он имеет форму перевернутой латинской буквы «Λ». Его вершина прочно соединена с проксимальным концом следующего членика — ментума, а расходящиеся ветви направляются вперед и вниз к дистальным концам кардо нижних челюстей. *Ментум* имеет вид небольшого треугольного склерита, который широким основанием сочленен с большим овальным прементумом, к свободному концу которого причленены наружные и внутренние лопасти и крупные лабиальные щупики<sup>106</sup>.

Фактически только задняя и боковые поверхности *прементума* защищены мощным склеритом. Его фронтальная поверхность покрыта эластичной и прозрачной кутикулой, вооруженной маленькими и очень тонкими шипиками. Ближе к дистальному концу прементума к нему плотно прилегает сравнительно небольшой *гипофаринкс*. Последний имеет вид продольного валика, стенка которого покрыта густой поперечной складчатостью. Через переднюю стенку прементума и гипофаринкс следует рассмотреть дистальный участок общего *слюнного протока*. Он выделяется благодаря отчетливой поперечной исчерченности выстилающей его кутикулы.

Заканчивается слюнный проток, не доходя до нижнего конца гипофаринкса. Он открывается в очень небольшую полость, которая спереди прикрыта самым дистальным участком гипофаринкса, с боков частично ограничена основаниями параглосс (крайне специализированных наружных лопастей лабиума). Эта полость и соответствует саливариуму.

Медиально к дистальному концу прементума причленен длинный, богато опушенный придаток — *глосса* (glossa), или язычок. Непарная глосса возникает в результате слияния внутренних лопастей и, по сути, представляет собой глубокий желоб с плотно смыкающимися по свободному краю стенками. В результате формируется длинный и узкий канал, просвет которого за счет внутренних складок в свою очередь оказывается разделенным на два самостоятельных протока. Снаружи поверхность глоссы армирована многочисленными поперечными кольцами, что позволяет сочетать гибкость и упругость.

Дистальный конец глоссы несет небольшой языковидный придаток — *флабеллум* (*flabellum*)

Наружные лопасти нижней губы, или *параглоссы* (*paraglossa*) сохраняют парность. Они приобретают вид двух коротких желобков, которые с боков охватывают основание глоссы, а спереди прикрывают саливариум. Параглоссы обычно плотно прижаты к язычку. Однако иногда пчела может разводить их в стороны.

С латеральными лопастями дистального конца прементума (пальпигерами) подвижно сочленены *лабиальные щупики* (*palpus labialis*), которые лишь немного короче глоссы. Щупики — 4-члениковые. 2 проксимальных членика изменены очень сильно. Они сильно вытянуты, причем 1-й более чем в 2 раза превышает по длине 2-й. Сочленение между ними практически лишено подвижности. Вместе же они образуют длинный и довольно широкий, открывающийся вперед желоб. На препаратах лабиальные щупики обычно сильно разводят в стороны (см. рис. 130, Г), тогда как в действительности они располагаются параллельно глоссе и вместе прикрывают ее сзади, образуя, таким образом, заднюю стенку хоботка (подробнее см. ниже).

Два коротких дистальных членика каждого щупика сохраняют типичное строение и подвижность.

В эволюционной истории шестиногих переход от питания плотной и даже твердой пищей, требовавшей откусывания пищевой частицы и ее последующего измельчения, к поглощению жидкой пищи, которую можно просто засасывать, совершался неоднократно. Это один из основных эволюционных трендов, обусловивших широчайшую адаптивную радиацию Нехарода. Морфологическая перестройка ротового аппарата при переходе к поглощению жидкой пищи практически во всех случаях протекает по двум основным направлениям — с одной стороны, это вытягивание тех или иных ротовых частей, с другой же, — преобразование их в трубку с герметичными стенками — хоботок. Еще одна группа изменений затрагивала мышцы, связанные с ротовым аппаратом, — они должны были преобразоваться в мощный насос, обеспечивающий засасывание иногда достаточно густой и вязкой жидкости (кровь, нектар, соки растений, разложившаяся до жидкого состояния органика и т. п.) по хоботку.

Ротовой аппарат медоносной пчелы [*Apis mellifera* — **Arthropoda** (тип): **Mandibulata: Tetraconata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda** (надкл.): **Insecta (= Ectognatha)** (кл.): **Dicondylia**: (Pterygota): **Hymenoptera** (отр.): **Apocrita** (подотр): **Apidae** (сем.)] демонстрирует отчетливо выраженную морфологическую и функциональную двойственность. Прежде всего, это проявляется в том, что лабрум и мандибулы внешне не очень сильно изменены по сравнению с ортоптероидными ротовыми частями (см. выше). Соответственно они и не входят в состав хоботка, который формируется из сильно вытягивающихся в длину придатков нижних челюстей (Mx I) и лабиума (Mx II).

Функции ложкообразных мандибул достаточно ограничены. С их помощью насекомые собирают и размалывают цветочную пыльцу, разминают воск, используемый для строительства сот и собственно формируют и выглаживают стенки самих сот. Дополнительные функции мандибул сводятся к тому, что они удерживают сложенный хоботок, обхватывая его с боков и снизу, и участвуют в процессе передачи пищи при трофолаксисе и выкармливании личинок.

Собственно хоботок имеет сложный состав. В распрямленном состоянии, когда он почти вертикально свисает вниз, его передняя стенка образована двумя желобовидными

галеями. Их частично перекрывающие друг друга медиальные края образуют фронтальный участок стенки, а немного отогнутые назад более широкие латеральные края — переднебоковые участки. Заднюю стенку хоботка образуют, как уже говорилось выше, проксимальные членики лабиальных щупиков. Их медиальные края с многочисленными щетинками, плотно соприкасаясь друг с другом, становятся задним участком стенки хоботка, тогда как латеральные — заднебоковыми. По бокам хоботка галеи и лабиальные щупики тесно прилегают друг к другу.

Внутри образовавшейся трубки достаточно свободно лежит упругая и эластичная глосса нижней губы, в которой за счет изгибов и складок формируются еще, как минимум, два практически полностью изолированных канала. Все эти каналы свободно открываются и на дистальном и на проксимальном концах хоботка. Правда, во втором случае они открываются не во внешнюю среду, а в сложно структурированную предротовую полость, включающую относительно небольшой саливариум и достаточно объемистый цибариум, который ведет в ротовое отверстие и далее в глотку, снабженную мощным глоточным насосом. В самом начале цибариума, частично перекрывая вход в него, располагается массивный вырост эпифарингеальной поверхности — эпифаринкс.

В целом ротовой аппарат пчел сложно дифференцированное, полифункциональное образование. Добыча нектара осуществляется с помощью трубчатого хоботка. Правда, тонкие детали этого процесса не до конца известны, в частности не понятно, как пчела использует два главных канала, тянущихся вдоль хоботка: широкий канал, образованный галеа и лабиальными щупиками, и главный канал язычка, возникающий за счет изгибания стенок последнего. Что же касается самого внутреннего, узкого канала глоссы, то он, как считается, служит для проведения слюны из саливариума наружу, в нектарник цветка. Но саливариум локализуется перед лабиумом, а вход в каналы глоссы — на тыльной (задней) стороне ее основания. Для того чтобы направить поток слюны в каналы глоссы, и используются имеющие форму желобков короткие паралглоссы.

Эффективность работы глоточного насоса или какого-либо другого механизма, обеспечивающего подъем нектара по хоботку, во многом зависит от надежности герметизации основания хоботка — без этого невозможно создать и поддерживать в хоботке достаточный уровень разрежения. Именно для этой цели используются мягкие подушкообразные лацинии. Когда пчела начинает сосать нектар, она с помощью специальных мышц немного подтягивает хоботок вверх, частично используя для этого и мандибулы, которые «подхватывают» и удерживают нижние челюсти в приподнятом состоянии. При этом «подушки» лациний плотно зажимаются между расположенным над ними эпифаринксом и проксимальными концами галеа.

В то же время ротовой аппарат рабочих пчел используется не только для добывания пищи, но и для реализации ряда других функций. Прежде всего, это кормление других «членов» семьи матки (царицы), трутней и многочисленных личинок. Кормление матки и трутней осуществляется при расправленном хоботке. Последний опускается немного вниз. При этом лацинии отходят от эпифаринкса, так что на месте плотно загерметизированной стенки возникает довольно крупное отверстие, открывающееся непосредственно в цибариум. Всасывание нектара при таком положении хоботка становится невозможным, но зато отрываемое рабочей пчелой содержимое зобика, которое и является пищей для царицы и трутней, через это отверстие сразу же поступает наружу. Несколько иначе выкармливаются личинки, для которых рабочие пчелы-няньки готовят специальную пищевую смесь из меда, перемолотой пыльцы и пчелиного молочка. Во-первых, хоботок при этом не развернут, сложен и подогнут назад. Мандибулы в этом случае немного разводятся в стороны, так что между ними возникает довольно узкий и короткий канал, по внутренним стенкам которого тянутся упоминавшиеся ранее бороздки. По ним и стекает

пища в ротовое отверстие личинок. Кроме того, как уже говорилось выше, мандибулы активно используются пчелами и при строительстве сот.

### **ПРЕПАРАТ — Ротовой аппарат комара *Culex* sp. (рис. 131)**

*Методические указания.* Объектами для изучения являются постоянные препараты из цельных головок комаров. В процессе изготовления препарата ротовые части следует развести в стороны. При работе с препаратом необходимо использовать разные увеличения микроскопа. Тонкие и прозрачные колющие части хоботка комаров можно выставить на демонстрационных микроскопах, оборудованных фазово-контрастными устройствами.

Ротовые части кровососущих комаров в совокупности образуют высокоспециализированный аппарат, обеспечивающий не только эффективное всасывание крови позвоночного животного, но и относительно легкий доступ к капиллярам кровеносной системы. Последнее достигается путем точечного прокалывания покровов животного-донора.

У комаров-гематофагов все основные части ортоптероидного ротового аппарата сохраняются, но при этом сильно вытягиваются в длину и приобретают форму острых колющих стилетов, внутри которых проходят каналы для выделения слюны и собственно всасывания крови. В естественном состоянии все ротовые части строго определенным образом упакованы внутри массивного лабиума, который плотно охватывает их в виде гибкого трубчатого чехла (см. рис. 131). На препарате ротовые части специально извлечены из нижней губы и разведены в стороны.

Самое переднее положение занимает *лабрум* (верхняя губа). По своей конструкции она очень напоминает иглу шприца — это жесткая полая трубка, косо срезанная на своем свободном конце. В действительности же верхняя губа представляет собой пластинку, в которую заходит щелевидный участок полости тела. Благодаря этому стенка верхней губы кажется «двойной». Боковые края уплощенного лабрума загнуты назад, навстречу друг другу и плотно смыкаются между собой. Наличие «двойной» стенки, по-видимому, обеспечивает верхней губе дополнительную жесткость.

Сзади, вплотную к лабруму располагаются бок о бок две стилетовидные *мандибулы*. Но стилеты эти тонкие и довольно гибкие. Их ширина лишь немного уменьшается по направлению от основания к дистальному концу. Свободные концы мандибул едва заметно ланцетовидно расширены. Наружный край этого расширения кажется гладким, хотя в действительности он несет мельчайшие зубчики, рассмотреть которые удастся только при использовании иммерсионного объектива (90<sup>×</sup> или 100<sup>×</sup>) микроскопа.

Медиально за мандибулами располагается плоский и немного более жесткий *гипофаринкс*. У комаров это уже не мясистый вырост нижней поверхности головы (см. с. 000), а еще один острый стилет. По задней поверхности гипофаринкса, точно по середине тянется узкий и невысокий валик, внутри которого проходит *слюнной канал*, в который у самого основания хоботка открывается небольшой саливариум.

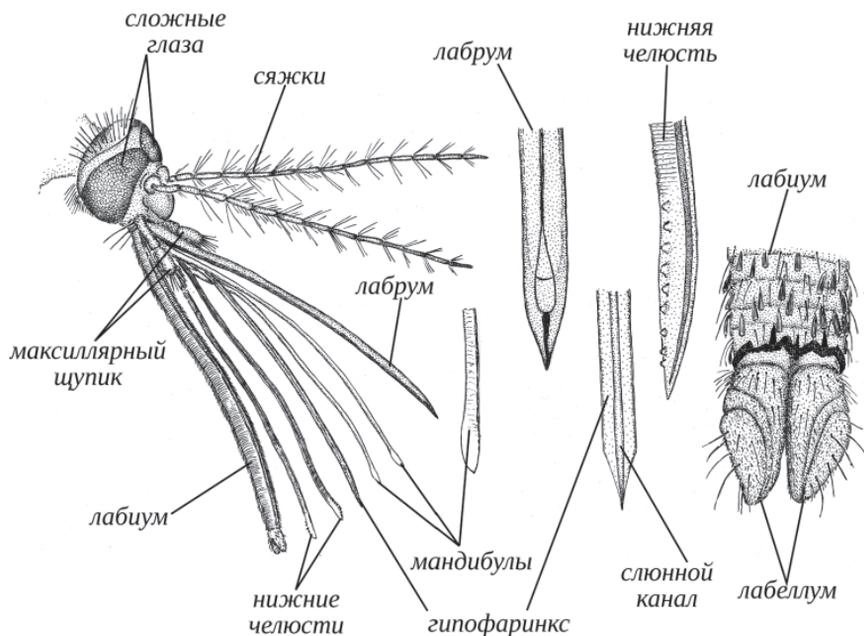


Рис. 131. Ротовые части комара *Culex* sp. с разведенными в стороны колющими придатками ротового аппарата, вид спереди и справа.

Далее назад, опять-таки бок о бок залегают две плоские *нижние челюсти*. Под малым увеличением микроскопа их бывает нелегко отличить от мандибул, однако при использовании более мощных объективов, различия между этими ротовыми частями становятся совершенно очевидными. Они немного массивнее, чем верхние челюсти. Их более тонкий наружный край поперечно исчерчен, а вдоль всего медиального края тянется валик плотной кутикулы. Свободные, едва заметно расширенные концы нижних челюстей по краю несут ряд хорошо заметных зубчиков. В составе нижней челюсти кроме колющего стилета<sup>107</sup> сохраняется и *максиллярный щупик*.

В спокойном состоянии, когда комар не питается, все эти колющие части окружены *лабиумом* (нижней губой). Последняя представляет собой сильно вытянутую массивную пластинку, изогнутую в виде глубокого желоба. В отличие от лабрума, края которого обращены назад и плотно смыкаются, желоб лабиума открывается вперед, а его латеральные края лишь свободно прилегают друг к другу. Нижняя губа остается эластичной, что позволяет ей сильно изгибаться в процессе питания комара.

Наружная поверхность нижней губы почти сплошь покрыта многочисленными чешуйками и щетинками.

На свободном конце лабиума располагаются два коротких эластичных придатка — *лабеллумы*. Они несут многочисленные чувствительные щетинки

и, по-видимому, играют роль органов чувств. Считается, что по своему происхождению лабеллумы соответствуют сросшимся лабиальным щупикам.

Ротовой аппарат кровососущих комаров [*Culex* sp. — **Arthropoda** (тип): **Mandibulata: Tetraconata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda** (надкл.): **Insecta (= Ectognatha)** (кл.): **Dicondylia: (Pterygota): Diptera** (отр.): **Nematocera** (подотр): **Culicidae** (сем.)] относится к числу наиболее специализированных и совершенных. С его помощью реализуются две функции, непосредственно связанные с питанием комаров. Первая — это нарушение целостности покровов животного-донора, без чего невозможен доступ к пище. Вторая — это транспорт жидкой пищи из кровеносной системы хозяина в пищеварительную систему гематофага. Решению этих задач идеально соответствует конструкция хоботка, в которой сочетаются и совершенные колющие элементы, и герметизированная трубка, снабженная мощным мышечным насосом.

Обнаружив теплокровное животное самка комара садится на него. Используя лабеллумы нижней губы, она тщательно ощупывает поверхность кожи, в поисках наиболее теплого места. Локальное повышение температуры свидетельствует о том, что именно в этом участке близко к поверхности тела проходит капилляр. Хоботок, образованный совокупностью всех описанных ранее ротовых частей, располагается при этом перпендикулярно к поверхности кожи.

В кожу животного-донора вводится лишь комплекс колющих частей, т. е. свернутый в виде трубки лабрум, мандибулы, слегка расширенные дистальные кончики которых прикрывают вход в канал верхней губы, стилетовидный гипофаринкс с проходящим внутри него протоком для выведения слюны и, наконец, максиллы с направленными в латеральном направлении пиловидными расширениями на дистальных концах. Последние, как считается, используются как режущие орудия и служат для увеличения площади прокола. Лабиум при этом остается снаружи — его самый дистальный конец, находящийся в прямом контакте с кожей животного-донора, плотно охватывает и удерживает колющие части вместе, не давая им разойтись. Средняя же часть нижней губы по мере погружения колющих частей в тело хозяина, напротив, отгибается назад в виде постепенно сужающейся петли.

Комплекс колющих ротовых частей достигает ближайшего кровеносного сосуда и вводится в его просвет. При этом слегка расширенные концевые участки мандибул, которые до этого момента перекрывали вход в трубку, образованную свернутым в продольном направлении лабрумом, слегка разводятся в стороны, открывая доступ в пищевой канал. Узкий трубчатый канал, пронизывающий гипофаринкс, по сути дела, является продолжением протока слюнных желез — по нему слюна, содержащая набор веществ, препятствующих свертыванию крови, поступает в кровь. Кровь животного-донора, смешанная со слюной, поднимается по пищевому каналу благодаря энергичной работе двух мышечных насосов. Первый — цибариальный. Образующие его мышцы залегают на уровне наличника (клипеуса) из-за чего последний у самок кровососущих комаров всегда довольно сильно вздут. Второй — это типичный глоточный насос.

Описанная выше конструкция ротового аппарата идеально приспособлена для поглощения жидкой пищи, будь то кровь, вода, нектар или сок растений. Обращает на себя внимание и полное разделение двух потоков, что позволяет одновременно и выделять слюну и засасывать пищу, смешанную с ранее выделившейся слюной. Хорошо приспособлены ротовые аппараты этого типа и к преодолению покровных барьеров животного-донора. Наиболее специализированные гематофаги, к числу которых и относятся кровососущие комары, не выгрызают отверстие в коже, не разрезают ее, а быстро и эффективно прокалывают ее, предварительно почти безошибочно определив нужное место. Ротовые аппараты такого типа в литературе обычно обозначаются как **к о л ю щ е - с о с у щ и е**.

У кровососущих комаров кровь пьют лишь самки. Правда для нормального существования и размножения они обязательно должны включать в свой пищевой рацион растительный корм (сок растений, нектар) и воду. Самцы также поглощают только жидкую пищу, но исключительно растительного происхождения (соки, нектар).

### **ПРЕПАРАТ — Ротовой аппарат бабочки (рис. 132)**

*Методические указания.* Студентам выдают постоянные препараты, изготовленные из голов не крупных дневных бабочек с разведенными в стороны лопастями нижних челюстей, образующих собственно хоботок. При работе с препаратом следует использовать бинокляр и микроскоп (малое увеличение).

Ротовой аппарат абсолютного большинства представителей таксона *Lepidoptera* подвергся очень сильной специализации. Это проявляется двояким способом: некоторые ротовые придатки в значительной мере или даже полностью редуцированы, тогда как оставшиеся претерпели очень сильные изменения.

Сильной редукции подвергается верхняя губа (*лабрум*), которая представлена очень маленьким склеритом, расположенным над основаниями нижних челюстей. Над ним, занимая почти все пространство между глазами вплоть до основания *сяжков* (*A I*), лежит слабо выпуклый участок передней поверхности головы, который обычно рассматривается как хорошо развитый *наличник* (*клипеус*)<sup>108</sup>. По бокам от верхней губы лежат 2 небольших лопасти видных придатка, несущих многочисленные щетинки. Это так называемые пилиферы, которые некоторыми исследователями рассматриваются как боковые лопасти лабрума.

Мандибулы у абсолютного большинства представителей рассматриваемого таксона подвергаются почти полной редукции. В тех, относительно редких случаях, когда крошечные рудименты мандибул все же сохраняются, рассмотреть их на тотальных препаратах головы бабочки не представляется возможным.

Лучше всего в составе ротового аппарата *Lepidoptera* сохраняются нижние челюсти (*Mx I*), правда, в очень сильно модифицированном виде. Именно они и формируют гибкий и эластичный хоботок, столь характерный для бабочек. В составе каждой нижней челюсти сохраняются два членика основания — кардо и стипес. На тотальных препаратах они практически не различимы<sup>109</sup>.

От стипеса отходит сильно измененная наружная лопасть — *галеа*. Последняя имеет форму очень длинного и гибкого желоба. Выпуклая поверхность этого желобка обращена наружу, вбок, тогда как внутренняя — в сторону мидсагитальной плоскости. В естественном состоянии наружные лопасти правой и левой челюстей расположены так, что их вогнутые поверхности обращены навстречу друг другу, а края желобков тесно соприкасаются между собой. На препарате галеа обычно разъединены и разведены в стороны. Их наружная поверхность несет тонкую поперечную исчерченность.

Внутренние лопасти (*лацинии*) полностью редуцированы. Такая же судьба в большинстве случаев постигает и максиллярный щупик, от которого в лучшем

случае остается крошечный рудимент, как правило, неразличимый на тотальных препаратах.

Нижняя губа (лабиум) также подвергается далеко заходящей редукции. В большинстве случаев она представлена одним небольшим и нерасчлененным склеритом, который снизу прикрывает основание хоботка. Хорошо сохраняются лишь *лабиальные щупики*. Последние обычно состоят из трех члеников и сильно опущены.

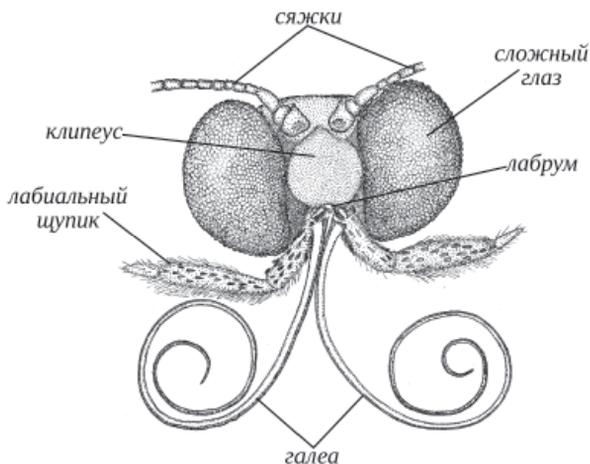


Рис. 132. Ротовые части бабочки.

Ротовой аппарат имаго бабочек [**Arthropoda** (тип): **Mandibulata: Tetraconata: Alto-crustacea: Miracrustacea: Hexapoda** (надкл.): **Insecta (= Ectognatha)** (кл.): **Dicondylia:** (Pterygota): **Lepidoptera** (отр.): **Heteroneura** (подотр): **Rhopalocera** — булавоусые] в целом идеально приспособлен для поглощения жидкой пищи. Это весьма совершенный эластичный хоботок, снабженный мощным глоточным насосом. С его помощью бабочки поглощают жидкую пищу. Нектар цветов совершенно справедливо рассматривается как основная пища большинства чешуекрылых, однако в действительности спектр пищевых веществ, используемых этими насекомыми значительно шире. Это может быть и выступающий на поверхности растений сок, и жидкая фракция гниющих фруктов, потовые выделения и слезная жидкость млекопитающих, и даже подсыхающие фекалии, которые бабочки предвзительно раздражают специальными выделениями. Засасывание подобных, иногда вязких жидкостей требует идеальной герметизации хоботка, что может быть достигнуто только достаточно прочным и плотным соединением двух прилегающих друг к другу наружных лопастей Мх I. На задней поверхности хоботка наружные лопасти необратимо связывает соединение замкового типа. По заднему краю левой галеи тянется узкий гребень, имеющий сложный профиль — его основание заметно уже, чем вершинная часть. Вдоль заднего края правой галеи располагается узкий желоб соответствующего профиля — наружу он открывается узкой щелью, тогда как его глубокая часть заметно расширена. В естественном состоянии у живой бабочки гребень плотно входит в желобок, что обеспечивает постоянную связь двух галеа. С противоположной, фронтальной стороны края обеих галеа в профиль имеют форму постепенно сужающегося клина. Таким образом, спереди вдоль каждой наружной лопасти тянется заостряющийся к свободному краю упругий кутикулярный кант. В неповрежденном хоботке канты правой и левой лопастей накладываются один на другой. Плотность этого соединения обеспечивается эластичностью и упругостью кутикулы, одевающей галеа.

Необратимость соединения галеа в хоботке ни в коей мере не означает, что створки срстаются и их нельзя развести в стороны. Это вполне возможно благодаря упоминавшейся выше упругости кутикулы — даже при слабом воздействии замковое соединение легко деформируются, и половинки хоботка расходятся в стороны. Именно это и проис-

ходит при изготовлении учебных тотальных препаратов. Однако бабочка самостоятельно развести и снова свести галеа не может. Если по каким-то причинам у живого насекомого половинки хоботка разошлись, то оно обречено на гибель.

Засасывается жидкая пища по хоботку с помощью очень мощного глоточного насоса, в состав которого входит несколько групп мышц — кольцевые и продольные, непосредственно образующие стенку глотки, и мощные радиально направленные мышцы-дилататоры. Одним концом они крепятся к глотке, а другим к внутренней поверхности крупного клипеуса.

В спокойном, нерабочем состоянии хоботок свернут в тугую спираль и располагается непосредственно под головой, между лабиальными щупиками. Перед началом засасывания пищи бабочка распрямляет хоботок. У большинства это происходит после того, как насекомое село на цветок. Правда, некоторые хорошо летающие формы (например, представители сем Sphingidae — бражники) разворачивают хоботок еще на подлете к цветку, на расстоянии нескольких сантиметров. И в дальнейшем особи таких видов не садятся на цветок, а сосут нектар, зависая над ним подобно колибри в стоячем полете.

Механизм раскручивания и скручивания хоботка до сих пор не до конца прояснен. В литературе высказываются разные точки зрения. Согласно одной из них, в свое время получившей широкое распространение и нашедшей отражение в учебной литературе, разворачивание хоботка, в первую очередь, обусловлено изменением гидростатического давления внутри галеа. В Мх I, как и практически в любые другие конечности, заходит полость тела (гемоцель). Она проходит через стипес и тянется по всей длине галеа. Со стипесами связаны специальные мышцы, которые превращает их в два насоса, обеспечивающий нагнетание гемолимфы в полости наружных лопасти. При возрастании давления внутри галеа они раскручиваются подобно некогда популярной ярмарочной игрушке «тещин язык».

Согласно другой точке зрения, выпрямление хоботка обеспечивается работой специальных интрагалеарных мышц — это короткие мышцы, расположенные внутри галеа косо по отношению к продольной оси хоботка.

Столь же противоречивы и попытки объяснить феномен сворачивания хоботка. Одни исследователи считают, что это чисто пассивный процесс. Конструкция хоботка такова, что в спокойном состоянии он постоянно находится в свернутом состоянии. При раскручивании хоботка, будь то результат работы интрагалеарных мышц или влияние возрастающего гидростатического давления, неизбежно возникают силы упругости, которые возвращают хоботок в исходное состояние, как только прекращается действие этих факторов. Оппоненты этой идеи утверждают, что именно скручивание, а не раскручивание осуществляется с помощью косых интрагалеарных мышц.

Независимо от процессов скручивания—раскручивания, хоботок, уже будучи развернутым, может совершать сложные движения: изгибаться в ту или иную сторону, отклоняться вперед или назад. С его помощью бабочки ощупывают поверхность цветка, отыскивая вход в нектарник и т. п.

### **ПРЕПАРАТ — Паурометаболическое развитие насекомых на примере представителей таксона Orthoptera (*Locusta migratoria*) (рис. 133, А–В)**

*Методические указания.* Студентам выдают постоянные препараты музейного типа, или раздаточный материал в чашках Петри с фиксированными насекомыми разного возраста. Желательно, чтобы в этом наборе присутствовали личинки 1-го или 2-го возрастов, у которых зачатки крыльев еще не выражены, поздние личинки (4-го или 5-го возрастов) с хорошо развитыми крыловыми треугольниками, и имаго. При изучении ранних личинок можно использовать бинокуляр.

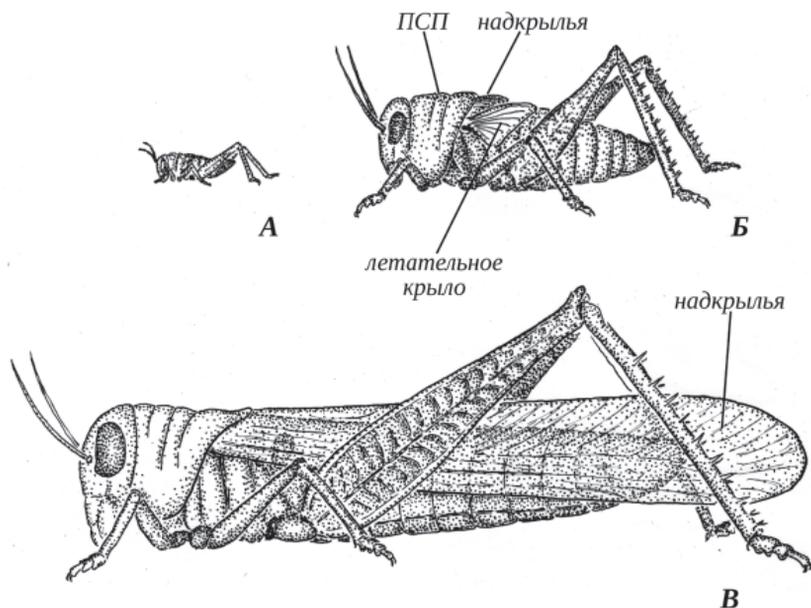


Рис. 133. Паурометаболическое развитие саранчи перелетной *Locusta migratoria*. А — личинка 1-го возраста; Б — личинка 3-го возраста; В — взрослое крылатое насекомое (имаго).

Развитие саранчи включает смену пяти личиночных возрастов<sup>110</sup>. Переход от одного возраста к другому осуществляется в результате периодически повторяющихся линек. Нимфы (личинки) разных возрастов, в первую очередь, отличаются друг от друга размерами — длина их тела увеличивается в среднем более чем в 5 раз. Так как рост сопровождается отчетливо выраженными проявлениями аллометрии, то заметно меняются пропорции тела развивающегося организма. Прежде всего, это касается соотношения груди и брюшка — abdomen увеличивается в длину значительно быстрее остальных отделов тела.

Для нимф 1-го (рис. 133, А) или 2-го возрастов характерны небольшие размеры (нимфы 1-го возраста не превышают в длину 7–9 мм, 2-го — 1,1–1,4 см). Они обладают относительно крупной головой, расположенной почти строго перпендикулярно продольной оси тела (гипогнатическая голова). Уже нимфы 1-го возраста обладают хорошо развитыми фасетированными глазами, которые занимают значительную часть площади боковой поверхности головы. Между глазами на фронтальной поверхности расположены характерные для саранчовых короткие сяжки, длина которых уступает длине головы. Ротовой аппарат ортоптероидного типа полностью сформирован.

Торакальные сегменты хорошо развиты, но заметно отличаются друг от друга своими размерами. Это отчетливо проявляется в величине тергитов уже у нимф 1-го возраста. Их переднеспинка (ПСП) в 2–2,5 раза превышает средне- и заднеспинку (ССП и ЗСП). Да и последние заметно разнятся по величине.

Все три сегмента груди несут по паре конечностей. Как и у взрослых особей, первые две пары представлены типичными ходными ножками, тогда как ноги задней пары преобразованы в специализированные конечности прыгательного типа. Это, прежде всего, проявляется в сильном удлинении бедра и голени. Но если голень остается трубчатой, то бедро еще и заметно утолщается.

Зачатки крыльев на задних торакальных сегментах у нимф 1-го возраста полностью отсутствуют.

Брюшко молодого насекомого, хотя и содержит полный набор сегментов (10), тем не менее, не велико — его длина едва достигает половины общей длины тела.

Нимфы 2-го возраста в целом сохраняют те же характерные особенности внешнего строения. После линьки они лишь заметно увеличиваются в размерах. В значительной мере это происходит за счет брюшка, относительная длина которого растет быстрее, чем головы и груди. Сегменты последней также увеличиваются не одинаково. Быстрее всех растет ПСП, задний край, который перекрывает ССП.

Нимфы 4-го возраста достигают в длину уже 2–2,5 см. При этом они не просто увеличиваются в размерах — еще заметнее, чем у нимф 2-го возраста, изменяются пропорции их тела. Самые серьезные изменения затрагивают тергиты торакальных сегментов. ПСП заметно увеличивается в длину и своим задним краем теперь перекрывает и 2-й и 3-й торакальные сегменты. У заднебоковых краев и ССП, и ЗСП появляются отчетливо выраженные зачатки крыльев — крыловые треугольники. Особенно больших размеров они достигают у личинок следующего, 5-го возраста. Правда, и в этом случае они едва перекрывают пару первых брюшных сегментов. При этом положение *надкрыльев* (придатков среднегруди) и собственно *летательных крыльев* (придатков заднегруди) оказывается извращенным. Более широкие и потому хорошо заметные зачатки крыльев располагаются снаружи и почти целиком прикрывают небольшие и заметно более узкие зачатки надкрыльев.

Имаго перелетной саранчи — крупные стройные насекомые, достигающие длину 5 см. Их гипогнатическая голова с хорошо развитым ортоптероидным ротовым аппаратом на фронтальной поверхности несет пару коротких сяжков. Фасетированные глаза в длину занимают не более 1/4 боковой поверхности головы. Затылочный край практически не выдается вверх над уровнем дорсальной поверхности торакса. ПСП несет две хорошо выраженные поперечные бороздки. Ее клиновидно оттянутый задний край прикрывает основания хорошо развитых крыльев. Передняя пара представлена более узкими и длинными кожистыми *надкрыльями*. В сложенном состоянии последние полностью прикрывают заднегрудь, несущую пару широких летательных перепончатых крыльев, и все сегменты брюшка. При этом надкрылья и летательные крылья заметно выступают за его задний конец. Дифференциация торакальных конечностей остается такой же, какой она была и у самых ранних личинок: конечности первых двух пар представляют собой достаточно типичные ходные ножки, а третьей — весьма совершенные прыгательные ножки.

*Locusta migratoria*, или саранча перелетная [Arthropoda (тип): Mandibulata: Tetracnata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda (надкл.): Insecta (= Ectognatha) (кл.): Dicondylia: (Pterygota): Orthoptera (отр.): Caelifera (подотр.): Acrididae (сем)] относится к числу широко распространенных вредных насекомых. Встречается в Евразии, Африке и даже в Австралии. Печально известность насекомые этого вида, наряду с некоторыми другими (*Schistocerca gregaria* — пустынная саранча, *Docioptaurus maroccanus* — марокканская саранча, *Calliptamus italicus* — итальянская саранча, или прус, и др.) получили благодаря способности периодически формировать огромные скопления (стаи), постоянно перемещающиеся по поверхности суши с места на место в поисках пищи.

Большую часть времени, однако, насекомые живут практически поодиночке и не образуют сколько-нибудь значительных скоплений. При этом площадь их распространения чаще всего ограничена. Как правило, это плавни рек, впадающих в Черное, Каспийское и Аральское моря, и прибрежные участки озер, приуроченных к этим же районам. Ограниченные территории, в которых длительное время поддерживается существование популяций саранчи, в литературе часто обозначаются как «гнездилища». Численность насекомых в такие периоды может быть весьма значительной, но не достигает катастрофических значений.

В условиях умеренного климата (южные районы России, страны СНГ) перелетная саранча дает одно поколение в год. В грунте зимуют диапаузирующие яйца, из которых весной освобождаются маленькие «червеобразные» организмы, иногда называемые предличинками. По сути дела, это поздние эмбрионы, которые, оказавшись во внешней среде, сразу же линяют на личинок 1-го возраста. Эту линьку иногда называют промежуточной.

Собственно личиночное развитие, включающее, как уже говорилось выше, смену 5 возрастов, занимает от 30 до 50 дней. В результате последней, завершающей линьки появляются взрослые крылатые насекомые — имаго. Во второй половине лета после спаривания самки откладывают яйца. Количество яиц в кладках сильно различается и в среднем составляет 60–80. Однако иногда оно может возрастать до 120. Самки откладывают яйца в почву на глубину до 5 см и заливают кладку пенистой жидкостью, которая на воздухе быстро застывает. Снаружи на кладку, которую обычно называют кубышкой, налипают частицы грунта. Одна самка за летний сезон может отложить до 5 кубышек. Завершив откладку яиц, взрослые насекомые в конце теплого сезона погибают.

Однако периодически под действием сложной суммы факторов поведение насекомых коренным образом меняется. Это сопровождается и изменением их внешнего вида. Нимфы, живущие поодиночке, окрашены однотонно в бледно-зеленый цвет и менее активны. При достижении определенного уровня плотности поселения насекомых их сменяют пестрые, ярко окрашенные и очень активные особи. Внешние различия этих двух форм столь велики, что долгое время их рассматривали как 2 самостоятельных вида. В настоящее время этот феномен рассматривается как проявление особой фазовой именнойности. Каждая из двух упомянутых выше форм представляет собой особую фазу в существовании популяции насекомых — одиночную фазу (*phasis solitaria*)<sup>111</sup>, ведущую оседлый образ жизни, и стадную фазу (*phasis gregaria*), которой свойственна склонность к миграциям.

Начинают движение бескрылые нимфы стадной фазы. Ювенили передвигаются по поверхности грунта, однако они могут преодолевать и водные преграды. Есть данные, что большие скопления молодой саранчи переправлялись не только через небольшие водотоки, но и через широкие реки (Днепр, Дунай). Группы, образуемые перемещающимися особями, называются кулгами. Общее расстояние, преодолеваемое кулигой, как правило, не превышает несколько десятков километров (в среднем 30–40 км).

Закончив личиночное развитие насекомые линяют на имаго. Взрослые особи стадной фазы сохраняют склонность к групповому образу жизни. Более того, численность таких групп быстро растет за счет того, что крылатые особи из нескольких кулиг часто объединяются в огромные стаи. Последние перелетают с места на место, иногда покрывая расстояния в несколько сотен километров.

Крылатые насекомые способны к активному, направленному полету и могут преодолевать не очень сильное ветровое воздействие. Тем не менее, на большие расстояния (десятки, а то и сотни километров) стаи саранчи перемещаются в полном соответствии с господствующим направлением ветров в данном регионе. Ветер, скорость которого не превышает 7 км/час, практически не влияет на направление полета саранчи, при более сильном ветре вся стая летит по ветру. При этом следует подчеркнуть, что речь идет не о пассивном «сносе» насекомых, а об активном полете в определенном направлении.

И самые юные нимфы, и взрослые насекомые относятся к числу многоядных вредителей. Однако они достаточно отчетливо демонстрируют определенные пищевые предпочтения. Наиболее активно саранчовые поедают дикорастущие и культурные злаки.

### **ПРЕПАРАТ — гемиметаболическое развитие насекомых на примере представителей таксона *Odonata* (*Aeschna* sp., *Anax* sp.) (рис. 134, А–Г; 135)**

*Методические указания.* Студентам выдают постоянные препараты музейного типа, или раздаточный материал в чашках Петри с фиксированными насекомыми разного возраста. Второй вариант предпочтителен, так как позволяет студентам самостоятельно познакомиться со строением маски (см. ниже). Для этого следует аккуратно подцепить маску препаровальной иглой и вывести ее вперед. Одну из личинок следует нарисовать с выдвинутой вперед маской. Вскрытую личинку с разрезанной вдоль и расправленной задней кишкой можно выставить под бинокляром. Это позволит продемонстрировать своиственные разнокрылым стрекозам трахейные ректальные жабры.

Развитие стрекоз характеризуется большим количеством линек — у разных представителей этого отряда оно колеблется от 11 до 15. Это обстоятельство делает сам процесс метаморфоза очень «плавающим». Изменения в строении развивающегося организма накапливаются постепенно, что заметно затрудняет точное определение возраста собранных в природе личинок. Поэтому ниже приведены характеристики личинок относимых к двум условным возрастным группам — младшей и старшей.

При собственно гемиметаболическом типе развития, свойственном стрекозам и представителям ряда других таксонов, связанных в своем онтогенезе с водной средой, из яйца вылупляется организм, лишь отдаленно напоминающий своим строением взрослое насекомое. Этих ведущих водный образ жизни личинок часто называют «наядами». Помимо отсутствия крыльев и часто совершенно иных, чем у имаго, пропорций тела, наяды, как правило, характеризуются наличием крайне специализированных провизорных структур, приобретение которых было обусловлено переходом к существованию в воде.

Личинки самых младших возрастов относительно мелки (рис. 134, А). Их длина едва достигает 1 см. Точное определение видовой и даже родовой принадлежности на этом этапе развития практически невозможно, ибо многие видоспецифичные признаки у них еще не выражены.

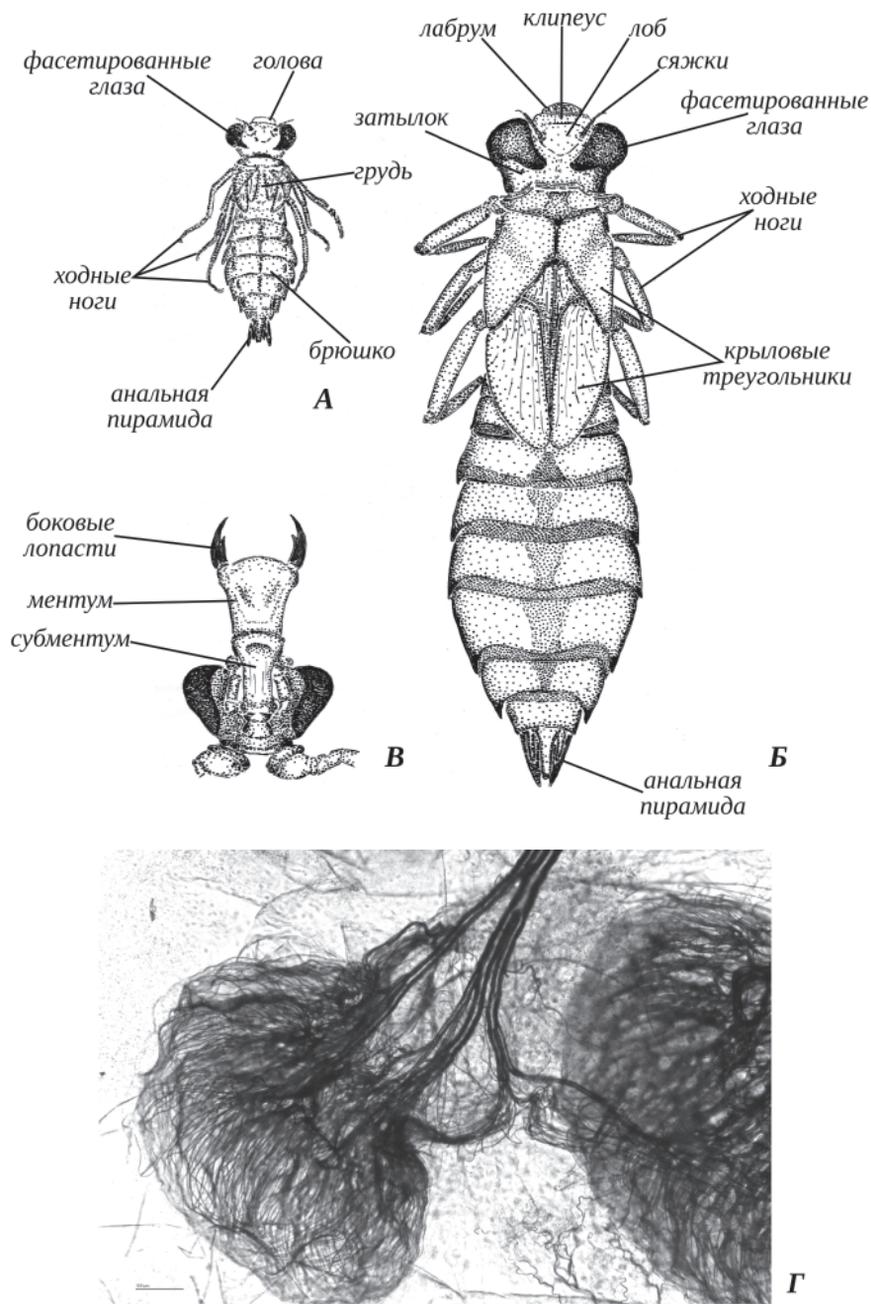


Рис. 134. Гемиметаболическое развитие разнокрылых стрекоз (*Aeschna* sp.).

А — личинка младшего возраста, вид со спинной стороны; Б — личинка старшего возраста, вид со спинной стороны; В — голова личинки старшего возраста с выдвинутой вперед маской; Д — ректальные трахейные жабры.

Относительно широкая *голова* несет хорошо развитый ортоптероидный ротовой аппарат, который, однако, у всех стрекоз подвергается заметной специализации. В первую очередь это относится к лабиуму (нижней губе — Мх II), которая превращается в весьма совершенный хватательный орган — *маску* (подробнее см. ниже). Как и многие другие хищники, личинки стрекоз имеют головы прогнатического типа, т. е. их ротовые части располагаются терминально на переднем конце головы и направлены вперед.

Значительную часть поверхности головы занимают большие *фасетированные глаза*. Между ними спереди располагаются основания коротких *саяжков* (А I).

*Грудь* представлена тремя сильно различающимися по своим размерам сегментами. Очень слабое развитие переднегруди вообще свойственно всем стрекозам. У личинок, как и у имаго, это очень короткий сегмент, к которому вентролатерально прикрепляются *ходные ноги* 1-й пары. В отличие от переднегруди средне- и заднегрудь развиты очень хорошо. Одевающие их крупные склериты хорошо видны даже у самых молодых наяд. Эти два сегмента также несут по паре типичных ходных ног. Зачатки крыльев на этих сегментах у наяд младших возрастов отсутствуют.

*Брюшко* содержит полный набор свойственных стрекозам сегментов (10) и оканчивается так называемой *анальной пирамидой*, образованной 5 терминально расположенными придатками (подробнее см. ниже). Брюшко молодых наяд относительно короткое (в длину оно не превышает половину общей длины тела) и широкое.

Наяды старших возрастов сильно увеличиваются в размерах и достигают 4–5 см в длину (рис. 134, Б). В целом строение этих личинок остается таким же, но заметно изменяются пропорции их тела. Несколько отстает в росте голова, поэтому она не кажется такой широкой, как это имело место у личинок младших возрастов. Со спинной стороны хорошо видны крупные *глаза*, которые у личинок коромысел далеко заходят на спинную сторону, так что между ними остается лишь узкий участок теменной поверхности. Позади глаз находится такой же узкий *затылок*. Спереди между глазами располагается *лоб*, к которому причленяются 2 коротких щетинковидных *саяжка*. Далее вперед последовательно друг за другом лежат *клипеус* (наличник) и *лабрум* (верхняя губа), которые сверху полностью прикрывают остальные ротовые части.

Вся срединная часть нижней поверхности головы прикрыта, как уже говорилось выше, крайне специализированной нижней губой (лабиумом), или *маской*. Последняя конструктивно представляет собой шарнирный манипулятор, а функционально — весьма совершенный хватательный орган (рис. 134, В). В составе лабиума отчетливо выделяются два членика. Основной, который обычно трактуется как *субментум* (подподбородок), подвижно сочленен с головной капсулой и способен отклоняться вперед и назад почти на 180°. При этом он имеет вид широкой пластинки, длина которой почти в 2 раза превышает длину головы. К субментуму дистально также подвижно причленен такой же длинный,

и немного расширяющийся к своему свободному концу второй членик. Его природа не столь ясна. Обычно его называют *ментумом*, или подбородком. На дистальном конце ментума посередине располагается небольшая медиальная лопасть, по бокам от которой подвижно причленяются две *боковые лопасти*. Каждая из них оканчивается острым когтевидным придатком и небольшой пластинкой. В спокойном состоянии маска сложена и отогнута назад, так что полностью прикрывает не только всю нижнюю поверхность головы, но и стерниты грудных сегментов, заходя при этом и на заднегрудь. При появлении потенциальной добычи маска, благодаря работе залегающих внутри нее мощных мышц, молниеносно выбрасывается вперед. Потенциальная жертва захватывается боковыми лопастями и надежно ими удерживается. После этого маска возвращается в исходное состояние, а добыча оказывается как раз на уровне мандибул и нижних челюстей.

Соотношение степени развития торакальных сегментов у личинок старших возрастов практически не изменяется. Переднегрудь сохраняет вид узкого кольца, тогда как средне- и заднегрудь, напротив, заметно увеличиваются в размерах. Более того, дорсально на этих двух сегментах появляются хорошо выраженные зачатки крыльев — *крыловые треугольники*, или крыловые чехлики. У самых старших наяд они достигают 3-го брюшного сегмента.

Массивное брюшко заметно вытягивается в длину. Теперь на него приходится больше половины общей длины тела. От этого оно кажется относительно узким. Оканчивается брюшко *анальной пирамидой*, в состав которой входят дорсально расположенный эпипрокт, 2 латерально расположенные и более короткие церки и два локализованных вентрально парaproкта.

Для дыхания в воде личинки коромысел, как и других разнокрылых стрекоз, используют так называемые *ректальные трахейные жабры* (рис. 134, Г). Это название отражает их локализацию. Ректальные жабры представляют собой многочисленные кожные складочки, упорядоченно расположенные на внутренней поверхности задней кишки — ректума. В функциональном же отношении — это типичные трахейные жабры, свойственные многим водным насекомым, использующим для дыхания растворенный в воде  $O_2$ . Кислород в этом случае сначала диффундирует через тонкую кутикулу и подлежащие покровные ткани в тонкие трахеи, которые в жаберных придатках образуют густую сеть, а оттуда уже поступает обычную трахейную систему. Правда, от трахейной системы наземных насекомых, в том числе и имаго самих стрекоз, она отличается тем, что дыхальца (стигмы), в этом случае остаются зарытыми, хотя они и имеются и на грудных, и на брюшных сегментах личинок стрекоз. Расположением трахейных жабр в ректуме обусловлено и мощное развитие подходящих к нему парных дорсальных и вентральных трахейных стволов.

Для того чтобы обеспечить постоянное поступление свежей воды в ректум, наяды периодически совершают особые дыхательные движения. Приоткрыв створки анальной пирамиды, личинка расширяет брюшко — в этот момент вода активно засасывается внутрь ректума через анальное отверстие. После заполне-

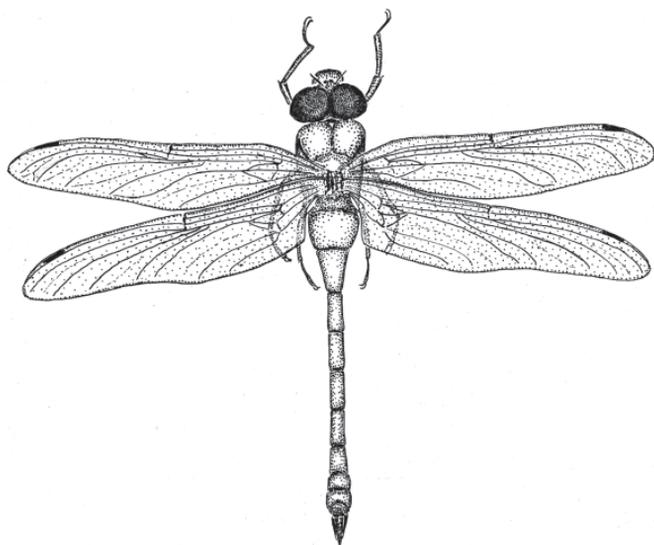


Рис. 135. Стрекоза, взрослое крылатое насекомое (имаго).

ния ректума створки анальной пирамиды снова плотно сходятся. Через несколько минут брюшко сжимается, створки пирамиды снова расходятся и «отработанная», лишенная кислорода вода выбрасывается наружу. После этого ректум снова заполняется свежей водой.

Взрослые стрекозы (рис. 135) заметно отличаются от собственных наяд. Имаго коромысел — крупные насекомые с длинным стройным телом и большими хорошо развитыми крыльями. Изменения, происходящие в процессе последней линьки, затрагивают практически все отделы тела, при этом меняются не только пропорции, но и строение многих органов.

Заметно увеличиваются выпуклые фасетированные глаза, которые у имаго почти целиком покрывают голову сверху и с боков. Это обеспечивает заметное увеличение площади обзора, что для питающихся на лету хищников очень важно. Соответственно, изменяется и ротовой аппарат. Хотя в целом он сохраняет признаки, свойственные ротовым аппаратам грызущего типа, однако, некоторые придатки заметно перестраиваются. В первую очередь, это относится к лабиуму, который полностью утрачивает признаки, свойственные маске наяд. Он сильно укорачивается и становится более широким. Шарнирное сочленение между субментумом и ментумом исчезает, в силу чего нижняя губа уже не может складываться наподобие колена и выбрасываться вперед. Медиально на дистальном конце нижней губы располагается широкая срединная лопасть, по бокам от которой находятся две подвижные латеральные лопасти. Последние несут по паре небольших концевых придатков. В сложенном состоянии субментум и лопасти образуют подобие чаши или ковшика, который снизу прикрывает рот, когда коромысло, не прекращая полета, «пережевывает» пойманную жертву.

Соотношение в размерах торакальных сегментов остается таким же, каким оно было у наяд. Переднегрудь представлена коротким кольцом, а вот крыловые сегменты получают очень сильное развитие. Из одевающих их поверхностных склеритов самыми большими становятся плевриты, тогда как тергиты и стерниты почти рудиментарны. Каждый из этих двух сегментов несет по паре больших и, как правило, прозрачных крыльев.

Брюшко имаго коромысел заметно изменяется по сравнению с брюшком наяд. Сегментарный состав его остается прежним, но при этом оно сильно вытягивается в длину и становится более стройным, чем у личинок. Проявляются различия (половой диморфизм) в строении брюшка у самцов и самок. У самцов гонопор, как и у остальных Нехарода, располагается на 9-м сегменте, однако связанные с ним слабо развитые придатки утрачивают функцию копулятивного аппарата (см. ниже). Таковым становится вторичный пенис, формирующийся вентрально на 2-м брюшном сегменте. В силу этого обстоятельства основание брюшка у самцов сильнее вздуто, чем у самок. Большие и слегка клешневидно изогнутые церки используются самцами для удерживания самки во время спаривания (подробнее см. с. 000). В отличие от самцов 2-й сегмент брюшка самок не утолщен. На 8-м сегменте вентрально расположен жесткий и короткий яйцеклад. Церки самок простые, листовидные.

*Aeschna* sp., или стрекоза-коромысло [**Arthropoda** (тип): **Mandibulata: Tetraconata: Altocrustacea: Miracrustacea: Hexapoda** (надкл.): **Insecta (= Ectognatha)** (кл.): **Dicondylia**: (Pterygota): **Odonata** (отр.): **Anisoptera** (подотр): **Aeschnidae** (сем)]. Разнообразные представители разнокрылых стрекоз, в том числе и виды рода *Aeschna* относятся к числу широко распространенных насекомых, реализация жизненного цикла которых облигатно связана с пресной водой. Взрослые стрекозы-коромысла одни из самых крупных насекомых умеренной зоны. Хотя они предпочитают держаться недалеко от водоемов, но в поисках пищи они могут удаляться от воды на десятки километров. Это активные и прожорливые хищники, которых можно отнести к категории «догоняющих» — свою добычу они ловят и пожирают на лету, прямо в воздухе. По-видимому, именно с этой особенностью поведения коромысел и родственных им форм и связано преобразование нижней губы в своего рода «ковшик», в котором удерживается поедаемая добыча (см. выше).

Спаривание стрекоз характеризуется рядом уникальных особенностей. Еще до начала спаривания самец заполняет специальный резервуар вторичного копулятивного аппарата семенной жидкостью. Для этого самец подгибает кончик брюшка, на котором расположен гонопор (9-й сегмент), ко 2-му сегменту, несущему вторичный пенис. Семенная жидкость поступает в резервуар последнего. После этого самец направляется на поиски самки. Собственно процесс спаривания начинается с того, что самец хватается за шейное сочленение своими церками и удерживает ее в таком положении какое-то время. В таком положении стрекозы могут даже летать. В конце концов, самка подгибает свое брюшко вперед и вверх, чтобы дотянуться своими половыми сегментами (8-й и 9-й) до вторичного пениса самца (2-й сегмент брюшка). Собственно в этот момент, когда две стрекозы образуют замкнутое кольцо, и происходит осеменение самки. Только после завершения этого процесса самец отпускает самку.

Осеменная самка через некоторое время приступает к откладке яиц. Разные стрекозы делают это по-разному. Самки коромысел разбрасывают яйца по поверхности водоема. Стрекоза летает над водой, периодически пикируя к самой поверхности. При этом она от-

гибает брюшко вниз и на лету касается им воды. В этот момент и совершается очередная кладка.

Вылупившиеся из яиц личинки-наяды — типичные представители пресноводного бентоса. С помощью своих ходных ног они достаточно активно перемещаются по поверхности донного грунта и водной растительности в поисках пищи. Как и имаго, наяды — активные хищники. Наяды младших возрастов охотятся за мелкой водной живностью. Более крупные личинки могут включать в свой рацион и мелких позвоночных животных — личинок и мальков рыб, маленьких головастиков. Для ловли добычи используется упоминавшаяся выше маска — крайне модифицированная нижняя губа. Если жертва оказалась в зоне досягаемости, наядка молниеносно выбрасывает вперед компактно сложенный до этого лабиум. Находящиеся на его дистальном конце боковые лопасти с когтевидными придатками оказываются широко расставленными. При соприкосновении с жертвой лопасти столь же быстро смыкаются, вонзаясь в ее тело. После этого маска снова складывается, а пойманная и прочно удерживаемая добыча оказывается в непосредственной близости от мандибул и нижних челюстей.

Как уже говорилось выше, наяды стрекоз дышат с помощью жабр, т. е. используют кислород, растворенный в воде. У личинок разнокрылых стрекоз, к числу которых и относятся коромысла, жабры расположены в ректуме, который периодически опорожняется, а затем снова заполняется свежей водой. Эти постоянные дыхательные токи воды можно легко наблюдать, если в емкость с водой, в которой сидит личинка, недалеко от ее анальной пирамиды ввести несколько капель какого-нибудь нетоксичного красителя. При этом становится хорошо видно, что в спокойном состоянии, когда личинка находится на одном месте или медленно перемещается по водной растительности с помощью ходных ног, скорость движения выбрасываемой через анус воды не очень велика, а между «вдохом» и «выдохом» имеет место отчетливо выраженная пауза.

Но этот же механизм личинки могут использовать и в совершенно других целях. При малейшей опасности интенсивность сокращения стенок ректума резко усиливается. Соответственно возрастают скорость и мощность выбрасываемого через анус потока. Возникает эффект реактивной тяги, а сам этот аппарат превращается в эффективный гидро-реактивный движитель. Личинка мгновенно отклоняет ножки назад и, плотно прижимая их к поверхности тела, резкими толчками быстро уплывает с места грозящей ей опасности.

Поведение личинок последнего возраста заметно изменяется. Наяды, готовые к превращению в имаго, перестают питаться. Большую часть времени они проводят на одном месте и передвигаются только, если их потревожить. В таком состоянии полупокоя завершается подготовка организма к последней линьке не имаго. Непосредственно перед самой линькой наядка теряет способность нормально дышать с помощью ректальных жабр. Считается, что это обусловлено началом отслоения кутикулы в ректуме, что препятствует нормальному газообмену.

Такая наядка покидает водоем. При этом она стремится подняться как можно выше, используя для этого, прежде всего, стебли растений. Плотно обхватив облюбованную веточку ножками, линияющая стрекоза повисает на ней брюшком вниз. В такой позе она на некоторое время замирает. После этой паузы начинается собственно процесс линьки. На дорсальной стороне грудных сегментов в плотных и темных покровах наяды появляется относительно короткая продольная щель — так называемый линочный шов. При этом обнажается спинная поверхность имаго, покровы которого тонки, прозрачны и еще лишены присущей взрослым особям характерной окраски. Стрекоза кажется светло-зеленой, ибо так окрашена гемолимфа.

Вслед за спинной поверхностью стрекоза сначала освобождает из крыловых треугольников сильно сморщенные крылья, затем голову со всеми уже дефинитивными ротовыми

конечностями, а чуть позднее и вентральную поверхность груди и ножки. После этого в экзувии целиком остается только брюшко. Некоторое время стрекоза за счет работы мышц стенок брюшка старается максимально выдвинуться из этого удерживающего ее чехла. Когда в экзувии остается лишь несколько самых последних сегментов, брюшко, которое до этого момента торчала почти прямо вверх, как свечка из подсвечника, теряет упругость. Стрекоза отклоняется назад, перегибается и пассивно свисает. Грудь и голова при этом оказываются в самом низу, а грудные конечности направлены «наружу», т. е. в сторону от спасительного стебля. Наступает очередная пауза перед заключительным этапом линьки.

После периода отдыха, который может растягиваться на полчаса и более, стрекоза снова активизируется. Она начинает раскачиваться на своем еще очень гибком брюшке. Затем следует резкий рывок вверх, совершая который, молодое насекомое старается ухватиться ножками за переднюю часть своего же экзувия. Практически одновременно с этим броском освобождается и задний конец брюшка. Если эта операция завершается благополучно, стрекоза снова разворачивается на  $180^\circ$  — голова обращена вверх, а брюшко свободно свисает вниз. Это необходимо для того, чтобы насекомое могло полностью расправить крылья, которые до этого момента, как и после освобождения из экзувия, имеют вид коротких, слегка уплощенных мешков со складчатыми стенками. Это наиболее опасный момент линьки, ибо сорвавшееся во время исполнения этого акробатического трюка насекомое уже не может ни взлететь, ни снова заползти на ближайший стебель.

При нормальном развитии событий полностью освободившаяся от личиночного экзувия стрекоза на некоторое время неподвижно замирает. Однако именно в этот период протекают процессы, завершающие превращение няяды в имаго. Прежде всего, удлиняются и расправляются крылья, которые до этого момента сохраняют вид сильно складчатых мешков. Для этого из полости тела в них нагнетается гемолимфа. Расправляясь под давлением последней, свисающие вниз крылья достигают нужной длины, но остаются еще мягкими и относительно толстыми. Окончательную форму они принимают лишь после того, как гемолимфа оттекает обратно в туловище. В этот же период можно наблюдать и удаление избыточной гемолимфы из тела заканчивающего метаморфоз насекомого — на заднем конце брюшка одна за одной образуются срывающиеся вниз капли зеленоватой жидкости. Брюшко при этом еще немного вытягивается и становится узким.

В конце концов, тело насекомого приобретает дефинитивную форму, но покровы еще остаются мягкими и лишены характерных для каждого вида окраски и рисунка. Кроме того, насекомое не может еще и летать. Требуется дополнительное время для полной склеротизации и окончательной пигментации покровов.

## **ПРЕПАРАТ — голометаболическое развитие насекомых — разные типы личинок и куколок (рис. 136, А–Г; 137, А–В)**

*Методические указания.* Материал, выдаваемый студентам на занятии, может быть двоякого рода. С одной стороны, удобно использовать препараты музейного типа, в которых смонтированы разные фазы развития какого-то одного вида насекомого (развитие бабочки, развитие жука и т. д.). В этом случае студент получает некое обобщенное представление об особенностях развития тех или иных форм, относящихся к конкретным таксонам. С другой стороны, очень полезно использовать раздаточный материал — фиксированных личинок и куколок, выдаваемых студентам в часовых стеклах или чашках Петри. В этом случае учащиеся получают возможность более детально изучить рекомендуемые объекты с использованием бинокля.

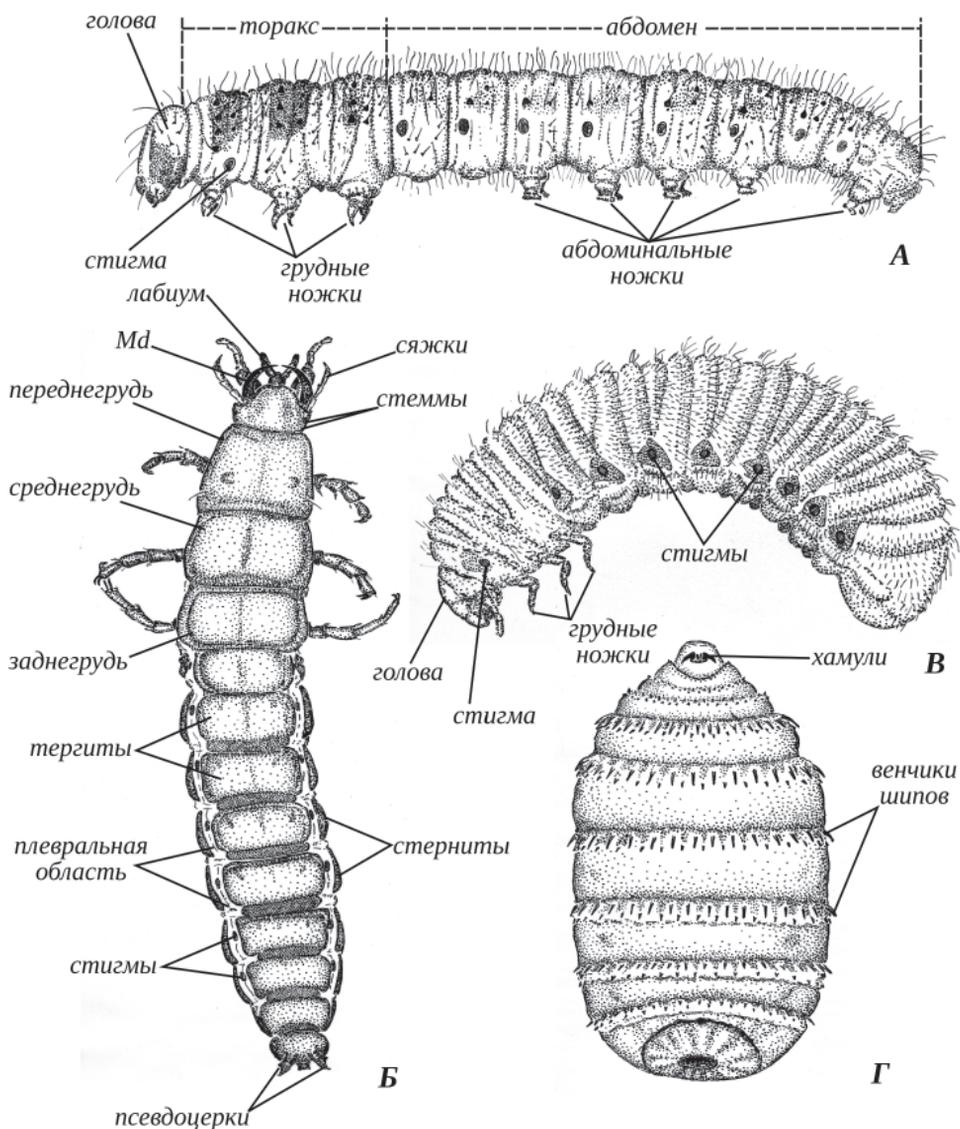


Рис. 136. Разные типы личинок голометаболических насекомых.

*A* — эруквидная личинка — гусеница бабочки (Lepidoptera); *Б* — камподеовидная личинка жука (Coleoptera); *В* — червеобразная личинка жука (Coleoptera); *Г* — червеобразная безногая личинка кожного овода (Diptera).

В жизненном цикле голометаболических насекомых, как уже было сказано ранее, последовательно сменяют друг друга 4 фазы: яйцо → личинка → куколка → имаго. Каждой из них присущ набор определенных морфологических, физиологических и биологических особенностей, обусловленных, в первую очередь, теми специфическими функциями, которые они выполняют в процессе развития организма (подробнее см. ниже, с. 000). Морфологическое разнообразие личинок голометаболических Нехарода очень велико. Ниже приведено описание нескольких наиболее часто встречающихся форм.

В подавляющем большинстве случаев телу личинок присуща «червеобразная» форма. Оно вытянуто в длину и образовано сходными по размеру и форме сегментами, количество которых зачастую превышает количество сегментов в теле имаго того же вида. Тело личинок подразделено на три тагмы. В большинстве случаев четко обособлена лишь голова. Внешние различия между торакальными и абдоминальными сегментами выражены не столь отчетливо и далеко не всегда. Морфология личинок и весь их внешний облик коррелирует с особенностями их биологии и поведения. В достаточной мере условно можно выделить несколько основных морфологических типов личинок, отличающихся друг от друга по ряду признаков — степени развития головы и ротового аппарата, наличию и степени развития торакальных конечностей и, наконец, наличию того или иного количества абдоминальных придатков.

Ниже приведены описания наиболее часто встречающихся личинок разных морфологических типов.

**Гусеница бабочки** [*Pieris brassicae* — Lepidoptera (отр.), Nymphalidae (сем.)] (рис. 136, А). Гусеницы бабочек относятся к числу так называемых **эруковидных**, или гусеницеобразных личинок. Личинки этого морфологического типа характеризуются вытянутым в длину телом. Голова хорошо развита и относится к гипогнатическому типу. Это означает, что ротовые части расположены снизу и обращены к субстрату. Ротовой аппарат ортоптероидного типа (см. с. 000), хотя и сильно модифицирован, что проявляется в слиянии нижних челюстей и лабиума в единый орган. По бокам головы, в нижней части, непосредственно над ротовым аппаратом располагаются две группы одиночных боковых глазков, или стемм. Фасетированные глаза отсутствуют. Нижне-латеральное положение занимают и очень короткие сжки (А I).

**Торакс** представлен тремя очень сходными по строению сегментами, которые немного различаются лишь размерами и количеством и расположением волосков. Кроме того, только переднегрудь несет две латерально расположенные грудные **стигмы** трахейной системы.

На тораксе располагаются 3 пары **грудных ножек**. У гусениц они коротенькие и образованы меньшим числом члеников, чем торакоподы имаго. Это связано с тем, что часть члеников сливается друг с другом — вертлуг с бедром, голень со всеми члениками лапки, кроме концевой.

Гомономно сегментированный **абдомен** образован 10-ю сегментами, часть из которых несет **абдоминальные ножки**, или ложноножки. Количество последних варьирует у гусениц разных представителей Lepidop-

тега. В подавляющем большинстве случаев их 5 пар. Первые 4 пары расположены на 3–6-м брюшных сегментах, 5-я пара — на 10-м. Однако гусеницы самых примитивных бабочек обладают 7–8-ю парами брюшных ножек, а у гусениц «землемеров» [Geometridae (сем.), или пяденицы] их остается всего 2 пары, и расположены они на задних сегментах тела.

Брюшные ножки гусениц упрощены и специализированы еще в большей степени, нежели их грудные конечности. Как считается, такая ножка состоит всего из двух отделов — мощной, хорошо развитой коксы и крайне модифицированного телоподита. Последний преобразован в вытянутую горизонтально подошву, часто вооруженную многочисленными коготками. Первые 8 брюшных сегментов несут по паре стигм трахейной системы.

Покровы гусениц чаще всего относительно мягкие и слабо склеротизованы. Личинки многих видов сильно опушены, так как их кутикула несет многочисленные волоски.

Ка м п о д е о в и д н а я л и ч и н к а жука [*Carabus* sp. — Coleoptera (отр.): Adepnaga: Carabidae (сем.)] (рис. 136, Б). Свое название личинки этого типа получили за некоторое, хотя и весьма отдаленное, сходство со скрыточелюстными шестиногими рода *Campodea*, ныне включаемого в состав таксона Campodeina (см. с. 000). Они характеризуются относительно узким и длинным телом с отчетливо выраженными тагмами, прогнатической головой, наличием трех пар хорошо развитых грудных конечностей, позволяющих быстро перемещаться по субстрату или в воде и полным отсутствием конечностей на длинном брюшке. Личинок такого типа называют еще о л и г о п о д и а л ь н ы м и.

Личинки жукелиц — преимущественно очень активные и подвижные хищники, обитающие в подстилке и верхнем слое почвы. Плоская голова на своем переднем конце несет полный набор придатков, включая и несколько модифицированный ротовой аппарат грызущего типа. Латерально, по бокам от направленного вперед лабрума расположены сязки (*A I*). Непосредственно за ними залегают простые глазки — *с т е м м ы*. Вперед из-под лабрума (верхней губы) выдаются крупные, серповидные *Md*, у которых очень мощного развития достигает реццовый отдел (incisor). Именно он превращается в острый изогнутый шип, которым оканчивается каждая верхняя челюсть. *Md* служат для захватывания и удержания добычи. Под мандибулами располагаются довольно крупные максиллярные щупики (сами максиллы сверху прикрыты клипеусом и лабрумом). Медиально выдается вперед свободный конец *лабиума*, несущий 2 коротких лабиальных щупика.

Очень мощного развития достигают 3 грудных сегмента — *переднегрудь*, *среднегрудь* и *заднегрудь*. Каждый из них несет по паре хорошо развитых торакальных конечностей — типичных ходных ножек бегательного типа. Брюшко включает 10 сегментов, из которых хорошо различимы лишь 9. Первые 8 лишены каких-либо придатков. Каждый сегмент сверху прикрыт плоским и жестким *тергитом*. По бокам от тергитов хорошо видны слабо склеротизованные *плевральные области* с расположенными на них

*стигмами*. Самое латеральное положение занимают выступающие снизу латеральные концы *стернитов*.

Тергит 9-го абдоминального сегмента несет 2 небольших, направленных назад выроста — *псевдоцерки*. По своему происхождению они никак не связаны с настоящими церками (см. с. 000) — придатками 11-го брюшного сегмента, сохраняющимися у некоторых более примитивных Нехарода. Оканчивается брюшко сильно редуцированным 10-м сегментом. Последний несет на свободном конце анальное отверстие и может глубоко втягиваться внутрь предшествующего 9-го сегмента.

Червеобразная личинка жука [*Potosia* sp. — Coleoptera (отр.): Polyphaga: Scarabeidae (сем.)] (рис. 136, В). Личинки рассматриваемого типа также относятся к числу олигоподиальных. Однако в отличие от подвижных и хищных камподоевидных личинок они питаются либо тканями растений либо органическим детритом и малоподвижны. В большинстве своем они ведут скрытный образ жизни в богатой органикой почве или в толще растительных тканей.

Тело личинки включает все три присущие Нехарода тагмы, но по-настоящему хорошо обособлена только *голова*. Последняя относительно остального туловища невелика и относится к гипогнатическому типу. Головная капсула сильно склеротизована. Расположенные на ее нижнем конце придатки образуют характерный ортоптероидный ротовой аппарат. Над ним, по бокам головы располагаются два коротких сязка.

Грудь и брюшко слабо дифференцированы. Торакальные сегменты несут три пары маленьких и слабых *грудных ножек*. На первом из них, кроме того, латерально располагаются две грудные *стигмы* трахейной системы. Сегменты брюшка конечностей лишены. Первые восемь латерально несут по паре стигм. Завершается брюшко единым мешковидным отделом, возникающим в результате объединения последних сегментов. При внешнем осмотре личинки не всегда бывает легко определить истинные границы туловищных сегментов. Поверхность последних часто разбита глубокими поперечными складками на вторичные кольца.

Покровы всех туловищных сегментов мягкие, эластичные и практически не склеротизованы. Типичные тергиты и стерниты отсутствуют. Лишь вокруг стигм заметны небольшие более плотные и темные пластинки. Так как личинки рассматриваемого типа обитают в укрытых местах, то они чаще всего и не пигментированы. Их нежная кутикула прозрачна, и через нее просвечивают внутренние органы. Чаще всего это жировое тело — белоснежное у личинок младших возрастов и желтоватое у самых старших.

Червеобразная безногая личинка мухи [*Hypoderma* sp. — Diptera (отр.): Brachycera, Cyclorrhapha: Oestridae (сем.)] (рис. 136, Г). Вся активная жизнь личинок большинства высших мух (Brachycera: Cyclorrhapha — короткоусые, круглошовные) протекает на субстрате, который становится для них и средой обитания, и пищей. Это во многом способствовало существенной перестройке их организации. Внешне это выражается в крайнем упрощении их мор-

фологии. Личинки не только становятся аподальными, т. е. полностью лишаются торакальных конечностей, что свойственно личинкам всех двукрылых, но и почти полностью утрачивают голову с дифференцированным ротовым аппаратом. Последний заменяется крайне специализированными структурами, скорее всего, вторичной природы (см. ниже). Для многих личинок этого типа характерно внекишечное пищеварение.

Личинки подкожных оводов р. *Hypoderma* паразитируют у крупного рогатого скота. Зрелые личинки III возраста, локализующиеся в подкожной клетчатке зараженных животных достигают 2,5–3 см в длину. Их массивное, вальковатое тело не разделено на сколько-нибудь отчетливо выраженные тагмы, хотя границы между сегментами хорошо заметны. Спереди тело резко сужено. Самый передний маленький сегмент (1-й торакальный) субвентрально несет небольшое неправильно-округлое отверстие, из которого вперед и в стороны выдаются два острых крючка. Это так называемые *хамули*. Сильно редуцированная головная капсула снаружи вообще не видна — она целиком погружена в глубокое впячивание 1-го торакального сегмента. Соответственно, отверстие, ведущее в это впячивание, это не рот. Оно ограничено шейной складкой, которая образуется за счет шейного сочленения после погружения головы внутрь торакса. Природа выступающих наружу челюстных крючков, или хамулей, не до конца ясна. Нельзя исключить, что это очень сильно модифицированные мандибулы.

Начиная с 5-го сегмента, диаметр тела изменяется мало, лишь самый задний конец слабо закруглен. Все сегменты, начиная со 2-го и по 7-й включительно, несут на своем переднем крае по 2 *венчика шипов*. Участок покровов, на котором расположены шипы, у сильно сократившихся при фиксации личинок выдаются в виде небольшого поперечного валика. Последний 8-й сегмент частично втянут в предшествующий 7-й, так что наружу выступает лишь его уплощенный задний конец. Последний имеет вид небольшой округлой или овальной площадки, в средней части которой расположены стигмы трахейной системы. У фиксированных особей этот участок немного впячивается и рассмотреть стигмы при внешнем осмотре личинки не всегда удается.

Все внешнее разнообразие строения куколок Holometabolae в действительности можно легко свести к трем основным морфологическим типам, различающихся характером «упаковки» зачатков наружных органов на поверхности развивающегося организма.

Очень многие насекомые, развивающиеся с полным превращением (Coleoptera, Mecoptera, Trichoptera, Hymenoptera и др.), обладают куколками *с в о б о д н о г о*, или *о т к р ы т о г о* типа. В отличие от личинок такие куколки уже несут в себе признаки, свойственные имаго.

Куколки жуков (рис. 137, А) обладают хорошо выраженными придатками, которые свободно выдаются над поверхностью тела. *Головная капсула* несет выпуклые зачатки сложных глаз, усиков (А I) и ротового аппарата. Особенно наглядно свободное расположение придатков проявляется на тораксе. *Грудные конечности*, обладающие полным набором члеников, можно отвести

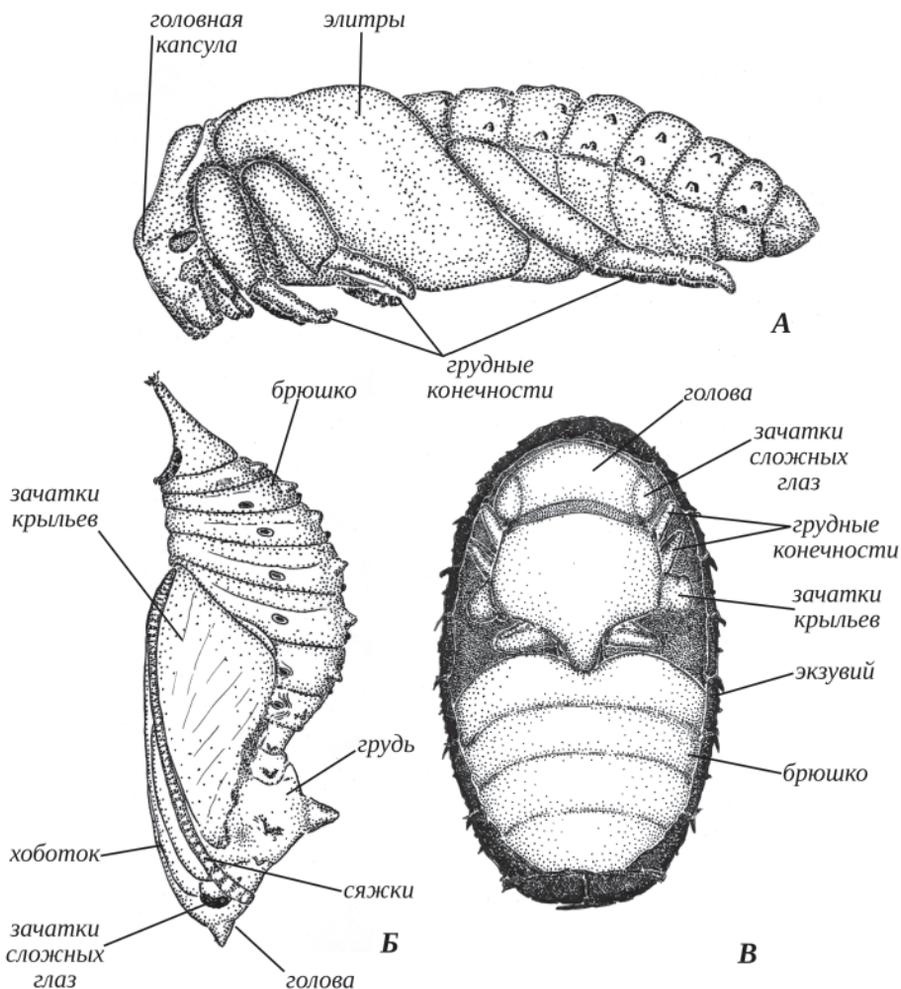


Рис. 137. Разные типы куколок голометаболических насекомых.

*A* — свободная куколка жука (Coleoptera); *Б* — покрытая куколка бабочки (Lepidoptera); *В* — вскрытая куколка — вскрытый пуппаний кожного овода (Diptera).

в сторону, согнуть или разогнуть. Также свободно на средне- и заднегруды располагаются 2 пары крупных зачатков крыльев — *элитры* и летательных крыльев. Они, правда, еще не достигают размеров, свойственных крыльям имаго, и расположены иначе. По бокам тела, между бедрами ножек 2-й и 3-й пар зачатки толстыми складками косо опускаются на вентральную поверхность. Поэтому членистое брюшко, в сегментах которого уже четко читаются тергиты и стерниты, остается не прикрытым с дорсальной стороны.

Куколки *покрытого* типа в первую очередь присущи чешуекрылым, или бабочкам (Lepidoptera) (рис. 137, *Б*). В отличие от свободных куколок на по-

верхности покрытых куколок удастся рассмотреть лишь границы зачатков тех или иных наружных органов. Сами эти границы видны как тонкие линии или неглубокие бороздки. Фактически с поверхности все тело куколки представляет собой сплошной «монолит» — отогнуть и пошевелить тот или иной зачаток невозможно. Именно поэтому куколки подобного типа называются «покрытыми» — в очень старых работах их сравнивали с мумиями, через плотные пеленающие «покровы» которых лишь проступают контуры расположенных под ним органов.

У покрытых куколок бабочек, как правило, хорошо выражены все три тагмы. Самый передний отдел представлен небольшой слитной *головой*, за которой без видимой перетяжки расположены почти неразделенные сегменты груди. И голова, и грудь уже несут зачатки соответствующих придатков и органов, отпечатки которых можно легко рассмотреть. По бокам головы хорошо заметны *зачатки сложных глаз*. Каждый из них имеет вид широкой дуги. Дорсально над глазами расположены основания *сяжков*. Отпечатки последних в виде двух узких тяжей опускаются на боковые поверхности и далее на вентральную сторону. При этом они достигают брюшка. Род *Vanessa*, к которому относится изображенная на рис. 136, *Б* куколка, входит в состав большой группы так называемых булавоусых бабочек (*Rhopalocera*<sup>112</sup>), у которых сяжки действительно булавовидно расширены на конце. Эти расширенные участки сяжков уже различимы у куколки. Между отпечатками *А I* на вентральной поверхности легко различимы еще несколько вытянутых в длину узких и нерасчлененных лопастей, которые являются зачатками *хоботка* и грудных ножек.

Снаружи от зачатков сяжков, перекрывая боковые поверхности грудных и передних абдоминальных сегментов расположены плоские *зачатки крыльев*. Дорсальная поверхность и *груди*, и *брюшка* при этом остается не прикрытой. Более того, на ней метамерно расположены мощные шиповидные выросты, по-видимому, выполняющие защитную функцию. По бокам брюшных сегментов располагаются стигмы трахейной системы.

Задний конец брюшка имеет вид высокого, узкого конуса. Его узкая и немного оттянутая вершина используется как подвеска. С ее помощью, используя тонкую шелковую нить, куколки нимфалид прикрепляются к листьям и стеблям растений, с которых свободно свешиваются вниз головой.

*Скрытые*, или *бочонковидные* куколки, часто называемые *пуппариями*, характерны для высших мух (*Brachycera: Cyclorhapha*) (рис. 137, *В*). В процессе формирования куколок этого типа сохраняется личиночный экзувий. Кутикула линяющей личинки не сбрасывается, а лишь отслаивается. При этом она заметно уплотняется и темнеет. Внешние проявления тагмозиса, и без того крайне слабо выраженные у личинок (см. выше, с. 000–000), исчезают полностью. Отслоившийся темный, почти черный *экзувий* принимает форму небольшого бочонка, на наружной поверхности которого сохраняется слабо выраженные границы туловищных сегментов. Внутри пуппария располагается собственно окуклившийся организм. По сути дела это типичная *куколка свободного типа* (см. выше). У нее хорошо выражена *голова*, на бо-

ковых поверхностях которой располагаются *зачатки сложных глаз*. На нижней поверхности головы хорошо выражены зачатки придатков ротового аппарата (на приводимом рисунке 137, В они не изображены, так как пуппаний вскрыт со спинной стороны). Четко обособленная *грудь* несет три пары *торакальных конечностей* и небольшие лопастевидные *зачатки крыльев*. Узкая перетяжка отделяет грудь от отчетливо сегментированного *брюшка*.

Развитие Нехарода, для которых характерно полное превращение (голометаболия), представляет собой сложный многоступенчатый процесс. Выше уже говорилось, что онтогенез в этом случае распадается на несколько четко обособленных этапов — фаз, каждая из которых несет строго определенную функциональную нагрузку. Фаза яйца фактически включает два этапа развития, протекающие под защитой наружной оболочки. Первый этап — это эмбриогенез. В результате свойственного большинству Нехарода меробластического дробления формируются бластодерма и ее производные — зародышевые оболочки и собственно зародыш — зародышевая полоска. Далее начинается второй этап, главным содержанием которого становится морфогенез. В этот период закладываются и полностью формируются все органы, присущие ювенильной особи — личинке (*larva*), покидающей яйцо. Органы, свойственные взрослой фазе (*imago*), либо отсутствуют, либо представлены неразличимыми снаружи простыми скоплениями слабо дифференцированных клеток (имагинальными дисками).

Вылупившаяся из яйца личинка<sup>113</sup> полностью сформирована и способна к самостоятельному существованию во внешней среде, или в организме животного-хозяина, если речь идет о видах, которым присущ ларвальный паразитизм. Последующее развитие личинки практически не сопровождается никакими внешне выраженными метаморфными преобразованиями. Фактически все ограничивается интенсивным ростом, осуществляющимся в процессе нескольких последовательных линек. Правда, в этот же период закладываются недостающие имагинальные диски.

Развивающийся организм в промежутке между двумя линьками называется «*в о з р а с т о м*» и обозначается соответствующим порядковым номером — 1-й возраст, 2-й возраст и т. д. Чаще всего личиночный этап развития голометаболических Нехарода включает смену 4–5 возрастов. На протяжении всего периода своего активного существования личинки интенсивно питаются и накапливают значительные энергетические ресурсы.

Биология личинок разных представителей Нехарода чрезвычайно разнообразна. Это относится и к среде обитания личинок тех или иных видов, и к особенностям поведения, и к спектру используемой ими пищи. В большинстве своем личинки ведут свободный образ жизни, но есть среди них и крайне специализированные паразиты, поселяющиеся в различных органах животных-хозяев (например, личинки ряда высших *Diptera*, в частности личинки оводов). Свободноживущие личинки освоили как наземные, так и водные места обитания. Разнообразие биотопов, заселяемых насекомыми очень велико. Это и почва, и подстилка, и травостой, кустарники и деревья. При этом одни личинки поселяются на поверхности растений (например, разнообразные листогрызущие гусеницы бабочек), другие же — в толще их тканей (личинки-минеры выгрызают ходы в паренхиме листовой пластинки; личинки некоторых жуков-усачей живут под корой деревьев и т. д.). Столь же разнообразны и обитатели континентальных (пресных) водоемов. Есть среди них настоящие риakoфилы, т. е. обитатели быстротекущих речек и ручьев. Другую крайность представляют формы, заселяющие небольшие заиленные и заросшие прудики или заполненные листовым опадом придорожные канавы.

Столь же широк и используемый личинками спектр пищевых ресурсов. Прожорливые хищники [личинки водолюбов и упоминавшихся выше жуужелиц (*Coleoptera*), обитающие в прибрежном иле личинки слепней (*Diptera*)] и самые разнообразные фитофаги, грызущие все органы и ткани растений — от корней (гусеницы подгрызающих совок — *Lepidoptera*) до стеблей, листьев, бутонов и даже плодов. Встречаются среди личинок *Neharoda* детритофаги, сапрофаги, копрофаги и некрофаги. Большинство личинок поглощает оформленную и достаточно плотную пищу, что требует присутствия хорошо развитого грызущего ротового аппарата. Другие же приобрели способность к внекишечному пищеварению (личинки жуков плавунцов, личинки многих мух) и, соответственно, всасывают жидкую пищу.

Чрезвычайно разнообразно поведение личинок во внешней среде. Одни быстро перемещаются в поисках пищи (это преимущественно относится к хищникам), другие почти неподвижны (некоторые детритофаги, личинки общественных насекомых, выкармливаемые взрослыми особями). При этом используются и очень разные формы локомоции: бег, плавание, различные формы червеобразного движения и т. п.

Все это удивительное биологическое многообразие обусловило приобретение личинками голометаболических *Neharoda* широчайшего спектра самых разных морфофункциональных адаптаций, которые оказываются совершенно бесполезными для имаго, ибо взрослые насекомые в подавляющем большинстве случаев ведут совершенно иной образ жизни. Они обитают в иной среде, поглощают другую пищу, зачастую иначе дышат, очень многие приобретают способность летать и т. д., и т. п. Медленная постепенная «достройка» развивающегося организма, как это имеет место при пауromетаболическом типе развития (см. с. 000) в этом случае оказывается невозможной, ибо одни системы органов (например, ротовой аппарат и следующий за ним пищеварительный тракт) требуют полной «перестройки», а другие необходимо создавать заново (например, крылья и вообще весь летательный аппарат). Как уже было сказано выше, развитие личинки от возраста к возрасту фактически сводится лишь к росту и резервированию значительного количества энергетических ресурсов. Внешне личинки первого и последнего возрастов кроме размеров почти ничем не отличаются друг от друга, и соответственно по своему строению они очень далеки от имаго.

Воссоздание всех особенностей организации взрослого насекомого (от внешнего облика до полностью развитой и функционирующей половой системы) осуществляется на следующей фазе развития — куколке (puppa), на которую линяет личинка последнего возраста. Иногда, чаще всего в учебной литературе, эту фазу называют «покоящейся», что, по сути дела, не совсем корректно. Внешне куколка, действительно «покоится». В подавляющем большинстве случаев куколки полностью неподвижны или обладают лишь очень ограниченной подвижностью. Последнее, например, характерно для бабочек (*Lepidoptera*). Свободно лежащие в почве куколки совок (сем. *Noctuidae*) большую часть времени совершенно неподвижны, но при механическом раздражении они начинают изгибать и слегка поворачивать брюшко. Если эти движения совершаются интенсивно и резко, то куколка может даже подпрыгивать на одном месте. Считается, что это защитная реакция, позволяющая отпугивать потенциальных врагов. Но к настоящей локомоции, т. е. к активному перемещению в определенном направлении такие куколки не способны.

Однако есть насекомые, куколочки которых могут направленно перемещаться в пространстве. Таковы, например куколочки покрытого типа многих комаров (*Diptera*, *Culicidae*), которые в спокойном состоянии неподвижно висят у поверхностной пленки воды, но при малейшей опасности быстро уходят вглубь, используя как локомоторный орган изгибающееся брюшко. По прошествии некоторого времени они пассивно всплывают наверх.

Способностью плавать и даже направленно ползать по суше обладают и куколки ручейников (Trichoptera). Правда, подвижность эти куколки приобретают в самый последний момент, непосредственно перед линькой на имаго. Развитие личинок всех ручейников протекает в воде. Там же они и окукливаются: одни, сплетая для этого специальный кокон, другие же прямо в построенных личинками домиках, предварительно запечатывая густой паутиной сеточкой вход в свое обиталище. Куколка, находящаяся в коконе или в домике, неподвижна, однако непосредственно перед линькой она приобретает способность активно двигаться. Для начала она, используя челюсти прогрызает в коконе или упоминавшейся выше сеточке отверстие и активно выбирется наружу. Освободившись, куколка всплывает на поверхность и выползает и на берег.

<sup>91</sup> Сказанное, в первую очередь, относится к взрослым (имагинальным), свободноживущим формам. Строение паразитов и некоторых наиболее специализированных личинок может подвергаться очень глубоким преобразованиям.

<sup>92</sup> В энтомологической литературе можно встретить и другую трактовку сегментарного состава брюшка Нехарода (см. например Росс Г. и др. Энтомология. М.: Мир, 1985. 572 с.). В этом случае последний, терминально расположенный «членик» рассматривается не как тельсон, а как сериальный гомолог, т. е. 12-й сегмент, на который вторично перемещается анус. Думается, что для подобной трактовки нет достаточных оснований. У членистоногих животных, в той или иной степени сохранивших анаморфоз, зона роста, в которой в период постэмбрионального развития закладываются сегменты растущего организма, всегда располагается непосредственно перед тельсоном. Последний же всегда служит местом закладки проктодеума. Нехарода в этом плане не составляют исключения.

<sup>93</sup> Далее приводится краткая характеристика абдоминальных придатков только взрослых особей (имаго). Придатки брюшных сегментов личинок будут охарактеризованы в соответствующих разделах (см. с. 000).

<sup>94</sup> Происхождение и трактовка склеритов, расположенных у основания грифелька и/или коксального мешочка у так называемых «низших» насекомых заметно варьирует у разных авторов. Соответственно, для их обозначения используются и разные названия: коксоподиты, кокситы, кокостерниты и т. д. Подразумевается, что они в какой-то степени должны соответствовать коксоподитам (коксам, тазикам) обычных торакальных конечностей остальных насекомых.

<sup>95</sup> Происхождение гипофаринкса особых дискуссий не вызывает. Он, по сути дела, образует нижнюю, вентральную поверхность головы и исходно располагается между основаниями ротовых конечностей. Таким образом, по своему положению он полностью соответствует стернитам соответствующих сегментов, вошедших в состав головы.

О возможной природе лабрума см. сноску <sup>30</sup> на с. 000.

<sup>96</sup> Единственное исключение из этого правила составляют Collembola (Entognatha), у которых имеет место достаточно типичное голобластическое, т. е. полное дробление.

<sup>97</sup> В литературе существует и другая точка зрения, согласно которой абдомен состоит у Protura всего из девяти сегментов. Из яйца выходит ювенильный организм, обладающий полным набором сегментов. А вот в процессе последующего развития образуется три ложных сегмента, которые отделяются от 8-го истинного сегмента. Первый ложный сегмент добавляется во время первой линьки, а следующие два — во время третьей. В пользу этой гипотезы говорят данные о строении нервной системы — от абдоминальных ганглиев брюшной нервной цепочки отходят только д е в я т ь пар сегментарных нервов, что полностью соответствует количеству первичных сегментов (9).

Половое отверстие Protura лежит на границе последнего сегмента, несущего на заднем конце анальное отверстие, и предшествующего ему метамера. Если принимать во внима-

ние, то, что все сегменты являются истинными сегментарными гомологами, то половое отверстие у протур лежит на границе 11-го сегмента и самого последнего теломера (12-го, см. Примечание<sup>92</sup>) и никак не связано с генитальными сегментами (8 и 9-й) всех остальных Hexapoda. Однако это противоречие снимается, если три ложных сегмента (ни имеющих к тому же своей собственной иннервации) мы рассматриваем как дериваты 8-го метамера. При такой трактовке половое отверстие лежит между 8 и 9-м сегментами. Соответственно, это не противоречит делению тагмы на три соответствующих отдела (см. с. 000).

Из всего сказанного следует одно важное заключение. Тело протур, которое всегда рассматривалось, как сохранившие наибольшее количество сегментов из всех известных Hexapoda (ПО-5-3-11-Т), в действительности таковым не является. Наоборот, эти очень древние членистоногие полностью утратили постгенитальные сегменты, тогда как у других насекомых их следы в той или иной степени присутствуют.

<sup>98</sup> Существуют и другие, более сложные варианты классификации типов развития Hexapoda. По сути дела, они также отражают масштабы и глубину метаморфных процессов, сопровождающих постэмбриональное развитие разных представителей рассматриваемого таксона.

<sup>99</sup> У самцов множество модифицированных в маленькие присоски щетинок есть и на первых трех члениках лапок конечностей 2-й пары. Форма же этих члеников не претерпевает сколько-нибудь заметных изменений.

<sup>100</sup> Сходство названий органов, имеющих совершенно разное происхождение, и выполняющих столь же различные функции объясняется всего лишь исходным значением греческого слова «пилорус» (pylorus) — «хранитель ворот», или привратник. В анатомии так традиционно называют самый начальный участок тонкого кишечника (двенадцатиперстной кишки), непосредственно следующий за желудком.

В рассматриваемом случае пилорические придатки располагаются на самом начальном (привратном) участке средней кишки. Начальный, т. е. «привратный» отдел задней кишки также называется «пилорическим» и несет многочисленные мальпигиевы сосуды (с. 000).

<sup>101</sup> Выше уже говорилось (с. 000), что строение протоков половой системы у представителей разных таксонов варьирует в очень широких пределах. При этом гомологию тех или иных частей далеко не всегда бывает легко установить. Следствием этого является терминологический разнобой, который встречается в литературе при описании половых протоков, в первую очередь, самок. В частности это относится и к половой системе тараканов. Ниже мы сохраняем терминологию, наиболее часто используемую в отечественной учебной литературе.

<sup>102</sup> В яичниках (овариолах) протекают только ранние этапы созревания половых продуктов. В результате роста и накопления запасных питательных веществ оогоний превращается в ооцит I порядка, который непосредственно в яичнике претерпевает лишь первое деление созревания. Сразу же после этого только что сформировавшийся ооцит II порядка покидает яичник и выходит в половые протоки самки. Здесь в него проникает спермий, что и является сигналом для запуска второго мейотического деления, в результате чего формируется полноценное яйцо. Слияние вновь образованного ядра с находящимся в цитоплазме яйцеклетки ядром спермия и знаменует момент оплодотворения.

<sup>103</sup> В отечественной учебной литературе медиальный, или непарный яйцевод иногда называют м а т к о й.

<sup>104</sup> У подавляющего большинства, изученных в этом отношении Arthropoda, верхняя губа в процессе эмбрионального развития закладывается в виде двух зачатков. Их объединение в непарную пластинку происходит на более поздних стадиях морфогенеза.

<sup>105</sup> Среди исследователей нет единого мнения по поводу того, как эти три пластинки соответствуют кардо и стипесам нижних челюстей. Обычно считают, что исходно суще-

ствовал единый базальный членик — *постментум*, который позднее поперечная борозда разделила на субментум и ментум. При этом постментум соответствует двум слившимся кардо нижних челюстей. Соответственно прементум формируется в результате интеграции двух стипесов, у которых сливаются только базальные части. Однако некоторые исследователи считают, что субментум имеет более сложное происхождение, так как в его состав входят не только кардо нижних челюстей, но и элементы стернита лабиального сегмента, а, возможно, и вторично возникающие склериты шейного сочленения.

<sup>106</sup> В литературе, в первую очередь в учебной, встречается и другая трактовка этих склеритов лабиума. Лорум вообще не включают в состав нижней губы. Его и на рисунках изображают как продолжение кардо нижних челюстей (см. В. А. Догель. Зоология беспозвоночных. Под ред. Ю. И. Полянского. Изд. 7-е, перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1981. 606 с., рис. 311). Не упоминается в составе нижней губы и прементум. Соответствующий ему склерит трактуется как *подбородок*, т. е. просто ментум. Занимающий проксимальное положение треугольный склерит рассматривают как *подподбородок* (субментум). См. также Примечание <sup>105</sup>).

<sup>107</sup> Разные авторы различно трактуют природу этих стилетов. В более старых работах они традиционно рассматривались как наружные лопасти (*galea*). Позднее их стали рассматривать как лацинии (см. например Росс Г. и др. 1985. Энтомология. М.: Мир. 572 с.; Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.).

<sup>108</sup> В литературе [см. например, Н. Я. Кузнецов. 1951. Класс насекомых (Insecta, или Нехарода). В кн.: Руководство по зоологии. Т. 3, ч. 2. Беспозвоночные. М.: Советская наука. С. 167–458] встречается и другая трактовка природы отдельных элементов скелета фронтальной поверхности головы высших бабочек. То, что одни исследователи считают клипеусом, другие рассматривают как обширный «лоб». Соответственно лежащий под ним небольшой полулунный склерит рассматривается как клипеус, а не как верхняя губа, которая в соответствии с этой трактовкой почти полностью редуцируется.

<sup>109</sup> Для того чтобы рассмотреть детали строения нижних челюстей (Mx I) и лабиума (Mx II), эти конечности необходимо полностью отпрепарировать. Изготовленные из этих придатков постоянные препараты можно выставлять на занятиях демонстрационно.

<sup>110</sup> Есть данные о том, что у саранчовых количество линек может варьировать в пределах одного вида, при этом оно иногда различается у самцов и самок — самки линяют 5–6 раз, а самцы всего 4–5.

<sup>111</sup> В литературе термин *фаза* по отношению к Нехарода используется в двух разных смыслах. Традиционно его употребляют для обозначения последовательно сменяющихся друг друга этапов развития, кардинально различающихся по своей морфологии и биологии. В первую очередь это относится к насекомым с голометаболическим типом развития (полным метаморфозом): фазы яйца, личинки, куколки и имаго. В рассматриваемом же выше случае термином «фаза» по сути дела обозначаются два разных состояния популяции насекомых. Феномен фазовой изменчивости ныне описан не только у саранчовых, но и у других представителей Нехарода.

<sup>112</sup> В старых вариантах системы чешуекрылых группа *Rhopalosera* обычно рассматривалась как таксон достаточно высокого ранга — подотряд. Ныне это название утратило таксономическое содержание, и его используют, чаще всего, как морфологическую характеристику.

<sup>113</sup> Некоторым наиболее специализированным формам, например, высшим паразитическим мухам, свойственно личинкорожение. Развитие яйца в таких случаях протекает в протоках половой системы самки, так что родительский организм покидает вполне сформированная личинка.

Работа над рукописью Практикума сопровождалась серьезной изыскательской работой, которая позволила создать принципиально новый «парк» рисунков. Для этого были использованы как старые «авторские» препараты, хранящиеся в коллекциях кафедры, так и новые, изготовленные в процессе работы над текстом. Для работы с объектами были использованы самые различные методы: от традиционных до вполне современных — анализ серий полутонких срезов, сканирующая электронная микроскопия, конфокальная микроскопия и т. д. Выполнение всего этого объема работы было бы невозможно, если бы не помощь молодых сотрудников, аспирантов и студентов кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ. Улучшению качества рукописи способствовало и внимательное, «придирчивое» чтение отдельных ее глав по мере их появления. Д. Крупенко, В. Старунов, С. Щенков, А. Миролюбов, В. Златогурский, И. Удалов так или иначе принимали участие в этой работе. Всем им авторы выражают свою глубокую благодарность.