

Г. И. ЩЕРБАК
Д. Б. ЦАРИЧКОВА
Ю. Г. ВЕРВЕС

Зоологія **БЕЗХРЕБЕТНИХ**

У ТРЬОХ КНИГАХ

КНИГА 1

Затверджено Міністерством освіти України
як підручник для студентів
біологічних спеціальностей університетів

КИЇВ
«ЛИБІДЬ»
1995

ББК 28.691я73

Щ61

УДК 592

*Розповсюдження та тиражування
без офіційного дозволу видавництва заборонено*

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. В. П. Шарпило,
д-р біол. наук, проф. В. М. Бровзій

Головна редакція літератури з природничих і технічних наук
Редактор С. А. Коломієць

Підручник

Щербак Галина Йосипівна, Царичкова Діана Борисівна,
Вервес Юрій Григорович

ЗООЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

Книга 1

Художник оправи Г. Т. Задніпр'яний. Художній редактор
Т. О. Шур. Технічний редактор Л. І. Швець. Коректор
К. С. Коваленко

Здано до набору 09.06.95. Підп. до друку 15.09.95. Формат 84×108/32.
Папір друк. № 2. Бис. друк. Ум. друк. арк. 16,8. Ум. фарбовідб. 17,12.

Обл.-вид. арк. 18,52. Вид. № 3614. Зам. 5-856.

Свідоцтво про державну реєстрацію

№ 05591690 від 23.04.94

Видавництво «Либідь» при Київському університеті, 252001 Київ,
Хрещатик, 10

Щербак Г. Й. та ін.

Щ61 Зоологія безхребетних: Підручник: У трьох кни-
гах. Книга 1/Г. Й. Щербак, Д. Б. Царичкова,
Ю. Г. Вервес.— К.: Либідь, 1995.—320 с.

ISBN 5-325-00660-6.

У підручнику відображено сучасний рівень знань про безхре-
бетних тварин, що населяють нашу планету. Описано систему
безхребетних, рівні організації різних груп, шляхи їх еволю-
ції, спосіб життя, екологічні особливості.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Щ 1907000000-084 Без оголошення
224-95

ББК 28.691я73

ISBN 5-325-00660-6 (кн. 1)
ISBN 5-325-00663-0

© Г. Й. Щербак, Д. Б. Царичкова,
Ю. Г. Вервес, 1995

ЗМІСТ

Передмова	5
Вступ	6
підцарство найпростіші, або одноклітинні (PROTOZOA)	
Загальна характеристика	10
Тип Саркомастигофори (Sarcomastigophora)	15
Підтип Джгутикові, або Бичоносці (Mastigophora, або Flagellata)	17
Клас Рослинні джгутикові (Phytomastigophorea)	18
Клас Тваринні джгутикові (Zoomastigophorea)	24
Підтип Опалінові (Opalinata)	31
Підтип Саркодові (Sarcodina)	33
Надклас Корененіжки (Rhizopoda)	33
Клас Справжні амеби (Lobosea)	33
Підклас Голі амеби (Gymnamoebia)	33
Підклас Черепашкові амеби (Testacealobosia)	36
Клас Акразіїві (Acrosea)	37
Клас Справжні слизовки (Eumycetozoea)	38
Клас Плазмодієфорові (Plasmodiophorea)	41
Клас Філозеї (Filosea)	42
Клас Зернястосітчасті (Granuloreticulosea)	42
Клас Ксенофіофореї (Xenophyophorea)	46
Надклас Промененіжки (Actinopoda)	46
Клас Сонцевики (Heliozoa)	49
Тип Лабіринтоподібні (Labyrinthomorpha)	50
Тип Апікомплексні (Apicomplexa)	51
Клас Споровики (Sporozoea)	53
Підклас Грегарини (Gregarinia)	53
Підклас Кокцидії (Coccidia)	56
Підклас Піроплазми (Piroplasmia)	64
Тип Мікроспоридії (Microspora)	65
Клас Мікроспоридії (Microsporea)	65
Тип Міксоспоридії (Muxozoa)	70
Клас Міксоспоридії (Muxosporea)	70
Тип Війконосні, або Інфузорії (Ciliophora)	75
Клас Кінетофрагмінофореї (Kinetofragminophorea)	85
Клас Олігогіменофореї (Oligohyumenophorea)	89
Клас Полідіменофореї (Polyhymenophorea)	93
підцарство багатоклітинні (METAZOA)	
Загальна характеристика	97
Походження багатоклітинних	102
Розділ Первинні багатоклітинні (Prometazoa)	109
Тип Пластинчасті (Placozoa)	110
Тип Губки, або Порифери (Spongia, або Porifera)	113
Клас Вапнякові губки (Calcispongia, або Calcarea)	125

Клас Скляні, або Шестипроменеві губки (Hyalospongiae, або Hexactinellida)	126
Клас Звичайні губки (Demospongiae)	128
Клас Археоціати (Archaeocyatha)	132
Тип Рецептакуліти (Receptaculita)	135
Тип Ортонектиди (Orthonectida)	136
Тип Дицеїміди (Dicyemida)	138
Розділ Справжні багатоклітинні (Fumetazoa)	141
Тип Кишковопорожнинні (Cnidaria, або Coelenterata)	142
Клас Гідроїдні (Hydrozoa)	145
Підклас Гідроподібні (Hydroidea)	145
Підклас Сифонофори (Siphonophora)	160
Клас Сцифоїдні, або Сцифомедузи (Scyphozoa)	163
Клас Коралові поліпи (Anthozoa)	168
Підклас Альціонарії, або Восьмипроменеві корали (Alcyonaria, або Octocorallia)	174
Підклас Зоантарії (Zoantharia)	178
Викопні кишковопорожнинні	187
Тип реброплави (Stenophora)	190
Клас Реброплави (Stenophora)	190
Підклас Сліпоканальні (Typhlocoela)	195
Підклас Петлеканальні (Cyclocoela)	197
Тип Плоскі черви (Plathelminthes)	198
Клас Війчасті черви (Turbellaria)	202
Клас Ксенотурбеліди (Xenoturbellida)	215
Клас Гнатостомулідні (Gnathostomulida)	216
Клас Трематоди, або Дигенетичні присисні (Trematoda, або Digenea)	216
Клас Аспідогастрі (Aspidogastrea)	232
Клас Моногенетичні присисні (Monogenoidea)	233
Клас Гірокотиліди (Gyrocotylida)	239
Клас Стьожкові черви (Cestoda)	240
Клас Амфіліноїдеї (Amphilinoidea)	255
Тип Немертини (Nemertini)	256
Клас Немертини (Nemertini)	256
Тип Коловертки (Rotifera)	261
Клас Коловертки (Rotatoria)	262
Тип Скреблянки, або Колчочоголові (Acanthocephales)	270
Клас Скреблянки, або Колчочоголові (Acanthocephala)	270
Тип Первиннопорожнинні (Nemathelminthes)	278
Клас Черевовійчасті, або Гастротрихи (Gastrotricha)	279
Клас Нематода (Nematoda)	283
Підклас Еноплії (Euploia)	295
Підклас Хромадорії (Chromadoria)	300
Підклас Рабдітії (Rhabditia)	300
Тип Головохоботні (Cephalorhyncha)	308
Клас Приапулідні (Priapulida)	309
Клас Кіноринхи (Kinorhyncha)	313
Клас Волосові (Gordiaceae, або Nematomorpha)	316
Клас Лорцифери (Loricifera)	319

ПЕРЕДМОВА

У пропонуваному виданні відображено сучасний рівень знань про безхребетних тварин, що населяють нашу планету. Традиційні систематичні та морфологічні відомості у підручнику викладено з урахуванням нового концептуального підходу до системи багатьох таксонів різних рангів. Матеріал доповнено сучасними даними про поширення, спосіб життя, поведінку та фізіологічні особливості безхребетних.

У підручнику описано рівні організації безхребетних тварин, показано унікальність кожної їх групи. На прикладі безхребетних розглянуто ряд загальнобіологічних явищ, зокрема, ядерні цикли, типи симетрії, способи розмноження та форми симбіозу.

Підручник складається з трьох книг. У першій описані Найпростіші та 13 видів Багатоклітинних (Пластинчасті, Губки, Дицієміди, Рецептакуліти, Ортонектиди, Кишковопорожнинні, Реброплави, Плоскі черви, Немертини, Коловертки, Скребляки, Первиннопорожнинні та Головохоботні), в другій — переважно Кільчасті черви та Членистоногі, в третій — Молюски, Голкошкірі, Погонофори й деякі інші групи.

Автори висловлюють щире подяку доктору біологічних наук В. П. Шарпило та доценту Г. Г. Кононенку за цінні поради, надані під час підготовки підручника.

ВСТУП

Безхребетні тварини є складовою біосфери. Їх разом із хребетними тваринами вивчає наука зоологія (від грец. *zoon* — тварина та *logos* — учення). Поділ зоології на два великі розділи — Зоологію безхребетних і Зоологію хребетних зумовлений численністю та різноманітністю представників тваринного світу, ступенем вивченості окремих груп і специфічністю методик їх дослідження.

Кількість видів відомих хребетних тварин (майже 45 тис.) досить близька до реальної, хоча нині завершується інвентаризація лише двох груп — птахів і ссавців. На сьогодні на Землі налічується п'ять-вісім мільйонів видів безхребетних, із яких описано тільки півтора мільйона. До початку XIX ст. було описано близько 50 тис. видів хребетних і безхребетних тварин, а протягом XIX ст. і у першій половині XX ст. стали відомі вже майже півтора мільйона видів безхребетних. Темпи описання різних груп безхребетних і нині залишаються досить високими.

Накопичення знань про тварин почалося дуже давно, проте формування зоології як науки стало можливим лише після появи праць засновника сучасної систематики К. Ліннея (1707—1778), що розробив бінарну номенклатуру тварин у праці «*Systema naturae*» (1758). За цією номенклатурою кожний вид має власну назву, що пишеться латинською мовою й складається з двох слів — перше (з великої літери) — це назва роду, друге (з малої літери) — видовий епітет. Крім того, К. Лінней розробив ієрархію таксонів, зокрема таких, як клас, ряд, рід і вид. Потім Ж. Кюв'є (1769—1832) увів поняття «тип» як вищий таксон, у якому об'єднуються класи тварин, що мають однаковий план будови. Пізніше ієрархію було доповнено ще однією категорією — родиною. Ці п'ять категорій — тип, клас, ряд, родина та вид є обов'язковими систематичними категоріями, під які підпадає будь-який організм, решта — наприклад триби та всі таксони з префіксами над-, під- тощо — є допоміжними й використовуються переваж-

но в систематиці великих груп тварин. Обов'язкові та допоміжні категорії наведено на прикладі хатньої мухи

Тип *Arthropoda* (Членистоногі)

Підтип *Tracheata* (Трахейнодишні)

Надклас *Hexapoda* (Шестиногі)

Клас *Insecta* (Комахи)

Підклас *Pterygota* (Криллаті комахи)

Надряд *Mecopteroidea* (Мекоптероїдні)

Ряд *Diptera* (Двокрилі)

Підряд *Brachycera* (Коротковусі)

Родина *Muscidae* (Справжні мухи)

Рід *Musca* (Муха)

Вид *Musca domestica* (Муха хатня)

У різних підручниках і посібниках типи часто об'єднують в надтипи, підрозділи, розділи тощо. Ці групи не мають таксономічного статусу й встановлюються для того, щоб показати подібність планів будови або історичну спорідненість різних типів у розумінні авторів цих видань.

Накопичення знань про тварин зумовило диференціацію зоології на ряд окремих наук за об'єктами дослідження (наприклад, ентомологія вивчає комах, малакологія — молюсків, протозоологія — найпростіших, гельмінтологія — паразитичних червів тощо) та за предметом дослідження (морфологія тварин вивчає їх внутрішню й зовнішню будову, фізіологія — функції окремих органів і організму в цілому, філогенія — конкретні шляхи еволюції окремих груп тварин та їхні родинні зв'язки, зоогеографія — розподіл тварин на суходолі та в гідросфері тощо).

Історію тваринного світу вивчає палеозоологія — наука про викопних тварин. Палеонтологічні відомості є дуже важливими для вивчення тварин, що нині населяють Землю. На рис. 1 наведено ери та періоди розвитку Землі й показано, в який час імовірно з'явилися ті чи інші групи тварин. Слід зазначити, що більш-менш вірогідний літопис тваринного світу починається не з перших етапів його розвитку (протерозойська ера), коли, крім найпростіших, існували й деякі багатоклітинні, а з кембрійського періоду палеозойської ери, коли виникли всі відомі нині типи тварин, зокрема й вимерлі.

Система тваринного царства, що базується на результатах дослідження всіх зоологічних наук, є підсумком досягнень науки в певний період історії та показником рівня розвитку зоології.

У запропонованій у підручнику системі безхребетних тварин розглянуто типи, що об'єднуються в два підцарства: Найпростіші (*Protozoa*) та Багатоклітинні (*Metazoa*).

Типи виділяються за фундаментальними ознаками, які здебільшого не є специфічними для кожного окремого типу, а характерні для різних типів у певній комбінації. До

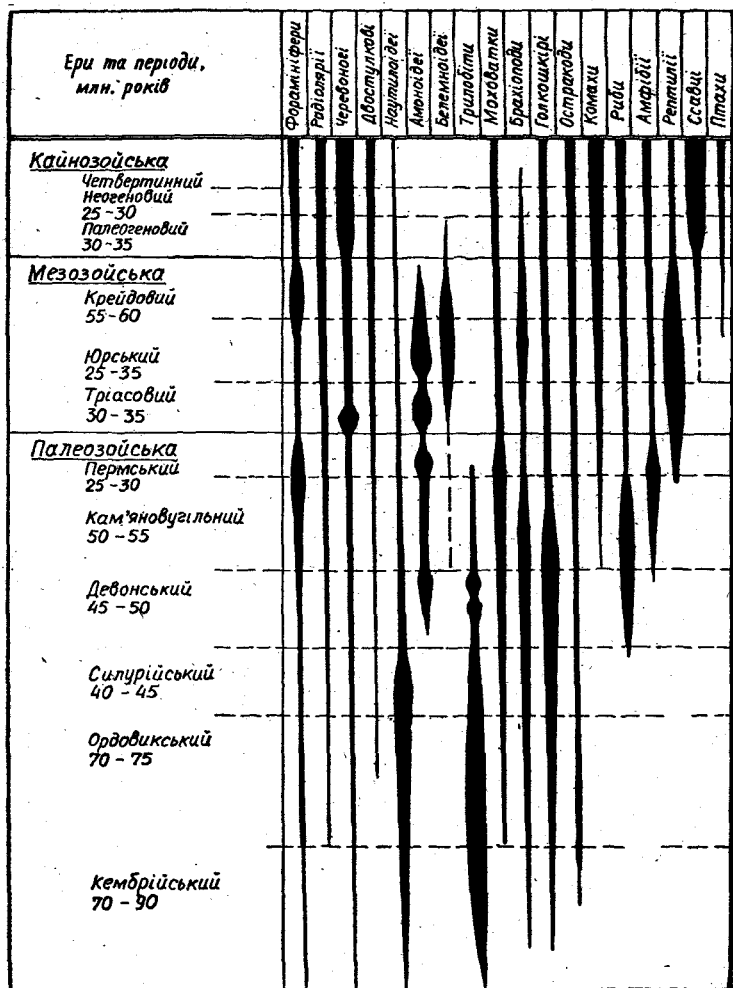


Рис. 1. Схема історичного розвитку тваринного світу

таких ознак належать одно- або багатоклітинність, наявність або відсутність клітинної диференціації (рівень спеціалізації клітин у організмі), типи симетрії, кількість зародкових листків, характер порожнини тіла, наявність сегментації та її характер, наявність або відсутність тих

чи інших систем органів. Звичайно враховуються й специфічні ознаки. Наприклад, лише кишковопорожнинні мають жалкі клітини, а голкошкірі — амбулакральну систему.

Крім зовнішньої та внутрішньої будови тварин, важливе значення в процесі їх вивчення мають індивідуальний розвиток, життєві цикли, спосіб життя, поширення, родинні зв'язки.

Кожен біолог має ознайомитися зі світом безхребетних тварин, оскільки на їх прикладі можна розглянути багато загальнобіологічних явищ. Крім того, ця група тварин відіграє важливу роль у житті нашої планети та житті людини. Роль безхребетних у природі надзвичайно різноманітна. Вони становлять 60—70 % видів усіх живих організмів, включаються в ланцюги живлення як редуценти та консументи різних порядків. Серед них є хижі, рослиноїдні та паразитичні форми. Різноманітні споживачі органічних решток беруть активну участь у процесах ґрунтоутворення (нематоди, дощові черви, кліщі, комахи) та утилізації залишків організмів у водоймах. Особливе значення для очищення води мають фільтратори — тварини, які вилучають частки органіки та дрібних організмів із води, очищаючи її (губки, коралові поліпи, сидячі поліхети, моховатки, плечоногі, вусоногі раки, двостулкові молюски тощо).

Безхребетні є об'єктом живлення людини (ракоподібні, молюски), продуцентами корисних речовин (мед, віск, шовк, лаки тощо), запилювачами квіткових рослин і сільськогосподарських культур, агентами біологічного методу боротьби з шкідливими організмами та кормом для свійських і промислових хребетних тварин.

Багато представників безхребетних — збудники або переносники небезпечних захворювань, шкідники тваринництва та рослинництва, компоненти обростання гідротехнічних споруд. Значна кількість видів отруйна для людини та свійських тварин. Тому вивчення цих тварин має не лише теоретично-пізнавальне, а й велике практичне значення.

У всьому світі понад 8 тис. видів безхребетних занесені до Міжнародної та регіональних Червоних книг. У Червону книгу України занесено понад 60 видів безхребетних, переважно комах, і ще приблизно така ж кількість має потрапити до неї найближчим часом. Зрозуміло, що без ретельного вивчення стану популяцій безхребетних і детального аналізу екологічної ситуації в Україні неможлива ефективна охорона безхребетних і природи в цілому.

ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТІШІ, АБО ОДНОКЛІТИННІ (PROTOZOA)

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА

Найпростіші поширені по всій земній кулі. Вони мешкають у водоймах і ґрунтах. До них належать вільноживучі та паразитичні види. Нині описано понад 30 тис. видів, проте вважається, що більшість найпростіших науці ще невідома. Найпростіші відіграють важливу роль у формуванні земної кори. Водні найпростіші є важливим компонентом живлення багатьох гідробіонтів, зокрема молоді риб. Паразитичні види викликають небезпечні захворювання людини та свійських тварин, однак деякі з них є перспективними для створення біологічних методів боротьби з шкідниками.

Найпростіші — це еукаріотичні організми, що перебувають на клітинному рівні організації, повноцінні в морфологічному і фізіологічному відношеннях. Серед них є одноклітинні та колоніальні організми, багатоядерні плазмодії, багатоклітинні форми.

Назва «найпростіші» не відображає їх будову, яка є складною, однак складність організації стосується клітинних структур, а не багатоклітинних утворень, як у багатоклітинних (Metazoa). Розміри найпростіших коливаються від 2 мкм до 5 см (у середньому — 5—250 мкм). Найменший вид — внутрішньоклітинний паразит великої рогатої худоби *Babesia bovi*, розміри якого не перевищують 2—2,5 мкм. Разом з тим розміри колоній радіолярій можуть досягати 25 см.

Для найпростіших характерна різноманітність форм симетрії. Серед них є сферичні та види з променевою й двобічною симетрією. Значна кількість найпростіших є асиметричними. Найбільш різноманітні форми симетрії трапляються у планктонних морських радіолярій: вони мають мінеральний скелет, який часто утворює складні правильні геометричні фігури. Джгутикові та війчасті, що швидко рухаються, мають особливий тип симетрії — гвинтову.

Клітина найпростішого, як і будь-яка еукаріотична клітина, має такі загальноклітинні органоїди; як мембра-

на, ядро, мітохондрії (у *Microspora* та деяких джгутикових їх немає), рибосоми, ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, лізосоми тощо. Проте клітина найпростішого, оскільки вона є повноцінним організмом, має ще й специфічні органели, що різняться в різних типів найпростіших. Клітина найпростішого обмежена мембраною, або плазмалемою, яка має мозаїчну будову, типову для біомембран. Зовні до цитоплазматичної мембрани прилягає глікокалікс, який складається з мукополісахаридів. Цей шар пов'язаний з інформаційною системою клітини. В ньому містяться спеціальні рецепторні молекули. За допомогою глікокаліксу клітини можуть вибірково накопичувати з оточуючого середовища різні речовини, які потім поглинає клітина. Крім глікокаліксу, в багатьох найпростіших можуть утворюватися різні позаклітинні поверхневі структури: лусочки, клітинні стінки або будиночки (черепашки). У більшості найпростіших під мембраною утворюються допоміжні структури, які надають клітині сталої форми. Вони неоднакові в різних таксонах і будуть розглядатися у відповідних розділах.

У цитоплазмі найпростіших можна виділити два шари — зовнішній, більш щільний, драглистий (стан геля) — *ектоплазму* та внутрішній, зернистий, рідкий (стан золя) — *ендоплазму*. Ці шари мають здатність взаємно перетворюватися один на одиний.

Всі найпростіші мають ядерний апарат. Він складається здебільшого з одного ядра, проте часто трапляються й багатоядерні форми. В ядрі найпростіших, як і у багатоклітинних, відбувається синтез і-РНК, яка бере участь у синтезі білка.

Найпростіші містять різноманітні фібрилярні структури — *мікрофіламенти* та *мікротрубочки*. Мікрофіламенти (товщина 4—10 нм) — це скоротливі структури, що відповідають за рухливість клітин. Вони викликають скорочення тіла або окремих його частин (наприклад, стебельця коловійчастих інфузорій), беруть участь у поділі. Мікротрубочки — це відносно жорсткі елементи, які часто виконують роль цитоскелета, вони фіксують певне положення в клітині різних органел. Взаємодіючи з мікрофіламентами, мікротрубочки забезпечують рух найпростіших.

Найпростіші рухаються за допомогою тимчасових виростів цитоплазми — *псевдоподій* або особливих утворів — *джгутиків* і *війок*.

У цитоплазмі прісноводних найпростіших містяться скоротливі вакуолі, переважно одна, але іноді дві або

15—20. Основною функцією *скоротливих* вакуолей є осморегуляція. Цитоплазма через наявність у ній солей, амінокислот, цукрів має вищий осмотичний тиск, ніж навколишнє середовище, й тому вода постійно надходить до клітини. Скоротлива вакуоля, активно працюючи, виводить надлишок води, підтримуючи сталість концентрації речовин у цитоплазмі, та продукти дисиміляції.

Найпростіші мають різноманітні типи живлення. Переважна їх більшість є *гетеротрофами* й живиться шляхом *фагоцитозу* або *піноцитозу*. Фагоцитоз, відкритий І. І. Мечниковим у 1882 р., — активний спосіб захоплення мікроорганізмів і твердих часток за допомогою несправжніх ніжок або клітинного рота (*цитостома*). При цьому їжа в цитоплазмі міститься в *травних вакуолях*, де відбуваються її ферментативний розклад і всмоктування поживних речовин у цитоплазму через мембрану вакуолі. Фагоцитоз характерний також для багатьох спеціалізованих клітин багатоклітинних тварин (наприклад, лейкоцити крові, травні клітини губок, кишковопорожнинних тощо). Піноцитоз — це поглинання рідини через тонкі канали, що утворюються шляхом впинання клітинної мембрани (без утворення псевдоподій). У цитоплазмі від каналців відшнуровуються піноцитозні пухирці, і їх вміст перетравлюється. Піноцитоз спостерігається також у клітинах епітелію тонких кишок і нефронів хребтних тощо.

Більшість рослинних джгутикових живиться *автотрофно*, шляхом фотосинтезу. Вони мають *хроматофори*, що містять хлорофіл.

Ускладнення будови одноклітинного організму може відбуватися за рахунок виникнення нових видів органел (наприклад, опорні структури — аксостиль, скелет радіолярій тощо) або збільшення кількості вже існуючих (джгутики та ін.). Таке збільшення числа гомологічних структур В. А. Догель назвав *полімеризацією*. Полімеризуватися можуть будь-які органели, зокрема й ядра. Якщо утворюється кілька однакових ядер, то кожне з них бере участь у синтезі білка в цитоплазмі. Така функціональна одиниця — ділянка цитоплазми з одним ядром і відповідним набором органел — називається *енергідом*, клітина, що містить кілька енергід, — *поліенергідною* (наприклад, більшість радіолярій), а клітина з одним ядром — *моноенергідною*.

У деяких багатоядерних найпростіших (інфузорій), які мають різні за будовою та функціями ядра, лише одне ядро (макронуклеус) керує синтезом білка, тому вони

незалежно від кількості генеративних мікронуклеусів є моноенергідними.

У деяких найпростіших зберігається одне ядро, проте полімеризація виявляється в збільшенні числа гомологічних хромосом — поліплоїдності, що приводить до прискорення синтезу білків, а отже, до швидкого росту клітини. Моноенергідні клітини можуть утворювати колонії й навіть багатоклітинні утворення з зачатковою клітинною диференціацією (Volvox).

Розмноження найпростіших відбувається нестатевим і статевим способами.

Відомо кілька способів нестатевого розмноження. При *монотомії* клітина ділиться на дві дочірні, які ростуть і відновлюють усі органели. При *палінтомії* відбувається ряд послідовних поділів, причому клітини, що утворюються, не ростуть до кінця поділів (нагадує дробіння зиготи багатоклітинних тварин). Множинний поділ, або *шизогонія* (*синтомія*), — це процес, при якому спочатку багаторазово ділиться ядро, а потім навколо кожного дочірнього ядра відокремлюється ділянка цитоплазми, і материнська клітина розпадається на кілька (багато) дочірніх. Особливим типом нестатевого розмноження є *ендодіогенія*, коли поділ ядра та подвоєння органел відбуваються під оболонкою материнської клітини, й новоутворені дочірні клітини деякий час залишаються з'єднаними.

Статевий процес у найпростіших полягає у *копуляції* — злитті двох статевих клітин (гамет) або *кон'югації* — тимчасовому з'єднанні двох особин, за якого відбувається обмін частинами ядерного апарата.

На відміну від багатоклітинних, для яких характерний *онтогенез* (індивідуальний розвиток), у найпростіших відбувається закономірна зміна окремих одноклітинних поколінь, що називається *життєвим циклом*.

У найпростішому випадку життєвий цикл триває від поділу до поділу, причому особини всіх поколінь однакові (наприклад, у багатьох саркодових і джгутикових). Ускладнення життєвого циклу полягає насамперед у чергуванні морфологічно відмінних клітин (наприклад, у джгутикових роду *Leishmania* внаслідок паразитування всередині клітин хребатних і в порожнинах органів комах чергуються два морфологічні типи клітин, хоча розмножуються вони поділом). Найскладніші життєві цикли відомі в найпростіших із чергуванням статевого та нестатевого способів розмноження (*метагенез*). При цьому відбувається чергування гаплоїдної та диплоїдної ядерних фаз (*ядерний цикл*). Відомо, що гамети завжди гаплоїдні, а зиготи

та — диплоїдна. Залежно від місця редукційного поділу (*мейозу*) існують три типи ядерних циклів (рис. 2).

1. Із зиготичною редукцією: більша частина циклу складається з гаплоїдних клітин, і лише зигота диплоїдна (поділяється редукційно з утворенням гаплоїдних клітин) — у рослинних і частини тваринних джгутикових, споровиків.

2. Із гаметичною редукцією: більша частина циклу складається з диплоїдних клітин, гаплоїдні тільки гамети

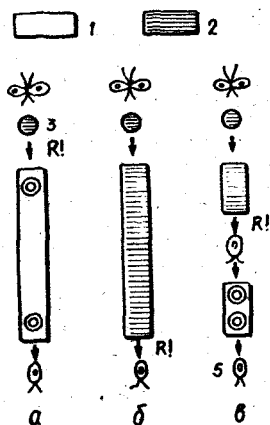


Рис. 2. Основні типи ядерних циклів — з зиготичною редукцією (а), гаметичною (б) і проміжною (в):

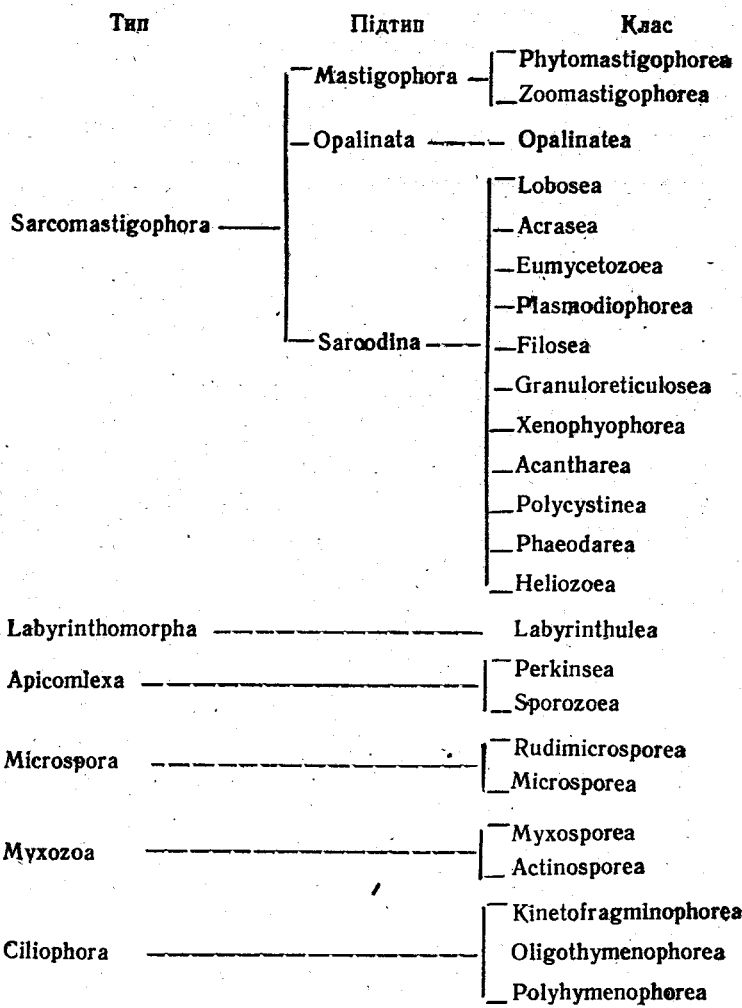
1 — стадії гаплоїдного покоління; 2 — стадії диплоїдного покоління; 3 — зигота; 4 — агамети; 5 — гамети (R! — місце редукційного поділу).

(редукційний поділ веде до їх утворення) — у сонцевиків, багатьох тваринних джгутикових, вїйчастих, мікроспоридій та багатоклітинних.

3. Із проміжною редукцією: кожна гаплоїдна та диплоїдна стадія становить приблизно половину циклу, при цьому існують два покоління: диплоїдне (*агамонти*), які шляхом мейозу утворюють агамети, та гаплоїдне (*гамонти*), що за рахунок мітотичного поділу утворюють гамети (у *фрараміфер*).

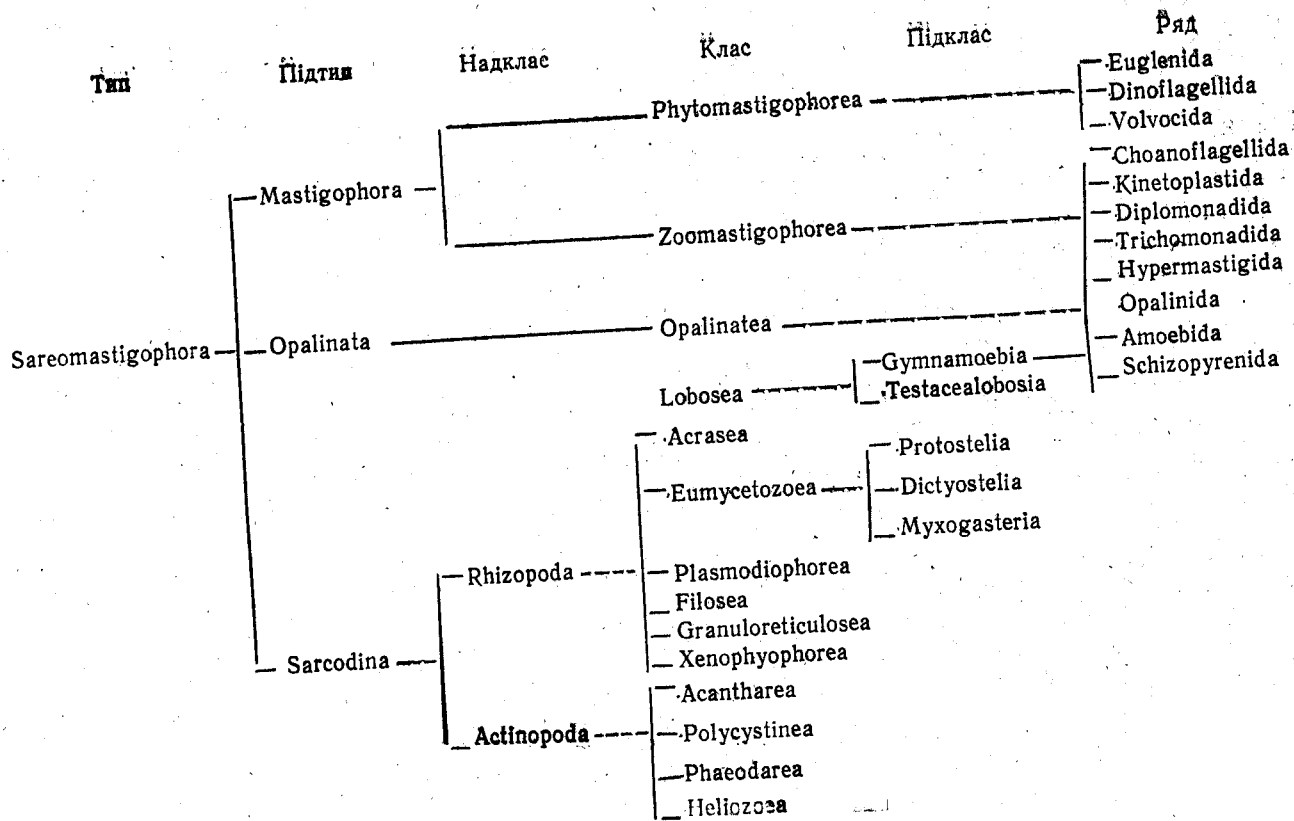
Важливою біологічною особливістю найпростіших є їх здатність до інцистування. При цьому їх клітини стають округлими, відкидають або втягують органили руху, виділяють на своїй поверхні щільну оболонку і переходять до стану спокою. В стані цист найпростіші переносять різкі зміни температури, вологи, зберігаючи життєздатність. У разі відновлення сприятливих для життя виду умов найпростіші виходять з цист і перетворюються на вегетативні стадії.

Наведемо систему найпростіших, прийняту в цьому підручнику:



ТИП САРКОМАСТИГОФОРИ (SARCOMASTIGOPHORA)

Вільноживучі та паразитичні найпростіші, що належать до цього типу, можуть перебувати в амебоїдному або джгутиковому стані. Амебоїдний стан характеризується непостійною формою тіла та здатністю утворювати мінливі вирости — несправжні ніжки, або *псевдоподії*, за допомогою яких тварина рухається та захоплює їжу. Для джгутикового стану характерні постійна форма тіла, особливий *цитоскелет* і наявність органів руху — одного або кіль-



кох джгутиків. Іноді протягом індивідуального існування найпростіші можуть переходити з одного стану в інший, а у деяких форм (форамініфери та ін.) ці стани закономірно чергуються в життєвому циклі.

Тип Саркомастигофори поділяється на три підтипи: Джгутикові, Опалінові та Саркодові, що об'єднують понад 25 тис. видів.

Підтип Джгутикові, або Бичоносці (Mastigophora, або Flagellata)

Представники підтипу поширені в прісних і солоних водоймах, значна їх частина перейшла до паразитизму. Усього відомо понад 8 тис. видів джгутикових. Різні групи джгутикових мають, можливо, різне походження (поліфілетичність) і об'єднуються в окремий підтип лише за однією ознакою — наявністю джгутиків. Крім джгутиків, у деяких форм можуть постійно чи тимчасово утворюватися

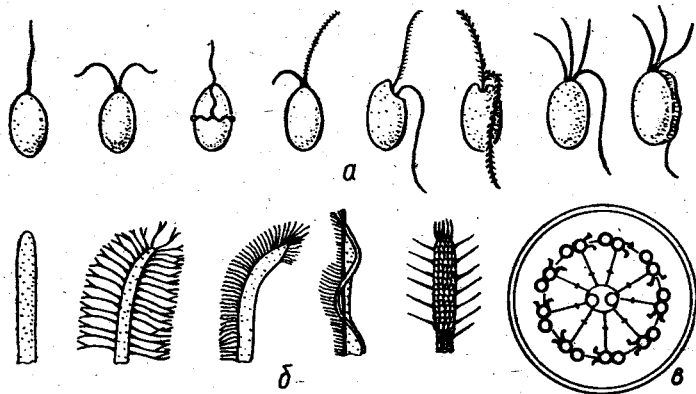


Рис. 3. Джгутиковий апарат:

а — різноманітність його типів; б — різноманітність зовнішньої будови; в — поперечний зріз джгутика

псевдоподії. Джгутик за будовою не відрізняється від джгутиків рослин або багатоклітинних тварин, але організований значно складніше, ніж у бактерій.

Результати електронно-мікроскопічних досліджень свідчать, що джгутик зовні одягнений цитоплазматичною мембраною, всередині містить 11 мікротрубочок — дев'ять подвійних периферійних утворюють трубку, дві одиночні проходять по центральній осі (рис. 3). Занурена в цитоплаз-

му частина джгутика називається *кінетосою* (базальне тільце). У Kinetoplastida біля основи джгутика розташований ще й *кінетопласт* — видозмінена частина мітохондрії. Джгутики однієї особини можуть мати різну довжину, гладеньку поверхню або опушення (див. рис. 3). Крім того, для джгутикових характерний особливий цитоскелет, утворений з мікротрубочок і мікрофіламентів і зв'язаний з основою джгутика.

У рослинних джгутикових сталість форми тіла забезпечується наявністю над плазмалею клітинної стінки з целюлози, глікопротеїдів (ряд Volvocida) або хітиноїдних чи кремнеземних лусочок і навіть будиночків (ряд Chrysomonadina). У деяких груп під плазмалею містяться сплюснені пухирці — альвеоли з пластинками з целюлози (ряд Dinoflagellida) або білкові пластинки (ряд Euglenida). В останньому випадку такий ущільнений шар цитоплазми називається *пелікулою*. У тваринних джгутикових пелікула утворюється сукупністю мікротрубочок у зовнішній цитоплазмі та мембрані.

Джгутикові мають різноманітні типи живлення. Переважна більшість рослинних джгутикових має хроматофори й живиться автотрофно, шляхом фотосинтезу, а тваринні джгутикові — гетеротрофно. У деяких представників (евглена) живлення змішане — *міксотрофія* (на світлі відбувається фотосинтез, у темряві — гетеротрофне живлення). Гетеротрофні джгутикові живляться шляхом фагоцитозу або піноцитозу.

Більшість джгутикових розмножується лише нестатевим шляхом, причому ядра поділяються мітотично, а цитоплазма — за поздовжньою віссю тіла. Поділ буває монотомічний, синтомічний та палінтомічний.

Статевий процес характерний переважно для фотосинтезуючих видів — поодиноких (хламідомонада) і палінтомічних колоніальних (вольвокс). Відомі злиття двох однакових гамет (*ізогамія*) або різних за будовою та розмірами (*анізогамія*), життєвий цикл з гаметиною або зиготичною редукцією. Підтип складається з класів Рослинних джгутикових та Тваринних джгутикових.

КЛАС РОСЛИННІ ДЖГУТИКОВІ (RHYZOMASTIGOPHOREA)

Для рослинних джгутикових характерне автотрофне або міксотрофне живлення. Вони мають хроматофори з хлорофілом, а також пігменти інших кольорів: червоні, жовті,

чорні. Серед них трапляється також невелика кількість гетеротрофів, що вторинно втратили хлорофіл. Це переважно сапрофаги (живляться органічними рештками) або паразити, однак є й хижаки (ночесвітка). Рослинні джгутикові мають тваринні та рослинні ознаки будови та життєдіяльності, тому їх вивчають і зоологи і ботаніки. У ботанічній класифікації ряди фітомастігін мають статуси відділів або класів, що позначено в тексті після зоологічної назви ряду. До рослинних джгутикових належить десять рядів, що різняться за кількістю та тонкою будовою джгутиків, складом пігментів, формою пластид, складом запасних речовин, наявністю чи відсутністю клітинної оболонки, її будовою тощо. Наводимо три найпоширеніші ряди: Евгленові, Панцирні джгутикові та Вольвоксові.

Ряд Евгленові — *Euglenida* (ботан.— відділ *Euglenophyta*)

До цього ряду належать понад 1000 видів переважно прісноводних найпростіших, автотрофних або міксотрофних, деякі з них є гетеротрофами, сапрофагами або пара-

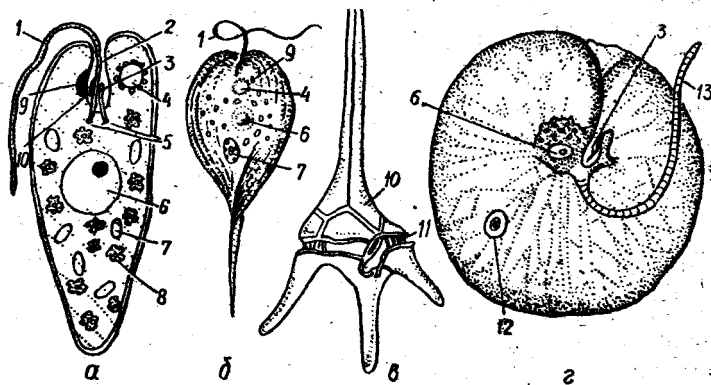


Рис. 4. Будова рослинних джгутикових — схема будови *Euglena gracilis* (а), *Phacus* (б), *Ceratium hirudinella* (в), *Noctiluca miliaris* (д): 1 — довгий джгутик; 2 — джгутикова кишенька; 3 — короткий джгутик; 4 — скоротлива вакуоля; 5 — базальні тільця; 6 — ядро; 7 — парамілове зерно; 8 — хромофор; 9 — стигма; 10 — стулки панцира; 11 — екваторіальна бороздка; 12 — травна вакуоля; 13 — виріст цитоплазми

зитами, що живуть у коловертках, жабах, на зябрах риб тощо.

Тіло евгленових витягнуте в довжину та має ребристу пелікулу з білковими пластинками (рис. 4, а). Пелікула здатна дещо розтягуватися, тому клітина може згинатися;

на поверхні тіла спостерігаються ритмічні скорочення — перистальтичні хвилі, що зумовлюють особливий, специфічний спосіб руху — метаболію. У цих найпростіших є два джгутики, один з яких редукований і помітний лише під електронним мікроскопом. Джгутики починаються в особливому заглибленні — джгутиковій кишені — на передньому кінці тіла. Джгутик рухається за складною траєкторією, завдяки чому тіло неначе вгвинчується у воду.

Поблизу основи джгутиків міститься резервуар, що відкривається назовні довгою трубкою (глотка). У резервуар відкривається скоротлива вакуоля, що ритмічно скорочується та видаляє з організму надлишок води. Скоротливі вакуолі характерні насамперед для прісноводних джгутикових. У найпростіших — мешканців морів чи паразитичних — розчинені в цитоплазмі речовини мають таку ж концентрацію, як і в морській воді або тілі хазяїна (ізотонічні розчини). Осмотичні явища не відбуваються, тому скоротливі вакуолі, як правило, у таких організмів відсутні.

На довгому джгутику, поблизу основи, міститься потовщення (*парабазальне тіло*). Вважають, що воно чутливе до ступеня освітлення. Поряд з ним розташоване «вічко», або *стигма*, що складається зі скупчення жирових тілець (гранул), до складу яких входять каротиноїдні пігменти червоного кольору. Останніми дослідженнями доведено, що стигма не чутлива до світла, а є своєрідним рефлектором для парабазального тіла.

Хроматофори у евгленових містять хлорофіли *a* та *b*, каротини та ксантофіли. Живлення у них, як правило, автотрофне, проте в темряві деякі види (наприклад, зелена евглена — *Euglena viridis*) втрачають забарвлення та переходять до гетеротрофного живлення. В ендоплазмі є безбарвні зернятка, що заломлюють світло. Це — парамід, особливий полісахарид, який утворюється в процесі фотосинтезу як запасна поживна речовина. В задній частині тіла розташоване одне ядро.

У евгленових відоме лише нестатеве розмноження. Поділ відбувається шляхом мітозу, однак центріолей немає, а ядерна оболонка не розчиняється. Цитоплазма поділяється вздовж; кінетосома ділиться, джгутик відходить до однієї з дочірніх особин, а інша утворює новий. Хроматофори розподіляються між дочірніми клітинами, в інтерфазі їх кількість відновлюється.

Найпоширенішими є види роду *Euglena*: в невеликих, багатих органікою водоймах трапляється міксотрофна евглена зелена (*E. viridis*), у чистих водоймах — *E. sap-*

guinea червоного кольору, яка, крім хлорофілу, має червоний пігмент астаксантин. У прісних водоймах часто трапляються види роду *Phacus*. Вони мають нетипову будову — сплющені у вигляді листка, на поверхні клітини є поздовжні добре помітні ребра (див. рис. 4).

Евгленові є кормом для мальків коропових риб. Вони беруть участь у процесах біологічного очищення водойм. У лабораторіях їх культивують для цитологічних і біохімічних досліджень.

Ряд Панцирні джгутикові — *Dinoflagellida* (ботан.— клас *Dinophyceae* відділу *Pyrophyta*)

Це прісноводні та морські планктонні види, переважно автотрофні, однак є й гетеротрофні. Вони мають одне велике ядро примітивної будови: у хромосомах немає характерних для еукаріот, зв'язаних із ДНК ядерних білків — гістонів; хромосоми під час інтерфази не розкручуються. Їх видно під світловим мікроскопом. Ці риси зближують дінофлагелят із прокаріотами, деякі вчені пропонують називати цю групу мезокаріотами, тобто проміжними між про- та еукаріотами. Під мембраною клітини (плазмалею) є особливий шар — *тека*, яка складається з білків і цукрів. У теці міститься система сплюснених пухирців, які надають поверхні клітини гнучкості й разом із тим підтримують постійну форму тіла. У багатьох видів у пухирцях є целюлозні пластинки, які нерідко утворюють суцільний захисний панцир. Скоротливих вакуолей немає.

На поверхні клітини є два жолобки: один оточує її по екватору, другий розташований перпендикулярно до першого. В них містяться два джгутики неоднакової довжини. Дінофлагеляти розмножуються поділом.

Багато планктонних панцирних джгутикових мають різноманітні форми панцира, що збільшує їх плавучість. Так, *Ceratium hirudinella*, яка мешкає в прісних водоймах, має панцир із довгими виростами, три з яких спрямовані назад і один — вперед (рис. 4, в). Один джгутик у них спрямований вперед і виступає у воду, другий — лежить у екваторіальному жолобку й рухається хвилеподібно. В цитоплазмі містяться хроматофори бурого кольору, які, крім хлорофілу, містять коричневий пігмент. Цераціум запасає крохмаль. Під час поділу стулки розходяться вздовж екваторіального жолобка й кожна дочірня клітина формує нову другу стулку. Інші види роду *Ceratium* мешкають в прісноводному та морському середовищах і часто є одним з головних компонентів мікропланктону.

У планктоні теплих морів поширена ночесвітка — *Noctiluca miliaris*. Її діаметр досягає 2 мм (рис. 4, з). Ночесвітка не має жолобків і целюлозного панцира. В неї є лише один дуже коротенький джгутик, а рухову функцію виконує довгий виріст цитоплазми поблизу джгутика. В цитоплазмі містяться великі, заповнені жиром, вакуолі, що зменшують питому масу тварини. Ночесвітка живиться гетеротрофно. В неї є клітинний рот і травні вакуолі. Здобич ночесвітки — найпростіші та одноклітинні водорості; запасною речовиною є жири. Під час механічного подразнення (хвилями тощо) має здатність світитися. В спеціальних органах складної будови внаслідок подразнення жироподібна речовина — люциферин — розкладається ферментом люциферазою з виділенням світлової енергії, що й викликає світіння.

Автотрофні панцирні джгутикові продукують значну частину первинної біомаси водойм і тому відіграють значну роль у біологічному кругообігу речовин. Багато панцирних є внутрішньоклітинними симбіонтами війчастих, радіолярій, гідр, коралових поліпів тощо. Відомо, що вони сприяють утворенню вапнякового скелета коралів.

**Ряд Вольвоксові (Volvocida) (ботан. — Порядок
Volvocales, клас Chlorophyceae,
відділу Зелені водорості — Chlorophyta**

Вольвоксові поширені у планктоні переважно прісних водойм, однак є і морські види. Вони мають два або чотири однакових джгутики та клітинну оболонку з целюлози, живляться автотрофно. Розмножуються нестатево шляхом монотомії або палінтомії та статеві (ізо- або анізогамія), цикл розвитку з зиготичною редукцією. Крім одноклітинних організмів (*Chlamidomonas*), до них належать види з тенденцією до розвитку багатоклітинності — від колоній роду *Gonium*, що складаються з розташованих в одній площині 16 клітин, до багатоклітинних видів роду *Volvox*, кількість клітин в одній колонії яких досягає 2 тис.

Колонія вольвокса має вигляд кулі, її клітини утворюють зовнішній шар; джгутики спрямовані назовні й забезпечують рух усієї колонії (рис. 5). У середині кулі є порожнина, що утворює внутрішнє середовище вольвокса. Колонія рухається одним кінцем уперед: клітини, що містяться поблизу переднього кінця, менші за розмірами, стигми їх краще розвинені. Це перша ознака клітинної ференціації *вегетативних* клітин колонії. Частина клітин спеціально призначена для розмноження — *генеративні*

клітини (статеві та нестатеві). Нестатеві клітини випадають у порожнину колонії й шляхом палінтомічного поділу утворюють дочірні колонії, які після загибелі материнської колонії живуть самостійно. Під час утворення колонія спочатку має форму пластинки, краї якої згодом збли-

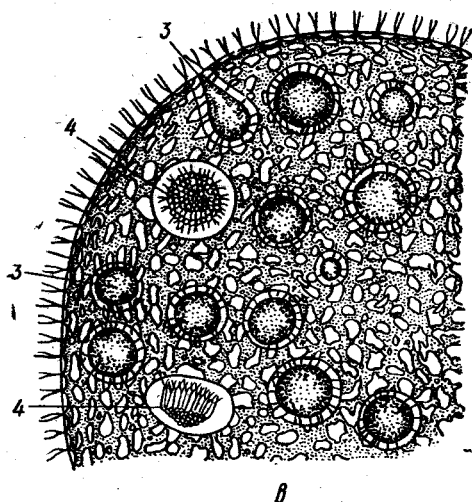
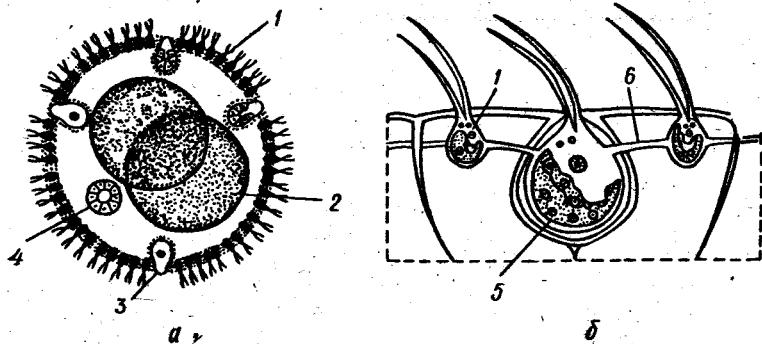


Рис. 5. Будова колонії вольвокса (а) та двох її ділянок при різних збільшеннях (б, в):

1 — вегетативні (соматичні) клітини; 2 — дочірні колонії; 3 — макрогамети; 4 — мікрогамети; 5 — нестатеві генеративна клітина; 6 — цитоплазматичний місток

жуються таким чином, що джгутики спрямовуються всередину порожнини колонії. Так утворюється куля з отвором (фіалопор). Під час переходу до самостійного існування така колонія вивертається назовні через фіалопор (екскурвація), і джгутикові кінці клітин стають зовнішніми (рис. 6).

Із статевих клітин розвиваються великі макрогамети та дрібні мікрогамети. Після копуляції зигота шляхом палінтомічного поділу розвивається в дорослу колонію.

У життєвому циклі вольвокса є одна особливість, що відрізняє його від інших найпростіших. Під час статевого розмноження тіло найпростіших повністю розпадається на гамети. Однак у вольвокса лише частина клітин (генеративні) утворює гамети, а колонія з вегетативних (соматичних) клітин продовжує існувати. Ця риса характерна для багатоклітинних: таким чином можуть відбуватися

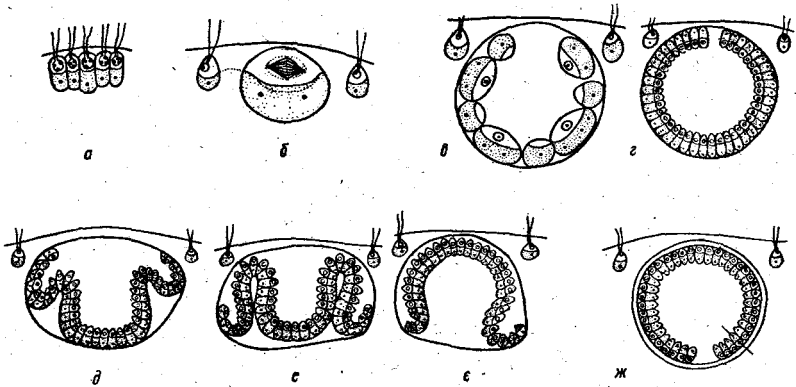


Рис. 6. Розвиток колонії *Volvox*:

а-г — етапи палітомічного поділу зиготи; д-ж — екскурвація

диференціація вегетативних клітин і ускладнення багатоклітинного тіла. Зазначена особливість дозволяє вважати вольвокс багатоклітинним організмом.

Вольвоксові мають важливе значення як продуценти органічних речовин у водоймах. Частина видів втратила здатність до фотосинтезу. Це — безбарвні гетеротрофи, що живляться шляхом піноцитозу. Їх наявність свідчить про сильне забруднення водойм органікою (наприклад, *Hyaliella*).

КЛАС ТВАРИННІ ДЖГУТИКОВІ (ZOOMASTIGOPHOREA)

Значна кількість видів тваринних джгутикових — мешканці прісних та солоних водойм, однак переважна більшість — паразити тварин і рослин. Представники цього класу не мають хлорофілу, є гетеротрофами, живляться шляхом піноцитозу та фагоцитозу. Представники різних рядів різняться кількістю джгутиків, формою тіла та іншими особливостями будови. Клас складається з восьми рядів, із яких ми розглянемо п'ять, що мають найбільше практичне та теоретичне значення: Комірцеві джгутикові, Кінетопластиди, Дипломонади, Трихомонади та Багатоджгутикові.

Ряд Комірцеві джгутикові (Choanoflagellida)

Це дуже дрібні поодинокі або колоніальні джгутикові, що мешкають у прісних і солоних водоймах. На передньому кінці клітини розташований джгутик. Його основа оточена комірцем, який складається з віночка дуже тоненьких, помітних лише під електронним мікроскопом мікро-

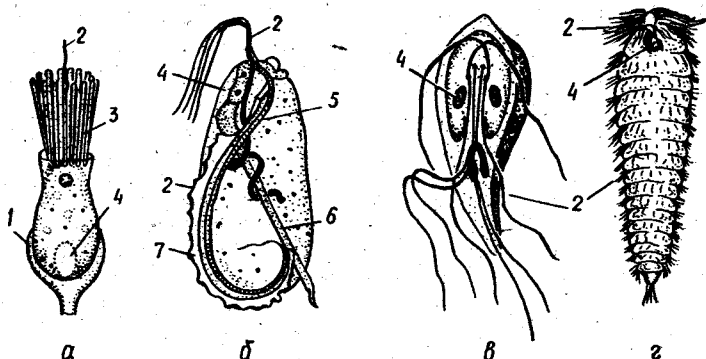


Рис. 7. Будова тваринних джгутикових — *Salpingoeca amphoideum* в будиночку (а), *Trichomonas termopsidis* (б), *Lamblia intestinalis* (в), *Teratonympha mirabilis* (г):

1 — будиночок; 2 — джгутик; 3 — мікрроворсинки; 4 — ядро; 5 — коста; 6 — аксостиль; 7 — ундулююча мембрана

ворсинок. Між ними проходить потік води, що виникає внаслідок руху джгутика; дрібні поживні частки відфільтровуються та фагоцитуються за допомогою псевдоподій. Серед комірцевих є плаваючі та прикріплені (заднім кінцем) види, деякі морські форми утворюють навколо клітини «будиночок» із з'єднаних кремнеземних голок.

Хоанофлагеліди мають велику морфологічну подібність до хоаноцитів губок, що свідчить про походження губок від цих найпростіших. Їх представниками є колоніальні організми *Sphaeroeca*, *Proterospongia* та поодинокі *Salpingoeca* (рис. 7).

Ряд Кінетопластиди (Kinetoplastida)

Більшість представників цього ряду — паразити, хоча є й вільноживучі види (наприклад, з роду *Bodo*, що мешкають у прісних водоймах). Характерною рисою ряду є наявність біля основи джгутика *кінетопласту*, який розташований поряд з базальним тільцем — кінетосоною (рис. 8). Це — скупчення ДНК у спеціалізованій частині велетенської єдиної мітохондрії.

У багатьох видів кінетопластид є *ундулююча мембрана* — тонка плазматична перетинка, що з'єднує джгутик із поверхнею клітини. Джгутик починається на задньому кінці клітини, проходить паралельно до її поверхні, його вільний кінець виступає за передній край тіла тварини. Ця мембрана полегшує пересування у в'язкому середовищі, наприклад крові хребетних. Розмножуються кінетопластиди поділом.

У багатьох паразитичних форм у життєвому циклі спостерігаються зміна видів хазяїв і пов'язана з цим зміна

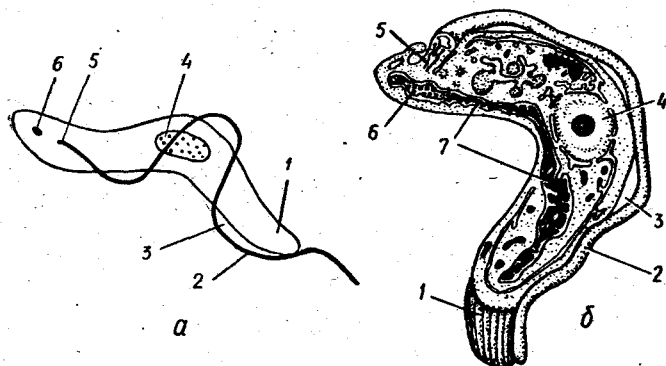


Рис. 8. Схема будови (а) та ультраструктура (б) *Trypanosoma brucei*:

1 — передній кінець; 2 — джгутик; 3 — ундулююча мембрана; 4 — ядро; 5 — кінетосома; 6 — кінетопласт; 7 — мітохондрія

морфологічних фаз, яка виникла у зв'язку з пристосуванням до особливостей внутрішнього середовища організму того чи іншого хазяїна. Вихідна форма — так звана *промастигінна*, характеризується тим, що джгутик розташований на передньому кінці клітини, а ундулюючої мембрани немає. Така форма може змінюватися в двох напрямках: 1) джгутик редукується, зберігаються лише базальне тіло та кінетопласт, а сама клітина вкорочується — *амастигінна* стадія; 2) рухова функція джгутика посилюється, він починається від середини клітини, з'являється ундулююча мембрана — *епімастигінна* стадія, а коли джгутик ще більше витягується, його основа розташована на задньому кінці тіла — *трипомастигінна* стадія (рис. 9, а).

Серед кінетопластид є багато збудників тяжких хвороб людини та тварин. Найбільше медичне та ветеринарне значення мають види родів *Trypanosoma* та *Leishmania*. В Екваторіальній Африці поширене важке захворювання лю-

дини — сонна хвороба. Її викликають два підвиди виду *Trypanosoma brucei* — *T. b. gambiense* (хронічна форма захворювання) та *T. b. rhodesiense* (гостра форма).

Збудник сонної хвороби мешкає в крові антилоп (резервуарний хазяїн), не спричиняючи їм помітної шкоди. В антилопах трипанозома перебуває в трипомастигінній стадії. Зараження антилоп і людини відбувається під час укусу кровосисної мухи цеце (рід *Glossina*), у якої в кишечнику, а потім у слинних залозах розмножується збудник (епімастигінна стадія). Муха може переносити збуд-

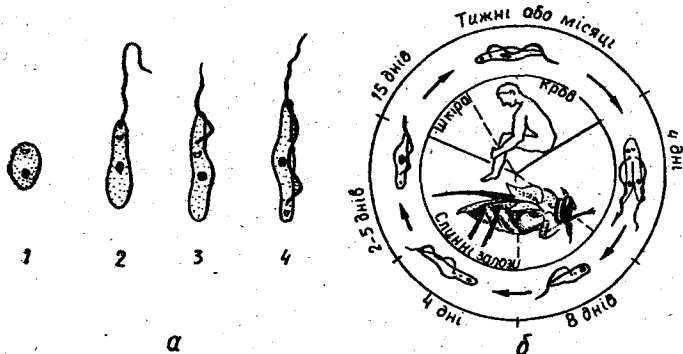


Рис. 9. Модифікаційні форми трипаносомових (а) та цикл розвитку *Trypanosoma brucei gambiense* (б):

1 — амастигінна форма; 2 — промастигінна; 3 — епімастигінна; 4 — трипомастигінна

ника і безпосередньо від однієї людини до іншої. Після укусу мухи з її слиною паразит потрапляє в кров людини, де знову переходить у трипомастигінну стадію (рис. 9, б). У людини трипанозоми паразитують у плазмі крові, лімфі, спинномозковій рідині, уражуючи центральну нервову систему. Захворювання супроводжується пропасницею, запаленням лімфатичних вузлів, слабкістю, психічними порушеннями, сонливістю; у разі відсутності лікування людина з гострою формою хвороби гине через шість-дев'ять місяців, з хронічною — через кілька років.

У ХІХ ст. сонна хвороба була страшним лихом. Проте нині створено ліки (наприклад, германін), які цілком виліковують людей.

Сонна хвороба — типовий приклад *трансмисивного* (такого, що передається за допомогою переносників) захворювання. Переносники — це членистоногі, що транспортують збудників захворювання від однієї хребтної тварини (чи людини) до іншої. Переносники бувають *специфічні*,

коли паразит проходить певну стадію розвитку та розмножується в тілі переносника (наприклад, цеце — специфічний переносник сонної хвороби), та механічні, коли збудник деякий час не втрачає життєздатності в тілі переносника, не розмножуючись, наприклад, гедзі — механічні переносники *T. brucei brucei*, що викликає нагану — хворобу великої рогатої худоби).

Сонна хвороба належить до захворювань, що мають природні вогнища. Одним із перших у 20—30-х роках

XX ст. природні вогнища чуми виявив український вчений Д. К. Заболотний. Основні положення вчення про природно-вогнищеві захворювання були сформульовані російським вченим Є. Н. Павловським. Природне вогнище трансмісивних хвороб — це явище, коли збудник, його переносник і тварина — резервуар збудника необмежено довгий час існують у природних умовах незалежно від людини.

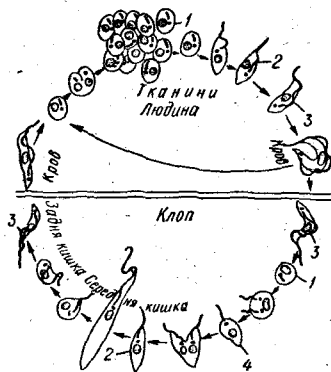


Рис. 10. Життєвий цикл *Trypanosoma cruzi*:
1 — амастигінна форма; 2 — епімастигінна; 3 — трипомастигінна; 4 — промастигінна

У тих випадках, коли збудник хвороби передається від однієї тварини до іншої не через переносника, а безпосередньо, наприклад під час поїдання тваринами одна одної, виникає

природне вогнище нетрансмісивної хвороби.

У Латинській Америці важке захворювання людини — хворобу Чагаса викликає інший вид — *T. cruzi* (рис. 10). Його переносять кровосисні клопи з родини *Reduviidae* (*Triatoma* та ін.), трипанозоми паразитують у задній кишці клопа. Клоп ссе кров із слизової оболонки очей, губів, носа. В цей час фекалії клопа потрапляють на слизову оболонку, і трипанозоми, що містяться в них, проникають через тріщинки в шкірі всередину тіла. Трипанозоми уражують клітини серця, судин, мускулатури, нервових тканин тощо, захворювання супроводжується пропасницею, збільшенням розмірів печінки та селезінки, порушенням психіки та серцевої діяльності, розладами кишкового тракту. Найважче захворювання протікає у дітей (смертність досягає 14 %). Резервуарними хазяями збудника цієї хвороби можуть бути різноманітні дикі тварини (гризуни, мавпи тощо), а в селищах — собаки та кішки.

Ряд видів трипанозом є збудниками захворювань свій-

ських тварин. Хворобу великої рогатої худоби — нагану — викликають *T. b. brucei* та ще два види трипанозом. Вона поширена в Африці, де її переносять різні види мухи цеце, та в тропічній Азії, де вона розповсюджується механічними переносниками — гедзями. Нагана супроводжується пропасницею, недокрів'ям й спричинює смерть. Крім великої рогатої худоби, на нагану хворіють верблюди, ко-

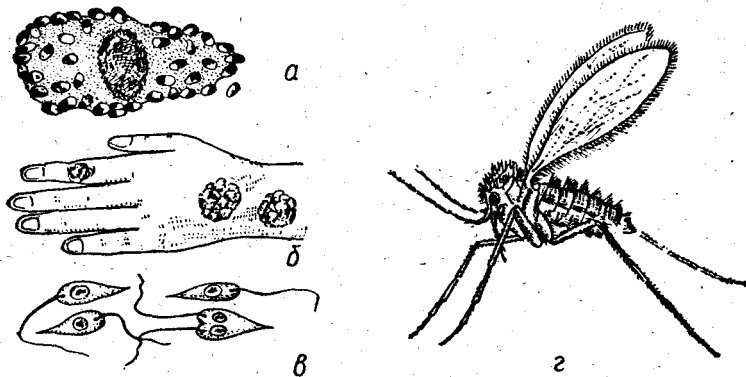


Рис. 11. Лейшманії:

а — *Leishmania tropica* в клітині з виразки; б — виразки на шкірі при паразитуванні *L. tropica*; в — *L. donovani* з культури; г — *Phlebotomus paratasi* — переносник збудників лейшманіозу

ні, віці тощо. Природні вогнища підтримуються за рахунок популяцій різноманітних диких копитних тварин.

У Північній Африці, Середземномор'ї, Середній Азії *T. evansi* викликає клінічно дуже близьку до нагани хворобу коней, ослів та верблюдів — су-ауру, що механічно переноситься гедзями.

Злучна, або парувальна, хвороба коней, що призводить до їх загибелі, поширена в різних частинах світу, викликається *T. equiperdum*. Хвороба передається без переносника, під час статевого акту.

Близькі родичі трипанозом — лейшманії (рід *Leishmania*) — внутрішньоклітинні паразити людини та інших хребетних, у яких збудник перебуває в амастигінній стадії. Переносники — кровосисні двокрилі з родини москітів (*Phlebotomidae*), в кишечнику та слинних залозах яких паразит перебуває на промастигінній стадії; зараження відбувається під час укусу. Лейшманії ніколи не утворюють ундулюючу мембрану (рис. 11).

L. tropica викликає шкірне захворювання, відоме під такими назвами: шкірний лейшманіоз, хвороба Боровського, східна, або пендинська, виразка. Воно поширене в За-

кавказзі та Середній Азії. Резервуарні хазяї *L. tropica* — різноманітні гризуни.

L. donovani спричинює хворобу вісцеральний лейшманіоз (кала-азар), поширену в Азії. Лейшманії уражують клітини внутрішніх органів — печінки, селезінки, лімфатичних вузлів, стінок кишечника. Захворювання супроводжується пропасницею, збільшенням уражених органів, анемією. Резервуарні хазяї — переважно собаки та шакали.

Представники роду *Leptomonas* паразитують на рослинах, де локалізуються в судинах, наповнених молочним соком, у міжклітинниках, вакуолях клітин, причому часто розмножуються в рослинних тканинах у величезних кількостях. Це найшкідливіші паразити кави (особливо в Південній Америці) — уражені дерева гинуть протягом 3—12 місяців. Переносниками є рослиноідні комахи з колючо-сисними ротовими органами, наприклад деякі клопи.

Ряд Дипломонадні (*Diplomonadida*)

Представники цього ряду ведуть переважно паразитичний спосіб життя. Це диенергідні організми, що мають, як правило, два ядра та вісім джгутиків, розташованих двома групами, що зв'язані з певним ядром. Кожна група джгутиків має жолобок на поверхні тіла. До дипломонадних належить паразит верхнього відділу тонкого кишечника людини — лямблія (*Lamblia intestinalis*). Вона має двобічну симетрію, на нижньому плоскому боці тіла міститься органела прикріплення — *присосок*. Часом лямблії розмножуються на стінках кишечника в таких кількостях, що блокують процеси всмоктування їжі. Живляться вони шляхом піноцитозу поживних речовин середньої кишки (див. рис. 7). Лямблії, потрапляючи в задню кишку, скидають джгутики і виділяють товсту оболонку, перетворюючись на цисту. В інцистованому стані паразит поширюється та заражає хазяїна. Дипломонадні паразитують також у гризунів, амфібій тощо.

Ряд Трихомонади (*Trichomonadida*)

Представниками цього ряду є паразити. На передньому кінці тіла вони мають чотири-шість джгутиків, з яких один спрямований назад та з'єднаний з тілом ундулюючою мембраною, під якою всередині клітини міститься особливий скоротливий паличкоподібний органоїд — *коста*; решта джгутиків вільно виступає за межі тіла. Є опорний утвір — *аксостиль*, що розташований вздовж тіла всередині клітини. Він складається зі смужок мікро-

трубочок, що починаються від кінетосом джгутиків. Мітохондрій у трихомонад немає (див. рис. 7). Трихомонади паразитують у різних органах, насамперед у порожнині кишечника хребтних. У людини трапляються *Trichomonas vaginalis* (паразит сечостатевої системи) та *T. hominis* (паразит кишечника). У статевих органах великої рогатої худоби паразитує *T. foetus*, який у разі надходження в матку може викликати безпліддя або аборт.

Ряд Багатоджгутикові (*Hypermastigida*)

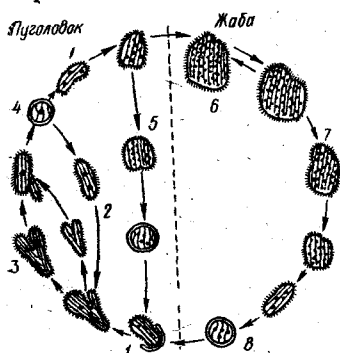
Представниками цього ряду є симбіонти кишечника комах, що перетравлюють клітковину (терміти, деякі види тарганів). Багатоджгутикові мають велику кількість джгутиків, які зібрані на передньому кінці тіла або вкривають поверхню всієї клітини; є один або кілька аксостилів; мітохондрій, як і в трихомонад, немає. Відомі моно- та поліенергійні види; у останніх усі ядра морфологічно однакові. Живляться багатоджгутикові переважно деревиною, заковтуючи її шматочки за допомогою псевдоподій, що утворюються лише на певних ділянках тіла. Взаємовідносини між термітами та багатоджгутиковими, що мешкають в їх кишечнику, є прикладом симбіозу: джгутиконосці цього ряду можуть існувати лише в кишечнику термітів, вміст якого є для них середовищем існування й джерелом їжі. Існування термітів також неможливе без джгутиконосців, їх кишечник не виділяє ферментів, що розщеплюють клітковину. Джгутиконосці мають цей фермент і здатні перетравлювати клітковину, споживаючи лише частину утворених при цьому поживних речовин. Решта засвоюється термітами. Личинки термітів поїдають послід дорослих, в якому є симбіонти. Терміти, штучно звільнені від багатоджгутикових, гинуть з голоду. Описано близько 200 видів гіпермастігін — симбіонтів термітів. Найпоширенішими серед них є *Teratonympha mirabilis* та *Calonympha grossi* (див. рис. 5, е).

Підтип Опалінові (*Opalinata*)

До підтипу належить один клас *Opalinatea* з єдиним рядом *Opalinida*. Ці найпростіші мешкають у задній кишці амфібій, переважно безхвостих. До них належать досить великі, багатоядерні (рідко двоядерні) поодинокі організми, все тіло яких густо вкрите рядами коротеньких джгутиків. Раніше їх вважали інфузоріями на основі подіб-

ності їх джгутикового апарата до війок і багатоядерності. Проте ядра опалінових морфологічно однотипні, тоді як для інфузорій характерний ядерний дуалізм. Крім того, між цими групами є відміни в будові цитоскелета. Для опалін характерний статевий процес, що полягає у злитті двох гамет (копуляція), а інфузорії обмінюються частинами ядерного апарата й гамет не утворюють (кон'югація).

Життєвий цикл найпоширенішого паразита жаб — *Opalina gaganum* досить складний і узгоджений з життєвим циклом хазяїв (рис. 12). У



дорослих жабах мешкають багатоядерні особини (трофічні форми), що розмножуються поділом уздовж ліній джгутиків по діагоналі клітини. Під час розмно-

Рис. 12. Цикл розвитку *Opalina gaganum*:

1 — молода особина; 2 — гамета; 3 — гамети; 4 — зигота; 5 — дрібна трофічна форма; 6 — велика трофічна форма; 7 — нестатевий поділ; 8 — циста

ження жаб, коли вони оселяються у водоймах, опаліни швидко розмножуються шляхом поздовжніх і поперечних поділів, що чергуються. В результаті утворюються дрібні організми з незначною кількістю ядер і джгутиків. Вважається, що таке розмноження регулюється статевими гормонами хазяїв.

Дрібні клітини вкриваються оболонкою та перетворюються на цисти, які потрапляють у воду й згодом проковтуються пуголовками. В кишечнику пуголовків оболонка цисти розсмоктується й шляхом мейотичного поділу опаліни розпадаються на тоненькі дрібні мікрогамети та великі овалні макрогамети, які попарно зливаються, утворюючи зиготу. Вона виходить у зовнішнє середовище й знову інвазує пуголовків. У кишечнику пуголовків може повторно відбутися статевий процес, початися формування багатоядерних трофічних форм або нестатевих цист. Очевидно, що така мінливість життєвого циклу призводить до ефективного зараження пуголовків. Дійсно, майже всі особини жаб, відловлених у природі, мають опалін.

Підтип Саркодові (Sarcodina)

Саркодові мешкають переважно в планктоні або бентосі морів, багато представників цього підтипу поширені також у прісних водоймах і ґрунтах, є невелика кількість паразитів. Описано понад 10 тис. видів.

У життєвому циклі саркодових переважає амебоїдна форма, що здатна утворювати псевдоподії. Кількість, форма та тонка будова псевдоподій різні у представників різних таксонів. Широкі лопатеві псевдоподії називаються *лобоподіями*, ниткоподібні, розгалужені псевдоподії, що мають здатність переплітатися (анастомозувати), — *філоподіями*, прямі, нерозгалужені, з опорними рядами мікротрубочок всередині — *аксоподіями*. Підтип складається з надкласів *Корененіжки* та *Промененіжки*.

НАДКЛАС КОРЕНЕНІЖКИ (RHIZOPODA)

У корененіжок органелами руху й захоплення їжі є лобоподії та філоподії. Надклас Rhizopoda об'єднує сім класів, деякі з них (*Асагромухеа*) ще дуже погано вивчені й у підручнику не розглядаються.

КЛАС СПРАВЖНІ АМЕБИ (LOBOSEA)

Справжні амеби переважно прісноводні бентосні організми, інколи паразитичні, з лобоподіями, найчастіше однопідрядні, голі чи вкриті черепашкою. Клас Справжні амеби об'єднує підкласи *Голі* та *Черепашкові амеби*.

Підклас Голі амеби (Gymnamoebia)

Єдиною структурою, що відокремлює тіло голих амеб від зовнішнього середовища, є клітинна мембрана — *плазмалема*; черепашки у них немає. У цитоплазмі чітко виділяються два шари: зовнішній — *ектоплазма* та внутрішній — *ендоплазма* (рис. 13). Ці шари мають здатність взаємно перетворюватися один на одного. Так, під час утворення лобоподій тіло амеби неначе переливається в них, при цьому в місці утворення лобоподії, куди прямує рідка ектоплазма, її периферична частина ущільнюється і перетворюється на ектоплазму. Одночасно на протилежному кінці тіла відбувається зворотний процес — розрідження ектоплазми й часткове перетворення її в ектоплазму. Псевдоподії утворюються в будь-якому місці тіла. Вони служать не тільки для руху, а й для захоплення їжі: якщо

лобоподія наштовхується на будь-яку органічну частку (інші найпростіші, водорості, бактерії тощо), вона обволікає її з усіх боків і включає в цитоплазму разом з невеликою кількістю рідини (тобто відбувається процес фагоцитозу). Таким чином утворюються травні вакуолі, до яких лізосоми транспортують ферменти. Вакуоля з неперетравленими рештками їжі переміщується до плазмалеми та зливається з нею, виводячи рештки назовні. Крім фагоцитозу, амеби здатні й до піноцитозу.

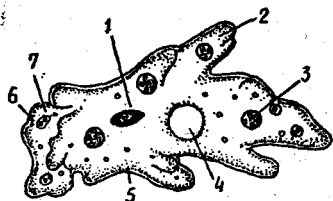


Рис. 13. Схема будови Амеба proteus:

1 — ядро; 2 — псевдоподія; 3 — травна вакуоля; 4 — скоротлива вакуоля; 5 — плазмалема; 6 — ектоплазма; 7 — ендоплазма

У ендоплазмі амеб є, як правило, скоротлива вакуоля, що підтримує осмотичний тиск всередині клітини, виводячи разом із водою продукти обміну речовин, а також бере участь у процесі дихання — кисень надходить у клітину разом із свіжою водою, а через скоротливу вакуолю викидається вода, бідна на кисень.

Ядро у голих амеб, як правило, одне, інколи трапляються двоядерні форми (Pelomyxa).

Єдиною відомою формою розмноження амеб є поділ навпіл, процес починається з мітотичного поділу ядра, потім на тілі амеби з'являється перетяжка, що поділяє його

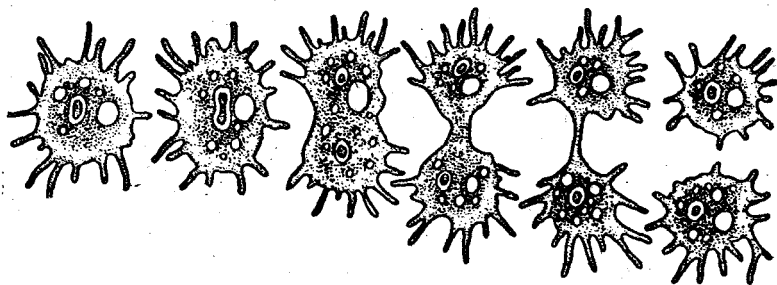


Рис. 14. Нестатеве розмноження амеби

на дві рівні частини, в кожну з них відходить одне ядро (рис. 14).

За несприятливих умов амеби, як і інші найпростіші, утворюють цисти. В процесі інцистування псевдоподії втягуються, тіло вкривається товстою оболонкою. В стані цисти амеби здатні пережити висихання, замерзання та вплив холоду чи вітру. Потрапивши в сприятливі

умови, амеба звільняється від оболонки та переходить до активного способу життя.

У прісних водоймах і ґрунті мешкають кілька десятків видів амеб, наприклад амеба протей (*Amoeba proteus*). Види різняться розмірами, формою, кількістю псевдоподій тощо. Амеби беруть участь у ланцюгах живлення, ґрунтоутворенні, деструкції органічних решток. Перетравлюючи бактерії, вони повертають у навколишнє середовище

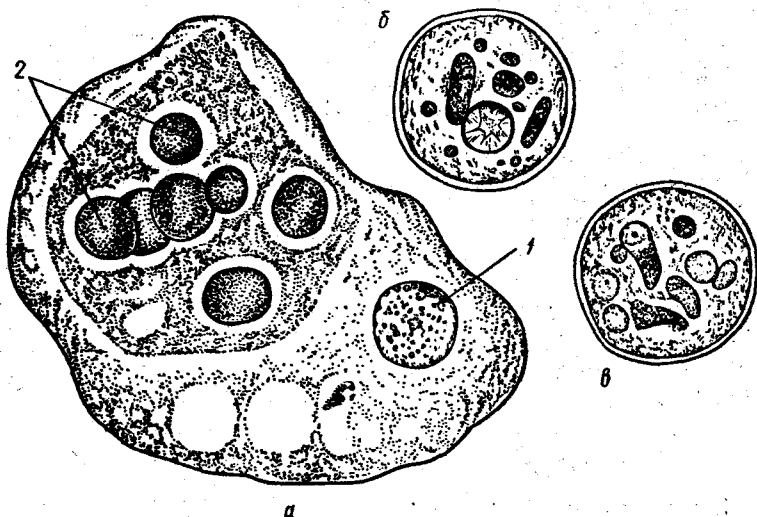


Рис. 15. Вегетативна особина (а) та одно- й чотириядерні цисти *Entamoeba histolytica* (б, в):

1 — ядро; 2 — еритроцити

деякі речовини, нестача яких призвела б до затримки росту самих бактерій-деструкторів.

Найбільш відомим паразитом є дизентерійна амеба *Entamoeba histolytica*, що викликає в людини особливу форму кривавого проносу (коліту) — амєбіазу (рис. 15). Вона мешкає переважно в просвіті кишечника та живиться його бактеріальною флорою, не спричинюючи будь-якого захворювання. Проте інколи вона проникає в стінки кишок, руйнує їх епітелій та живиться еритроцитами, викликаючи виразки. В навколишнє середовище з фекаліями людини потрапляють цисти дизентерійної амеби, які зберігають життєздатність у воді або ґрунті протягом двох-трьох місяців. Цисти *E. histolytica* — чотириядерні. Інвазія людини відбувається під час заковтування цист із си-

рою водою та немитими овочами. Небезпечними є не лише хворі, а й носії амеби, в яких вона не викликає хвороби.

Деякі види амеб пристосовані до життя у вологому ґрунті (рис. 16). У разі зменшення вологості вони легко переходять у джгутикову форму, що прискорює пошук вологих місць. Внаслідок висихання ґрунту ці види інцистуються. Серед них є такі, що можуть переходити до паразитизму. Так, виявлено, що деякі непаразитичні амеби, які мешкають у забруднених прісних водоймах тропічного та помірнього поясів, з родів *Neegleria* та *Acanthamoeba*, можуть потрапляти в носову порожнину людини під час купання. Згодом вони проникають до мозку, де розмножуються, що спричинює вапальні процеси та смерть людини.

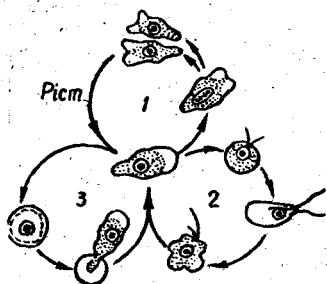


Рис. 16. Життєвий цикл *Naegleria gruberi*:

1 — амебодібна форма; 2 — перетворення на джгутикову форму; 3 — інцистування

Форма паразитизму, до якої переходять вільноживучі види, називається *факультативним паразитизмом*. Нездатні до вільного життя види є *облігатними паразитами*.

Підклас Черепашкові амеби (*Testacealobosia*)

Черепашкові амеби переважно є мешканцями прісних водойм, особливо багато їх в мілких, багатих на органічні речовини (еутрофних) водоймах. Чимало видів знайдено у сфагнових болотах, дещо менше — в ґрунті, де вони живуть у тоньких водяних плівках, що вкривають окремі часточки ґрунту. Деякі види витримують осолонення води й трапляються в лиманах. Описано понад тисячу видів черепашкових амеб, з них в Україні знайдено понад 200.

Представники підкласу на відміну від голих амеб, що подібні до них за будовою, вкриті *черепашкою* або шаром лусочок, які розташовані ззовні плазмалеми. Черепашка утворюється з хітиноподібного полісахариду, що виділяється ектоплазмою. Інколи вона інкрустується частками піску, які амеба захоплює псевдоподіями, а потім відкладає на поверхні тіла (*Diffugia*). Черепашка відрізняється від клітинної оболонки тим, що не прилягає щільно до плазмалеми (між ними є проміжок). Черепашка — це будиночок, всередині якого знаходиться голе, вкрите лише плазмалемою тіло амеби. Черепашка має отвір (вустя),

через який назовні видаються псевдоподії, які виконують ті ж функції, що й у голих аміб.

Черепашки можуть бути різноманітної форми: кулясті, плескати, грушоподібні тощо (рис. 17). У звичайної прісноводної арцели (*Arcella vulgaris*) світло-коричнева черепашка має форму блюдця, знизу є отвір — вустя, через

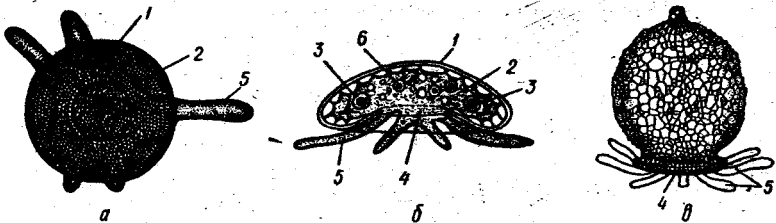


Рис. 17. Черепашкові амєби — *Arcella vulgaris*, вигляд знизу (а) та збоку (б), *Diffugia* (в):

1 — черепашка; 2 — цитоплазма; 3 — ядро; 4 — вустя; 5 — псевдоподія; 6 — гравна вакуоля

яке виходять лобоподії. За допомогою лобоподій арцела прикріплюється до субстрату, а потім підтягує тіло внаслідок їх скорочення. Арцела має два ядра, але є й одноядерні види.

Розмноження черепашкових амєб, як і голих, відбувається шляхом поділу. При цьому черепашка не ділиться, а залишається однієї із дочірніх особин, а друга будує нову черепашку. Цей процес відбувається так: спочатку з вустя виступає приблизно половина цитоплазми й навколо неї утворюється нова черепашка. Одночасно ядро ділиться й одне з ядер переходить у дочірню особину, а цитоплазма перешнуровується. Через деякий час особини, зв'язані цитоплазматичним містком, розходяться.

Разом з голими амєбами черепашкові беруть участь у ґрунтоутворенні.

КЛАС АХРАЗІЄВІ (ACRASEA)

Раніше представників цього класу вважали, разом із класами Справжніх і Плазмодієфорових слизовиків, особливим відділом рослин — Слизовиками (*Mucomycota*). Проте відсутність у цих трьох класів будь-якої клітинної оболонки, здатність до амебоїдного руху та фагоцитозу незаперечно свідчать про їх належність до типу саркомастигофор.

Представники цього класу (близько 30 видів) мешкають на рослинних залишках, що гниють, і гної. Вони ма-

ють вигляд одноядерних амєб, що пересуваються за допомогою псевдоподій, живляться органічними рештками шляхом фагоцитозу, розмножуються поділом.

Коли запаси їжі вичерпані, амєби збираються до купи, однак клітини між собою не зливаються, і утворюється

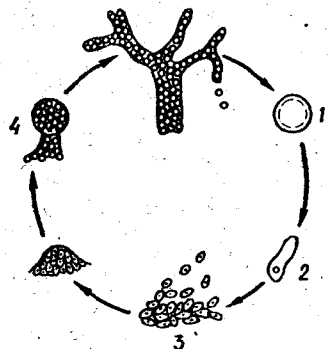


Рис. 18. Життєвий цикл *Acrasia rosea*:

1 — спора; 2 — амебоїдна стадія;
3 — псевдоплазмодій; 4 — плодове тіло

багатоклітинний псевдоплазмодій. У деяких акразієвих він активно пересувається за допомогою виростів, що нагадують псевдоподії, але складаються з багатьох клітин (стадія міграції). Через певний час частина амєб утворює ніжку, друга виповзає по ній до її кінця і формує спорові голівки різної форми. У деяких видів ніжка мутувчасто галузиться, і кожна гілочка закінчується споровою голівкою. Всередині неї частина амєб вкривається оболонками та утворює так звані спори, що насправді є цистами (розселювальна стадія).

Спори після дозрівання висипаються з кульки, що розтріскується. За сприятливих умов із них виходять амєби (рис. 18). Швидко розмножуючись на органіці, що гние, акразієві сприяють її мінералізації.

КЛАС СПРАВЖНІ СЛИЗОВИКИ (EUMYCETIZOEA)

До цього класу належить понад 400 видів, що мешкають у багатому гумусом ґрунті, підстилці, гної, гниючій деревині. Це сапробіонтні форми, що живляться переважно органічними рештками, але можуть захоплювати й живі організми (бактерії, інші найпростіші, гіфи та спори грибів тощо). На певних етапах життєвого циклу їх тіло має вигляд багатоядерного плазмодію або скупчення одноядерних амебоїдних клітин — псевдоплазмодію. Спори утворюються в різноманітних за будовою плодових тілах. Клас складається з трьох підкласів.

До підкласу *Протостелієві* (Protostelia) належить близько 20 видів. Вегетативні тіла мають вигляд окремих амєб або плазмодіїв, плодове тіло складається з порожнистої ніжки з голівкою (спорангієм), у якій утворюється одна або кілька спор. За сприятливих умов зі спор виходять дводжгутикові зооспори, що перетворюються на амєб,

або безпосередньо амеби, які у воді можуть формувати джгутики (*міксамеби*). Влітку на прилому листі можна знайти плазмодій *Seratiomyxa fruticulosa* білого, жовтого або рожевого кольорів, що досягає розміру кількох сантиметрів. Він повільно пересувається, утворюючи коротку, широку лобоподію в напрямку руху. Поверхня плазмодію вкрита комірками й нагадує бджолині соти, на стінках комірок на тоненьких ніжках розташовані односпорові кулясті спорангії.

Представники підкласу Диктіостелієві (*Dictyostelia*) через наявність псевдоплазмодію нагадують акразієвих і однак відрізняються від них порожнистою ніжкою спорангію. Із спор виходять амеби (рис. 19). *Dictyostelium discoideum* легко культивується та використовується для цитологічних і морфологічних дослідів.

До підкласу власне *Слизовики* (*Myxogastria*) належить більшість видів класу. Вегетативне тіло в них має вигляд плазмодію: його розміри у різних видів коливаються від 0,1 до 20 см і навіть більше. Плазмодій захоплює тверді та рідкі органічні рештки, дрібні організми тощо, переміщуючись у напрямку джерела їжі або течії води (позитивний трофо- або гідротаксис), але ховається від світла. Під час спороутворення плазмодій змінює негативний фототаксис на позитивний, вилазить на яскраво освітлену поверхню, де й утворюються різноманітні плодові тіла зі спорами. Плазмодій диплоїдний, під час спороутворення відбувається редукційний поділ. Із спор за сприятливих умов виходять дводжгутикові зооспори або *міксамеби*, які насправді є гаметами, бо відразу ж копулюють, утворюючи диплоїдну *міксамебу*, з якої виростає новий плазмодій. Таким чином, у життєвому циклі слизовиків спостерігається гаметична редукція.

За несприятливих умов плазмодій припиняє рухатися, потовщується та твердішає, утворюючи *склероцій*, який зберігається, не втрачаючи життєздатності, протягом десятків років. Зооспори та *міксамеби* також здатні до інцистування.

Представниками підкласу є, зокрема, *Lycogala epidendrum*, що утворює на пеньках коралово-червоний плазмодій розміром до кількох сантиметрів, і *Physarum polycephalum*, яка має яскраво-жовтий плазмодій, мешкає на нижньому боці шапки грибів і живиться спорами та гіфами. Спорангії у вигляді кульок на ніжках утворюють сплетіння, зовні схожі на гриб зморшку. *Fuligo septica* живе на деревині, що гние, і має плазмодій, довжина якого досягає кількох десятків сантиметрів. Він цілком вкриває-

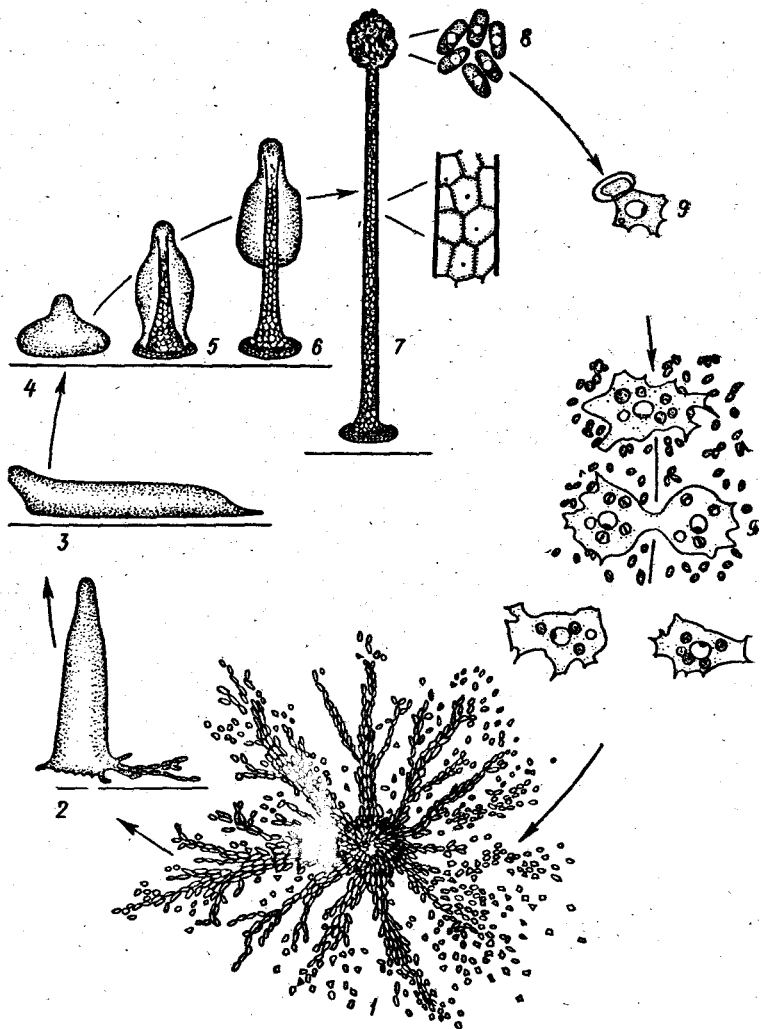


Рис. 19. Цикл розвитку *Dictyostelium discoideum*:

1 — псевдоплазмодій; 2-6 — утворення спорангій; 7 — спорангій; 8 — спори; 9 — амеби

ться оболонкою, всередині якої формуються плодові тіла зі спорами різноманітного забарвлення — від білого до коричнево-червоного. Справжні слизивики відіграють помітну роль у процесах деструкції органічних залишків, зокрема деревини.

КЛАС ПЛАЗМОДИЕФОРОВІ (PLASMODIOPHOREA)

Представники цього класу паразитують усередині клітин рослин і грибів.

Вегетативне тіло плазмодієфорових — багатоядерний плазмодій, який розпадається з часом на дводжгутикові зооспори, або міксамеби. Найвідоміший представник цього класу — збудник кіли капусти та інших хрестоцвітих *Plasmodiophora brassicae*. Вона здатна уражувати близько 200 видів культурних і дикорослих рослин, які, ймовірно, є місцем резервації паразита. Уражується коріння, розміри його клітин збільшуються внаслідок виділення паразитом спеціальних стимулюючих речовин, виникають пухлини, що спочатку заповнюються міксамебами та плазмодіями, а потім дрібними округлими спорами. Якщо уражується розсада капусти, качан взагалі не утворюється, а якщо доросла рослина, він недорозвивається.

Уражене коріння гние та гине, в ґрунт потрапляє багато спор, які поширюються водою, ґрунтовими тваринами та під час сільськогосподарських робіт. Спори, вкриті товстою оболонкою, зберігаються в ґрунті роками. За сприятливих умов із спор виходять зооспори (або міксамеби), здатні утворювати псевдоподії, які проникають в рослину через кореневі волоски. Всередині волосків зооспори зливаються, однак ядра не з'єднуються й залишаються гаплоїдними, кількість ядер може зростати за рахунок мітотичних поділів. Такий багатоядерний плазмодій через деякий час розпадається на одноклітинні гамети, що морфологічно не відрізняються від зооспор. Гамети виходять у ґрунт і копулюють попарно, проте ядра не зливаються (*псевдозигота*). Двоклітинна клітина проникає в корінь капусти, де втрачає джгутики і росте, утворюючи багатоядерний плазмодій. Численні гаплоїдні ядра зливаються попарно (справжній статевий процес), формуючи диплоїдні ядра, які одразу мейотично діляться, після чого плазмодій розпадається на вкриті оболонкою одноклітинні гаплоїдні спори. Таким чином, життєвий цикл плазмодієфорових відбувається із зиготичною редукцією (рис. 20).

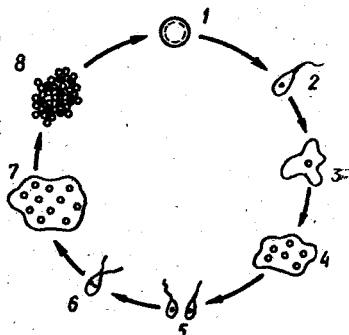


Рис. 20. Життєвий цикл *Plasmodiophora brassicae*:
1 — спора; 2 — зооспора (міксамеба); 3 — амебоїдна стадія;
4 — плазмодій; 5 — гамета; 6 — псевдозигота; 7 — плазмодій;
8 — спороутворення

Картоплі шкодить *Spongospora solani*, яка викликає паршу цієї культури — на бульбах (рідше на корінні) з'являються виразки, в яких міститься порохнява маса з клубочків щільно з'єднаних спор.

КЛАС ФІЛОЗЕІ (FILOSEA)

Ці прісноводні саркодові, які схожі на амеб, але мають ниткоподібні псевдоподії, що можуть розгалужуватися. Серед них є голі та черепашкові форми, наприклад

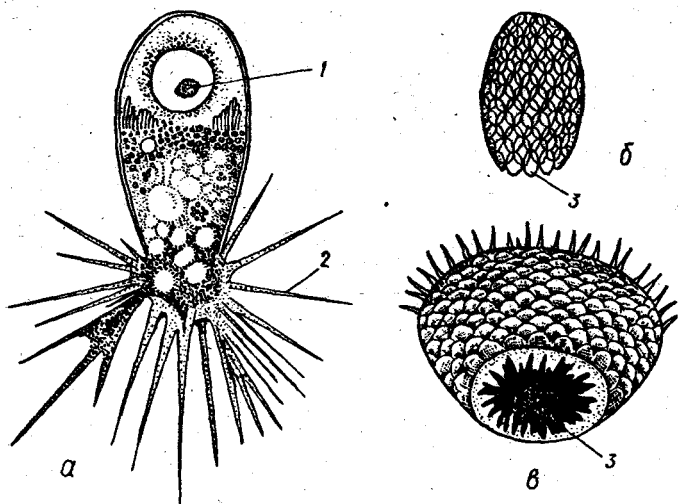


Рис. 21. *Euglypha* — загальний вигляд (а) та черепашка (б, в):

1 — ядро; 2 — псевдоподії; 3 — вустя

поширена в торф'яних болотах евгліфа (*Euglypha*), яка має вкритий прозорими лусочками овальний будиночок (рис. 21).

КЛАС ЗЕРНЯСТОСІТЧАСТІ (GRANULORETICULOSEA)

Зернястосітчасті є переважно морськими бентосними організмами, але відомі також викопні планктонні форми. Описано близько 4 тис. сучасних і кілька тисяч їх викопних видів. У Чорному морі через низьку солоність мешкає лише 26 видів, із них п'ять — ендеміки, тобто тварини, поширені лише в певному географічному районі. У Азовському морі знайдено лише один вид.

До цього класу належать саркодові, що мають філоподії, які звичайно з'єднуються між собою (аностомозують) і утворюють суцільну сітку. Клас складається з трьох рядів, із яких найбільший за кількістю видів — *Форамініфери* (Foraminiferida). Їх тіло вкрите одно- або багатокамерною черепашкою, що виділяється цитоплазмою. У небагатьох видів вона залишається органічною. Деякі з цих видів захоплюють псевдоподіями сторонні частки (піщинки тощо), а потім виділяють їх на поверхню, де вони злипаються з органічною основою, і черепашка стає ін-

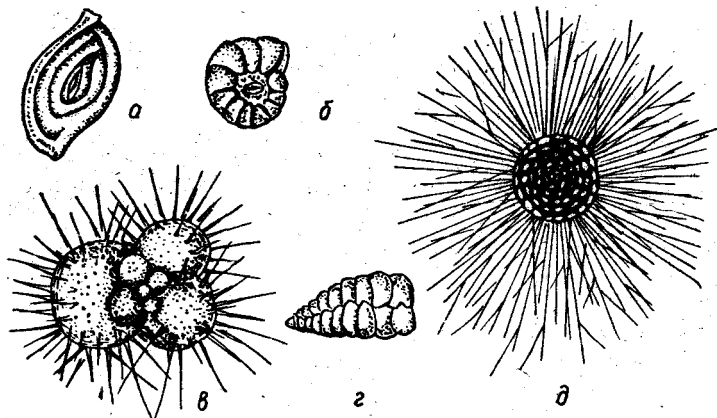


Рис. 22. Форамініфери:

a — *Spiroloculina depressa*; *б* — *Nonion umbilicatus*; *в* — *Globigerina* sp.; *г* — *Textularia sagittata*; *д* — *Orbitolites complanatus*

крустованою. Більшість видів можуть концентрувати в своєму тілі вуглекислий кальцій, що міститься в невеликій кількості у морській воді, та включати його в органічну основу черепашки.

Розміри черепашок форамініфер коливаються від 20 мкм до 5—6 см. Черепашка більшості з них пронизана дрібними *порами* (звідси назва ряду, від латинського *foramen* — отвір), крім того, вона має ще й великий отвір — *вуста* (рис. 22).

Органічна черепашка однокамерних форамініфер містить єдину порожнину всередині. Форма їх різноманітна: куляста, пляшкоподібна, зірчаста або спірально закручена. У більшості форамініфер черепашка багатокамерна вапнякова: вона складається з кількох десятків або навіть сотень камер. Камери розташовані в один, іноді — в два ряди, часто спірально. Всередині камери відокремле-

ні одна від одної перетинками, в яких є отвори, тому тіло форамініфери міститься в усіх камерах. Черепашка захищає тіло форамініфери, опорно-рухової функції вона не виконує.

Розташоване всередині черепашки одноклітинне тіло форамініфери має одне або багато ядер залежно від фази життєвого циклу. У багатьох видів ядра виконують різні функції — одні беруть участь у синтезі білків (*вегетативні ядра*), інші призначені лише для передачі спадкової інформації й не здатні до синтезу і-РНК (*генеративні ядра*). Таке явище має назву ядерний дуалізм.

Через вустя та пори назовні виходять філоподії, що утворюють ловильну сітку, за розмірами набагато більшу, ніж сама

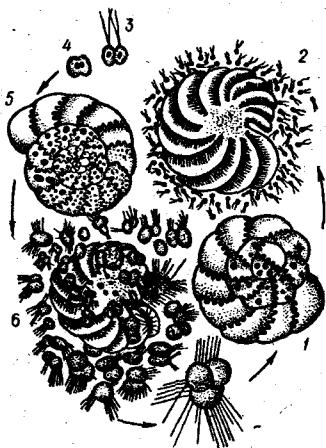


Рис. 23. Життєвий цикл форамініфери *Elphidium crispum*:

1 — гамонт (макросферична форма); 2 — вихід гамети; 3 — копуляція гамети; 4 — зигота; 5 — агамонт (мікросферична форма); 6 — вихід агамети; 7 — молодий гамонт

черепашка. До неї прилипають бактерії, одноклітинні водорості, органічні частки. Цитоплазма філоподій безперервно рухається: вздовж неї з одного боку цитоплазма тече до черепашки, з іншого — від неї. Таким чином, поживна частка, як на транспортері, рухається до черепашки й через вустя потрапляє всередину тіла, де утворюються травні вакуолі. Для перетравлення більших часток травні вакуолі формуються на місцях анастомозів.

У життєвому циклі форамініфер чергуються два покоління, що різняться способами розмноження та формою черепашки (рис. 23).

Статеве покоління (*гамонт*) — це одноподібні гаплоїдні особини, які мають макросферичну черепашку з досить великою першою (*зародковою*) камерою. Ядро її ділиться шляхом багаторазових мітозів, у результаті чого утворюються тисячі дводжгутикових гаплоїдних клітин. Вони виходять через вустя черепашки назовні й плавають у воді. Це статеві клітини — *гамети*. Вони зливаються попарно, утворюючи диплоїдну зиготу. Зигота дає початок новому поколінню. Навколо неї виділяється черепашка — перша (*зародкова*) камера. Згодом через її вустя виступає назов-

ні частина цитоплазми, яка виділяє черепашку, що приєднується до попередньої. Пізніше до цієї камери добудовуються в такий же спосіб третя й наступні, доки черепашка не досягне характерних для даного виду розмірів.

Всередині черепашки ядро зиготи ділиться мітотично, утворюючи багато (сотні) диплоїдних ядер. Серед них є вегетативні, які керують обміном речовин, і генеративні, що беруть участь у розмноженні. Таким чином утворюються дорослі багатоядерні особини покоління з маленькою (мікросферичною) зародковою камерою. Це — нестатеве покоління (агамонт). У дорослому агамонті відбувається редуційний поділ генеративних ядер (мейоз), в результаті чого утворюється багато гаплоїдних ядер. Навколо кожного з них відокремлюється ділянка цитоплазми, і все тіло агамонта розпадається на велику кількість дрібних одноядерних гаплоїдних клітин, що називаються *агаметами*. Таке розмноження є нестатевим, тому що утворені агамети не зливаються, й кожна з них оточується черепашкою (зародкова камера), до якої добудовуються наступні камери й утворюється доросле макросферичне гаплоїдне покоління, що утворює гамети.

Таким чином, черепашки гамонтів і агамонтів різняться морфологічно: зародкова камера гамонта відносно велика (макросферична черепашка), агамонта — маленька (мікросферична черепашка). Це пов'язано з тим, що розмір зиготи, яка утворює зародкову камеру агамонта, набагато менший за розмір агамети, з якої формується зародкова камера гамонта.

Отже, життєвий цикл форамініфер — *метакенез* — має характер чергування статевого (гаплоїдний гамонт) і нестатевого (диплоїдний агамонт) поколінь. Ядерний цикл відноситься до типу циклів з проміжною редуцією (див. рис. 2, в).

Типовими бентосними представниками форамініфер є роди *Polystomella*, *Peneloplis*; деякі (рід *Globigerina*) ведуть планктонний спосіб життя.

Черепашки загиблих форамініфер залишаються на дні й беруть участь в утворенні шарів вапняку та крейди, що за десятки мільйонів років досягли товщини сотні метрів. У результаті гороутворення ці відклади можуть опинитися на суходолі. Піренеї, Альпи, Атлас, Гімалаї значною мірою складаються з форамініферних вапняків, що здавна використовувалися як будівельний матеріал. Британські острови були названі римлянами Альбїон (*albus* — білий) за кольором прибережних крейдових і вапнякових скель. Поклади нафти залягають разом з вапняками, вік яких

геологи визначають, аналізуючи видовий склад черепашок форамініфер, що є специфічним для того чи іншого періоду історії Землі.

КЛАС ХСЕНОФІОФОРЕІ (ХЕНОРНОРОРЕА)

Це глибоководні морські організми, що досягають велетенських для найпростіших розмірів — до 0,5 м. Вони утворюють неправильної форми трубки, що переплітаються. Трубки мають органічну основу, в яку включаються сторонні частки, переважно піщинки. В середині трубок міститься багатоядерний плазмодій, який може розпадатися на окремі одноядерні клітини.

НАДКЛАС ПРОМЕНЕНІЖКИ (АСТІНОРОДА)

Більшість промененіжок — мешканці морів, переважно планктонні форми; є також прісноводні та паразитичні види. Характерною рисою актинопод є наявність нерозгалужених пружних псевдоподій — *аксоподій*, що мають в середині опорну структуру — *аксонему*, яка складається з пучків мікротрубочок. Аксоподії розташовані радіально й сприяють переміщенню планктонних організмів у товщі води. Крім того, вони використовуються для вловлювання здобичі. Більшість видів має мінеральний скелет, що виконує не лише захисну, а й опорно-рухову функцію.

До промененіжок належать чотири класи. Три з них, незважаючи на істотні відмінності в ультраструктурі тіла та скелета й циклах розвитку, об'єднуються під спільною назвою «радіолярії», або променяки (класи *Acantharea*, *Polycystinea*, *Phaeodarea*). Четвертий клас *Сонцевіки* (*Heliozoa*) має свої особливості організації й розглядатиметься окремо.

Радіолярії — морські теплолюбні планктонні тварини розміром від 40—50 мкм до 1 мм; іноді трапляються крупніші види. Відомо близько 8 тис. видів радіолярій. У опріснених морях України радіолярії не трапляються.

Найхарактерніша особливість радіолярій — наявність внутрішньоклітинної оболонки з органічної речовини — *центральної капсули*, що оточує внутрішню частину багатої на органели цитоплазми з одним або кількома ядрами та відокремлює її від позакапсулярної цитоплазми. Ця капсула має один великий та багато маленьких отворів, через які сполучаються ці два шари ендоплазми. Позакапсулярна цитоплазма має пінисту структуру, містить слиз і краплі жиру, що зменшує питому масу цих тварин

(рис. 24). У деяких видів, що трапляються на невеликих глибинах, у центральній капсулі мешкають симбіотичні рослинні джгутикові (зоохлорели та зооксанти).

У одноядерних форм хромосомні комплекти багаторазово подвоюються, за рахунок чого плоідність становить 1000 п.

Крім аксоподій, радіолярії мають також філоподії, які, переплітаючись, утворюють ловильну сітку. Прилипла до

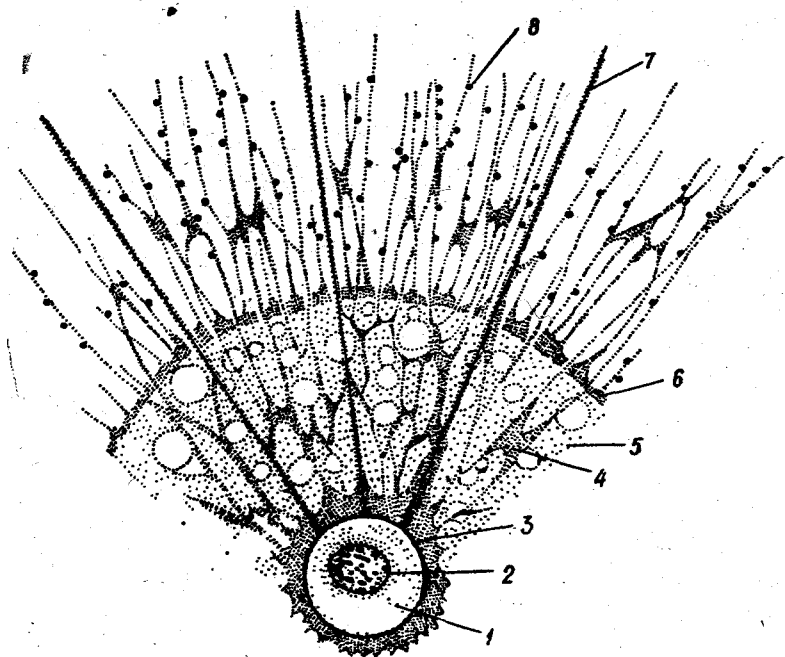


Рис. 24. Схема будови частини тіла радіолярії:

1 — центральна капсула; 2 — ядро; 3 — шар щільної цитоплазми навколо центральної капсули; 4 — основа псевдоподій; 5 — пінистий шар цитоплазми; 7 — аксоподії; 8 — філоподії

них їжа (одноклітинні водорості, найпростіші) рухається з течією цитоплазми вздовж аксоподій та філоподій всередину позакапсулярної цитоплазми, де перетравлюється в травних вакуолях.

Більшість радіолярій має складно збудований мінеральний скелет, що у представників класу *Acantharea* складається з сульфату стронцію, у інших — із двоокису кремнію. Часто скелет утворює гарні, геометрично правильні форми. У ньому можуть сполучатися окремі голки (*спикули*) в ажурні кульки, що вкладені одна в одну, різні

примхливої форми утвори, що нагадують дзвіночки, парасольки, капелюхи, корони тощо (рис. 25).

Розмноження радіолярій вивчене ще недостатньо, оскільки в лабораторних умовах їх утримувати не вдається. Відомо, що в них мають місце нестатеве розмноження та статевий процес у формах ізота та анізогамії. У деяких

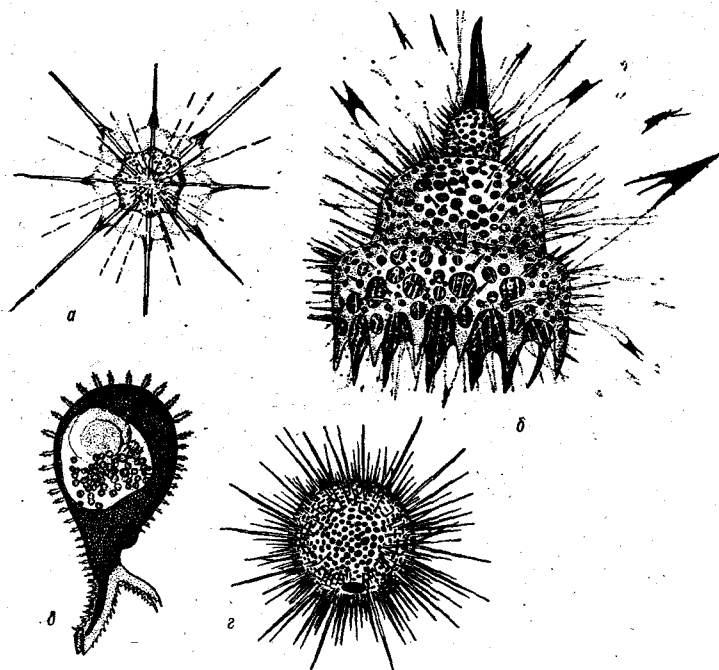


Рис. 25. Радіолярії:

а — *Acanthometra* sp. (клас *Acantharea*); б — *Calocyclus monumentum* (*Polycistinea*); в — *Challengeron* sp.; г — *Castanidium variabile* (*Phaeodarea*)

великих за розмірами видів, що мають скелет, побудований з окремих голок, нестатеве розмноження відбувається шляхом поділу навпіл. У видів із складним монолітним скелетом такий спосіб розмноження неможливий, їх тіло розпадається на велику кількість так званих бродяжок, кожна з яких започатковує розвиток нової особини з центральною капсулою, скелетом та іншими органелами. Типові представники — *Acanthometra*, *Calocyclus monumentum*, *Challengeron*, *Castanidium variabile*.

Більшість радіолярій поодинокі, але деякі види, наприклад *Collozoum*, утворюють кулясті або видовжені колонії, в яких у загальній позакапсулярній цитоплазмі

міститься багато центральних капсул. Такі колонії утворюються з однієї первинної особини шляхом поділу ядер і центральної капсули. Позакапсулярна цитоплазма в цей час росте, але в поділі участі не бере. Колонії можуть досягати значних розмірів — 1,5—2,0 см.

Кремнеземові скелети радіолярій опускаються на дно, де утворюють поклади осадових порід — радіоляритів. Це крем'янисті глини, кремінні сланці, трепел, яшми, опали, халцедони. Острів Барбадос у Карибському морі, палеозойські поклади кавказької яшми, крем'янисті відклади Далекого Сходу тощо складаються переважно з трепелу. З нього виготовляють шліфувальні пасти та наждачний папір. Яшми, опали, халцедони використовують у ювелірній справі й для оздоблення споруд тощо. Поряд з форамініферами радіолярії в геології мають значення керівних копалин. Скелет акантарій, що складається з сірчано-кислого стронцію, після загибелі організму легко розчиняється в морській воді, тому їх викопні рештки невідомі.

КЛАС СОНЦЕВИКИ (HELIOZOEА)

Більшість сонцевиків мешкає в прісних водоймах, проте є й морські та паразитичні види. Усього відомо близько 100 їх видів.

Сонцевики, як правило, не мають мінерального скелета, хоча відомі прісноводні (*Clathrulina elegans*) та морські види, що мають решітчастий сферичний скелет із діоксиду кремнію. У сонцевиків на відміну від радіолярій немає центральної капсули. Їх ектоплазма та ендоплазма чітко різняться (рис. 26). У ектоплазмі планктонних форм міститься багато вакуолей, призначених для зменшення питомої маси. В ендоплазмі розташоване одне (рід *Actinophrys*) або багато (рід *Actinosphaerium*) ядер; скоротливі вакуолі локалізовані в ектоплазмі. Здобиччу сонцевиків є найпростіші, а також дрібні багатоклітинні (коловеротки тощо), які прилипають до аксоподій, стають нерухомими, можливо, внаслідок виділення аксоподіями отруйних речовин. Травні вакуолі утворюються на поверхні клітини, а потім занурюються в ендоплазму, де відбувається травлення. Розмножуються сонцевики шляхом поділу. Дочірні особини видів, що мають скелет, залишають його й кожна формує новий скелет. Деякі види утворюють джгутикові спори; має місце також статевий процес. У цитоплазмі часто мешкають симбіотичні рослинні джгутикові або одноклітинні водорості.

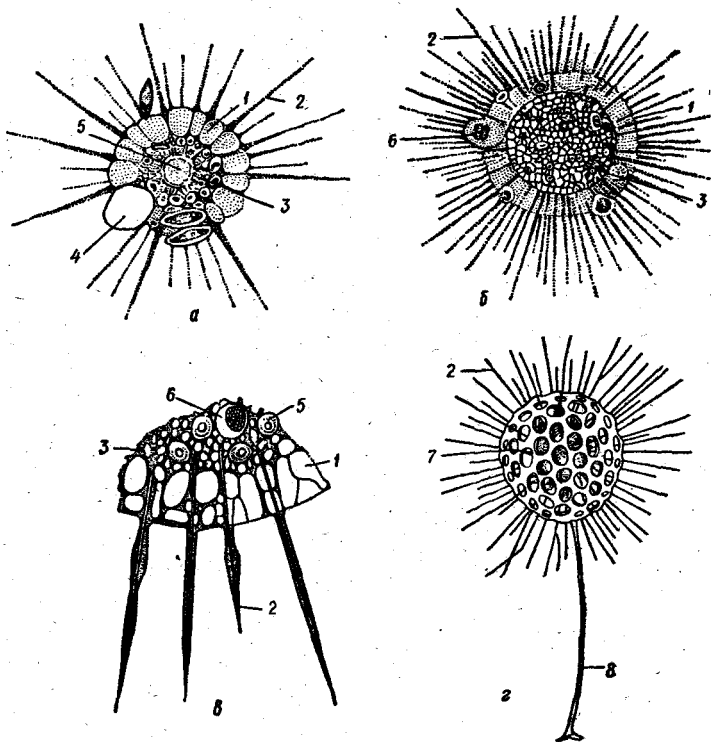


Рис. 26. Сонцевики — *Actinophrys sol* (а); *Actinosphaerium eichhorni*, загальний вигляд (б) та ділянка тіла (в), *Clathrulina elegans* (з):

1 — ектоплазма; 2 — аксоподія; 3 — ендоплазма; 4 — скоротлива вакуоля, 5 — ядро; 6 — травна вакуоля; 7 — скелет; 8 — ніжка

ТИП ЛАБІРИНТОПОДІБНІ (LABYRINTHOMORFNA)

Декілька відомих науці видів із єдиного класу *Labyrinthulida* мешкають у морях на водоростях, що гниють. Це колоніальні організми, що утворюють трубчасті, вкриті мембраноподібною оболонкою ходи, по яких рухаються веретеноподібні клітини, зв'язані зі стінками ходів особливою органелою — сагеногенетосою (рис. 27).



Рис. 27. Веретеноподібні клітини *Labyrinthula coenocystis* в труб-

Механізм руху цих клітин невідомий. Всередині трубок клітини розмножуються поділом навпіл. За інших форм розмноження колонії розпадаються з утворенням цист або зооспор. Філогенетичні зв'язки цього типу нез'ясовані. Відомі викопні рештки трубок.

ТИП АПІКОМПЛЕКСНІ (APICOMPLEXA)

Цей тип об'єднує понад 6 тис. видів внутрішньоклітинних, рідше порожнинних паразитів різних тварин. Найхарактернішою рисою представників типу є особливий план будови активних фаз життєвого циклу — *мерозоїтів* і *спорозоїтів* (рис. 28). Це видовжені клітини, вкриті пелікулою, яка складається з плазматичної мембрани та прилеглого до неї зсередини шару мікротрубочок, що тягнуться від переднього, апікального (арі-

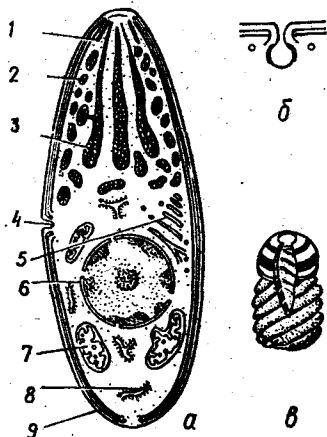


Рис. 28. Схема будови спорозоїта (а), зокрема мікропори (б) та коноїда (в), за даними електронної мікроскопії:

1 — коноїд; 2 — мікронема; 3 — роптрія; 4 — мікропора; 5 — апарат Гольджі; 6 — ядро; 7 — мітохондрія; 8 — ендоплазматична сітка; 9 — пелікула

cis — верхівка, кінчик) до заднього кінця клітини. На передньому кінці розташований *апикальний комплекс*, що містить специфічні органели для проникнення паразита всередину клітин хазяїна, які видно лише під електронним мікроскопом. До складу апікального комплексу входять *коноїд*, що має форму зрізаного конуса й складається із спіральних фібрил; на верхівці є пара компактних *полярних (пріконоїдальних) тілець*.

У передній третині тіла розташовані пляшкоподібні *роптрії* та ниткоподібні *мікронемі*. Коноїд є опорною структурою. Роптрії, ймовірно, заповнені лізуючими ферментами, які розкладають поверхню клітини хазяїна. Мікротрубочки, що тягнуться через усю клітину під пелікулою, виконують опорну функцію, надаючи клітині сталі форми. В одному або кількох місцях клітинна пелікула переривається, мембрана стає одношаровою — утворюється *мікропора*. Можливо, вона виконує роль клітинного рота,

через який здійснюється піноцитоз. Оскільки мікропору видно лише під електронним мікроскопом, її часто називають *ультрацитостомом*. Деякі групи мають кілька ультрацитостомів.

Для всіх апікомплексних характерний *метагенез* із зиготичною редукцією; у деяких статевий процес невідомий. Інвазійною стадією представників цього типу є спорозоїти, що перебувають у захисній оболонці — *ооцисті*, всередині якої може налічуватися чотири, вісім і більше спорозоїтів,

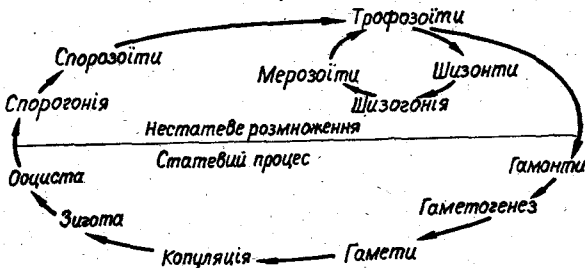
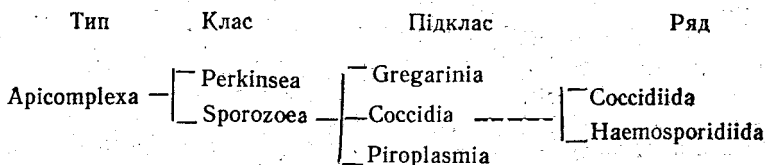


Рис. 29. Узагальнена схема чергування поколінь у Apicomplexa

які в свою чергу можуть вкриватися додатковими оболонками, утворюючи *спори*. В організмі хазяїна спорозоїти виходять з оболонок спороцисти та спори, потрапляють всередину клітин, де живляться та ростуть. Це — стадія *трофозоїта*. Найчастіше вони розмножуються всередині клітини хазяїна шляхом багаторазового поділу, тобто *шизогонії* (рис. 29). У результаті поділу утворюються мерозоїти, що виходять із клітини, уражують нові клітини, де повторюється шизогонія й формуються нові мерозоїти. Через кілька поколінь мерозоїтів утворюються *гамонти*, з яких розвиваються *гамети*.

У апікомплексних відомі такі типи статевого процесу, як *ізо-* та *анізогогамія*. Серед анізогогамних форм розрізняють *гетерогамію* — злиття різних за розміром рухомих гамет (*мікро-* та *макрогамети*), та *оогамію* — злиття рухомої мікрогамети з нерухомою макрогаметою. Зигота оточується оболонкою (ооцистою), всередині якої відбувається мейоз, а інколи ще й кілька мітозів з утворенням спорозоїтів, часто вкритих оболонками (спори).

Тип складається з двох класів: *Споровики* (Sporozoa) і *Perkinsea* з єдиним родом *Perkinsus* (паразити морських м'якунів), життєвий цикл якого дуже мало вивчений.



КЛАС СПОРОВИКИ (SPOROZOEА)

Клас Споровики має типову для Апікомплексних у цілому будову й складається з підкласів Грегарини, Кокцидії та Піроплазми.

Підклас Грегарини (Gregarina)

Це своєрідна група порожнинних паразитів безхребетних. Більшість видів мешкає в кишечнику членистоногих, переважно комах. Деякі грегарини паразитують також у інших групах безхребетних — кільчаках, голкошкірих. Частина видів живе в порожнині тіла, в статевих органах тощо. Налічується близько 500 видів грегарин. Для багатьох видів характерний період внутрішньоклітинного паразитування.

Розмір грегарин коливається від 16 мкм до 16 мм. Найскладніше збудовані грегарини, що живуть у кишечнику членистоногих, їх тіло складається, як правило, з трьох частин: передньої — *епімерит*, середньої — *протомерит* і задньої — *дейтомерит*, що розділяються складками пелікули (рис. 30). Єдине ядро розташоване в дейтомериті. Епімерит призначений для прикріплення тварини до стінки кишечника, на ньому часто містяться гачки чи відростки складнішої будови. Молода особина спочатку паразитує всередині клітини, живлячись через цитостом, розташований на епімериті. В процесі розвитку паразит потрапляє з клітини в порожнину кишечника, залишаючись прикріпленим за допомогою епімериту до залишків клітини. Коли у грегарин починається статевий процес, епімерит відкидається.

Така будова характерна для групи видів, об'єднаних у родині Polycystidae (*Corycella armata* з кишечника личинки жука-вертячки, *Clepsidrina blattarum* з кишечника таргана тощо). Представники іншої родини Monocystidae, які паразитують у порожнині тіла, статевих залозах та інших органах, характеризуються простішою будовою, їх тіло не поділяється на епі-, прото- та дейтомерит і вони часто мають червоподібну форму.

У грегарин спостерігається особливий плавний тип руху, природу якого досі не з'ясовано. Вважалося, що грегарини виділяють слиз, який через численні пори виходить назовні, ззаду стікає й застигає, утворюючи стебельце, що підштовхує тварину. Пізніше вчені дійшли висновку, що слиз із силою викидається з пор, створюючи реактивну тягу. У результаті електронно-мікроскопічних досліджень на

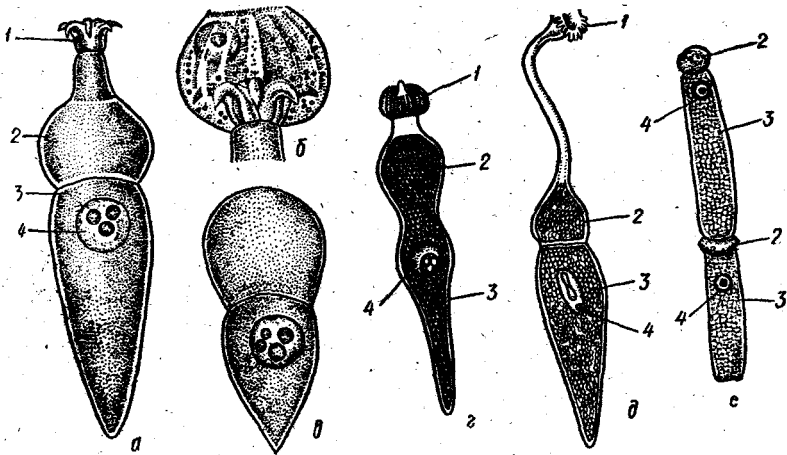


Рис. 30. Грегарини — зовнішній вигляд *Coquella agmata* з кишечника жука-вертячки (а), її епімерит, що занурився в епітеліальну клітину кишечника (б), та особина, яка скинула епімерит (в), *Schneideria musconata* з личинок двокрилих (г), *Menospora polyacantha* з личинок бабок (д), сизигій *Clepsidrina blattarum* з таргана (е):

1 — епімерит; 2 — протомерит; 3 — дейтомерит; 4 — ядро

поверхні пелікули грегарин виявлено поздовжні складки та гребінці, в стінках яких розташовані мікрофіламенти, а під ними — шар мікротрубочок. Було висунуто припущення, що гребінці здійснюють рухові коливання (ундуляцію), однак дослідження руху живих тварин засвідчили, що ці утвори нерухомі. Тому деякі вчені повернулися до старої гіпотези витікання слизу, який, на їх думку, спрямовується назад гребінцями.

У життєвому циклі більшості грегарин шизогонії немає, чергуються лише статевий процес і спороутворення (спорогонія) (рис. 31). Інвазійною стадією є ооциста зі спорозоїтами всередині. В кишечнику хазяїна спорозоїти звільняються від оболонок і деякий час паразитують в його епітеліальних клітинах. Згодом вони потрапляють у

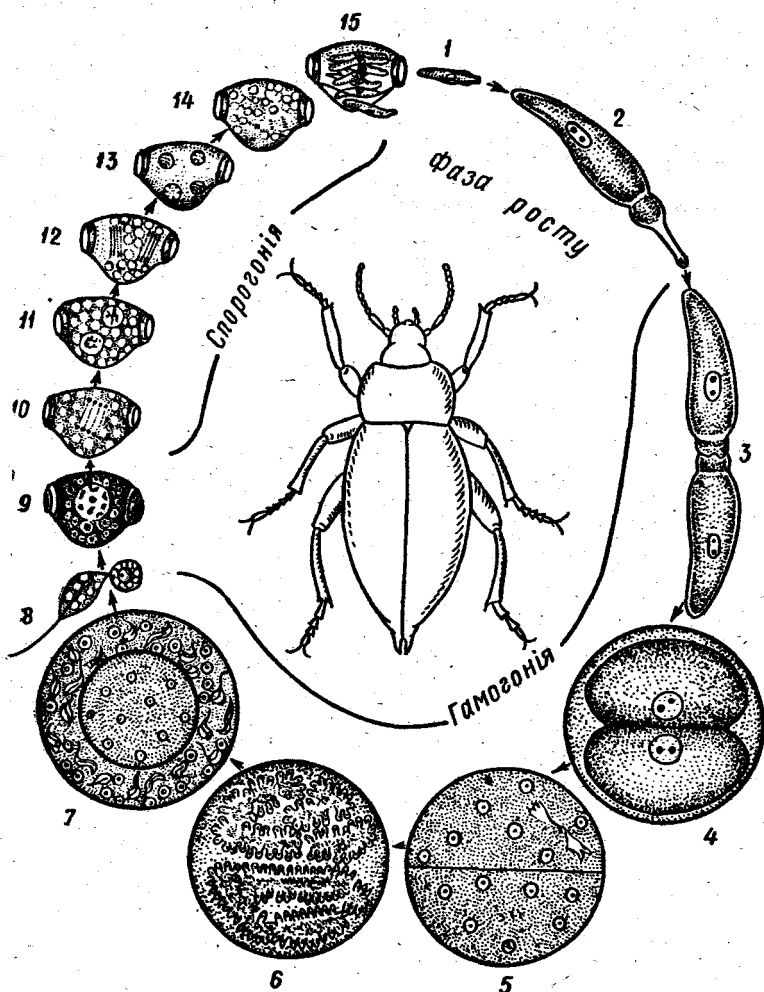


Рис. 31. Життєвий цикл грегарини *Stylocephalus longicollis*:

1 — спорозоїт; 2 — гамонт; 3 — сизигій; 4 — гамонтоциста; 5, 6 — утворення гамет; 7 — сформовані гамети; 8 — копуляція гамет; 9 — ооциста; 10—14 — розвиток спорозоїтів в ооцисті (спорогонія); 15 — вихід спорозоїтів з ооциста

просвіт кишечника або мігрують у порожнини органів, де досягають статевї зрілості (гамонт). Гамонти з'єднуються попарно, не зливаючись (стадія сизигію), та оточуються спільною оболонкою (стадія гамонтоцисти). В середині кожної особини відбуваються послідовні мітотичні поділи, в результаті яких утворюється багато ядер, що розташовуються поблизу поверхні гамонта. Навколо них лока-

лізується цитоплазма та утворюються клітини, які є гаметами. Невикористана цитоплазма з частиною ядер формує велике залишкове тіло, що згодом гине.

Всередині гамонтоцисти гамети одного гамонта зливаються попарно з гаметами іншого гамонта — має місце ізо- або гетерогамія. Утворені зиготи вкриваються товстою щільною оболонкою, перетворюючись на ооцисти всередині гамонтоцисти. В кожній ооцисті спочатку відбувається мейоз, потім — мітоз і утворюються кілька спорозоїтів. Це явище називається *спорогонією*. З екскрементами або продуктами виділення хазяїна гамонтоциста потрапляє в зовнішнє середовище, заковтується новим хазяїном і цикл повторюється.

У деяких грегарин, що паразитують у морських багатощетинкових червів і комах, відоме розмноження з чергуванням статевого та нестатевого (шизогонія) процесів.

Останнім часом грегарин досліджують з метою використання для біологічної боротьби з шкідливими комахами.

Підклас Кокцидії (Coccidia)

Кокцидії — внутрішньоклітинні паразити переважно хребетних, зокрема й людини. Статевий процес у них відбувається в формі гетерогамії чи оогамії, причому з жіночого гамонту (*макрогамонту*) розвивається макрогамета, а з чоловічого гамонту (*мікрогамонту*) — кілька мікрогамет. Кокцидії викликають важкі захворювання. Описано близько 400 видів кокцидій.

Ряд Власне кокцидії (Coccidiida)

Представниками ряду є переважно паразити птахів і ссавців. Проте вони трапляються також у інших хребетних і деяких безхребетних (жільчаки, м'якуни, членистоногі).

Майже всі кокцидії — вузькоспецифічні паразити, що живуть у організмі лише одного виду хазяїна, де локалізуються в певних органах. Більшість кокцидіозів — хвороб, викликаних кокцидіями, — уражують тварин у молодому віці. Будова спорозоїтів і мерозоїтів кокцидій є характерною для представників типу *Apicomplexa*.

Життєвий цикл кокцидій, як правило, складається із нестатевого розмноження, статевого процесу та спорогонії, що закономірно чергуються. Весь цикл, крім спорогонії, може проходити в організмі одного або двох хазяїв.

Тоді хазяїн, у організмі якого відбувається нестатеве розмноження паразита, є *проміжним*, а хазяїн, в організмі якого має місце статевий процес, — *основним*, або *дефінітивним*. Типовий для кокцидій життєвий цикл мають представники роду *Eimeria*.

Види роду *Eimeria* — паразити клітин кишкового тракту чи печінки кролів, великої рогатої худоби, свійських птахів, риб тощо. Більшість видів локалізується в цитоплазмі клітин і лише деякі — в ядрі або на поверхні клітини. Близько десяти видів роду викликають смертельні захворювання овець і кіз, *E. bovis* — телят, *E. stiedae* — кролів, *E. tenella* — курчат, *E. truncata* — гусенят.

Розглянемо життєвий цикл *E. stiedae*, що паразитує у організмі кролів (рис. 32). Кролик інвазується під час заковтування ооцисти разом із їжею. В ооцисті є чотири *спори*, кожна з яких містить два спорозоїти. Трипсин і жовч у кишечнику хазяїна збільшують проникність оболонки ооцисти та спор, спорозоїти виходять в просвіт кишечника, а звідти мігрують у епітелій тонких кишок і печінки, де перетворюються на *трофозоїти*. Внаслідок шизогонії утворюються мерозоїти, що виходять у просвіт кишки й знову проникають в епітеліальні клітини, де цикл повторюється.

Результати електронно-мікроскопічних досліджень свідчать, що навколо трофозоїта виникає *паразитофорна* (тобто та, що містить паразита) *вакуоля*, яка відокремлює його від цитоплазми хазяїна — своєрідний патологічний органоїд. Трофозоїт всередині вакуолі оточений дуже тонкою мембраною, в якій утворюється спочатку один, а потім — кілька отворів — *мікропор*, або *ультрацитостомів*. Від кожної мікропори трофозоїта до його цитоплазми проходить каналець, через який здійснюється піноцитоз поживних речовин із порожнини паразитофорної вакуолі.

Шизогонія у кокцидій — досить складний процес. Спочатку ядро дорослого трофозоїта (шизонта) багаторазово мітотично ділиться й він стає поліенергідним. Навколо ядер локалізуються ділянки цитоплазми, утворюючи випини на поверхні шизонта — *бруньки*. Ядро кожної бруньки ділиться навпіл усередині ядерної оболонки (ендогенний поділ), потім ділиться й цитоплазма. Так, всередині кожної бруньки виникає пара одноядерних тілець, із яких формуються мерозоїти, тобто відбувається *ендодіогенія*. Деякий час мерозоїти залишаються сполученими з центральною частиною цитоплазми (залишкове тіло), а згодом відокремлюються від неї й знову виходять у просвіт кишки.

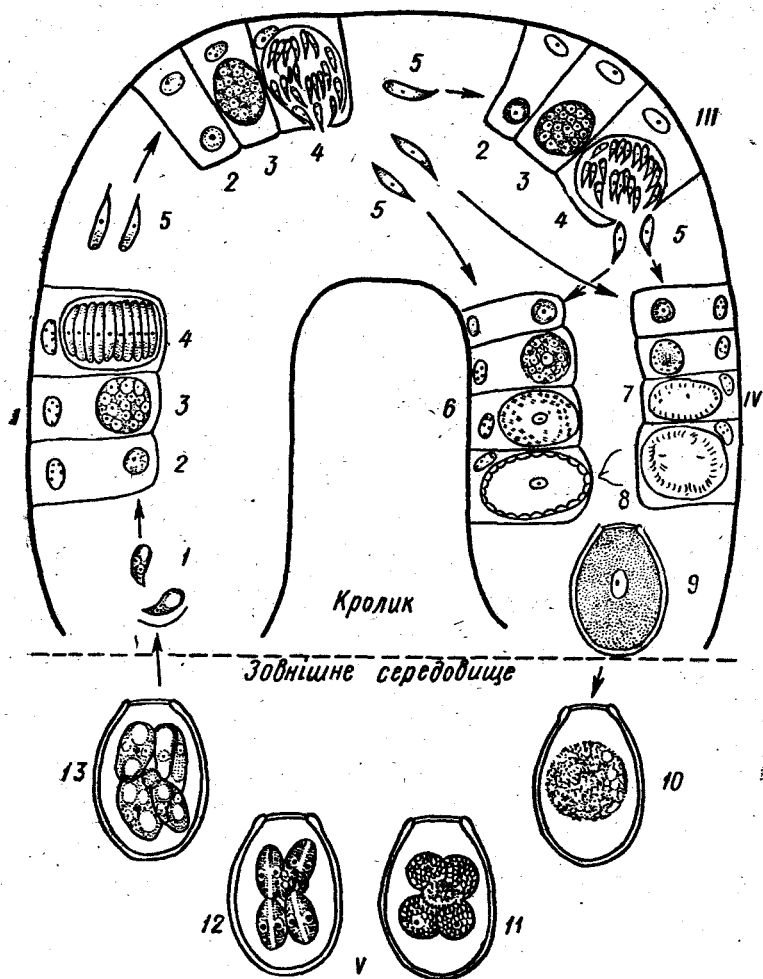


Рис. 32. Життєвий цикл кокцидії *Eimeria* — перше покоління шизонтів (I), друге покоління шизонтів (II), третє покоління шизонтів (III), гаметогонія (IV), спорогонія (V):

1 — спорозоїти; 2 — трофозоїт; 3 — шизонт; 4, 5 — мерозоїти; 6 — розвиток макрогамети; 7 — розвиток мікрогамети; 8 — мікрогамета; 9 — ооциста; 10 — ооциста, що вийшла з кишечника кроля; 11 — ооциста зі споробластами; 12 — розвиток спор; 13 — ооциста зі спорами та спорозоїтами

Через чотири-п'ять поколінь мерозоїтів починається формування статевих клітин. Із чергового покоління мерозоїтів утворюються не шизонти, а мікро- та макрогамонти, з яких розвивається відповідно кілька мікрогамет або одна макрогамета. Мікрогамети, що мають видовжену фор-

му та по два джгутики, виходять у просвіт кишки й запліднюють макрогамети. Після копуляції зигота вкривається оболонкою, перетворюється на ооцисту та з фекаліями хазяїна виноситься назовні.

Ооциста може довгий час існувати в зовнішньому середовищі. Вона вкрита подвійною оболонкою, яка захищає її вміст від механічних пошкоджень і впливу хімічних речовин. За наявності кисню, відповідної температури та вологості всередині ооцисти формуються спори та спорозоїти (спорогонія). Зріла ооциста — інвазійна стадія. Отже, життєвий цикл еймерій проходить без зміни хазяїв, причому шизогонія та статевий процес відбуваються в хазяїні, а спорогонія — в зовнішньому середовищі.

До кокцидій належить також паразит багатьох видів ссавців та людини — *Toxoplasma gondii*. Вважається навіть, що близько 80 % населення світу інвазовані цим паразитом, проте захворювання (токсоплазмоз) розвивається далеко не в усіх інвазованих.

Життєвий цикл *T. gondii* проходить із зміною двох хазяїв. Основними, або остаточними, хазяями є представники родини котячих (кішка, леопард, тигр тощо), а проміжними — людина, різноманітні ссавці (гризуни, копитні тощо).

Токсоплазма уражує клітини різних органів, насамперед мозку та ретикуло-ендотеліальної системи. Нестатеві стадії життєвого циклу мають серповидну форму й містять апікальний комплекс подібно до мерозоїтів інших видів: всередині клітин хазяїна вони розмножуються шляхом ендодіогенії. Скупчення мерозоїтів вкриваються оболонкою та утворюють цисти. Якщо кішка з'їсть м'ясо, оболонка цист у її кишечнику розсмоктується, токсоплазми виходять і проникають у його епітелій, а згодом розселяються в інших органах, розмножуючись шляхом ендодіогенії (рис. 33).

Через деякий час мерозоїти знову вертаються в клітини кишкового епітелію, де відбувається статевий процес у вигляді оогамії. Ооцисти з фекаліями виходять назовні. Зрілі ооцисти складаються з двох спор, у кожній з яких розміщені чотири спорозоїти. Ооцистами можуть інвазуватися, крім проміжних хазяїв, також остаточні (котячі). Заразитися токсоплазмозом можна не лише через ооцисту, а й під час поїдання тваринної їжі. Так, людина інвазується або під час необережного поводження з хворими людьми чи тваринами — проміжними хазяями (мерозоїти можуть виділятися з сечею, слизом, сукровицею) або інвазованими кішками (через ооцисту), а також внаслідок

вживання погано провареного чи просмаженого м'яса та внутрішніх органів інвазованих тварин (свиней тощо).

Клінічні прояви токсоплазмозу в людини досить важкі. Уражуються лімфатичні вузли, м'язи, нервова система, органи зору. Вагітні жінки можуть передавати токсоплазму

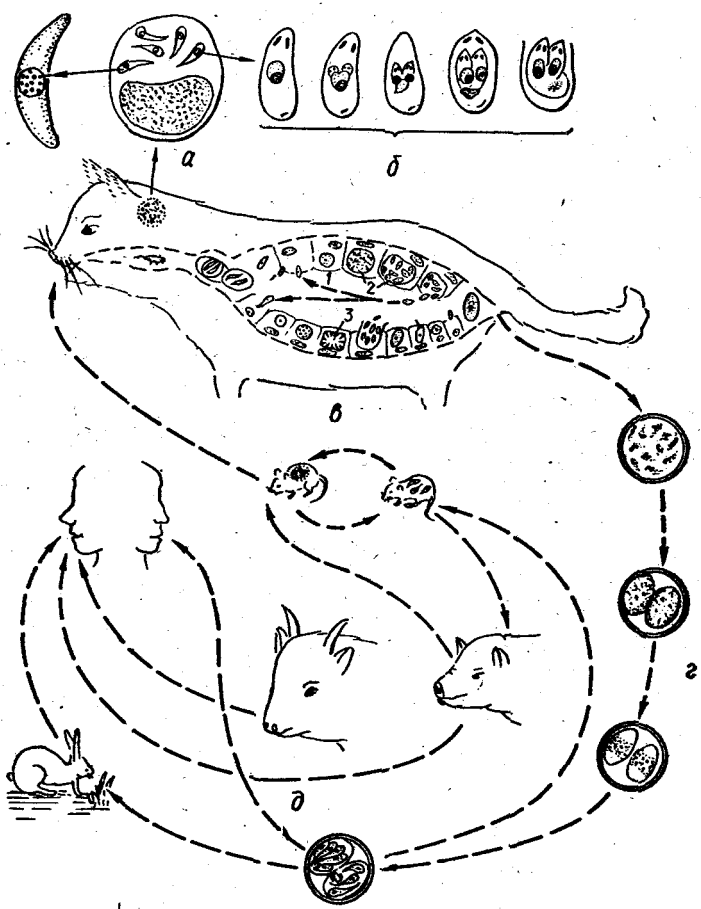


Рис. 33. Життєвий цикл *Toxoplasma gondii*:

а — трофозоїт у клітині хазяїна; *б* — стадії ендодіогенії; *в* — основний хазяїн (трофозоїти у внутрішніх органах (1), шизогонія (2) і гаметогонія (3) у клітинах кишкового епітелію); *г* — спорогонія у зовнішньому середовищі; *д* — проміжні хазяї

плоду через плаценту, що нерідко спричинює викидень або народження хворих дітей, які часто вмирають.

До кокцидій належать також м'ясні споровики (*Sarcosporidia*) — широковідомі паразити м'язів ссавців. Їх жит-

тевий цикл подібний до циклу токсоплазм. Розвиток відбувається зі зміною хазяїв: остаточний — хижі ссавці та людина, проміжні — різноманітні ссавці та птахи.

Ряд Кров'яні споровики (Haemosporidiida)

До цього ряду належать дуже дрібні споровики, які частину життєвого циклу паразитують у еритроцитах крові різних хребетних. Описано близько 100 їх видів. До кров'яних споровиків належить збудник важкого захворювання людини — малярії.

Збудниками малярії є чотири види роду *Plasmodium*. Ще лікарі Стародавнього Єгипту знали про це захворювання та вважали, що його спричинює погане повітря боліт, проте лише в середині ХХ ст. було повністю з'ясовано життєвий цикл збудника.

Один із видів — *P. vivax* — збудник триденної пропасниці — на початку століття був поширений у Європі та в нашій країні. Під час укусу малярійного комара (різні види роду *Anopheles*) у кров людини зі слиною комахи потрапляють спорозоїти. Вони маленькі, одноядерні, веретеноподібні, на відміну від спорозоїтів кокцидій не мають коноду. З кров'ю спорозоїти потрапляють у печінку, де проникають у її клітини або в ендотелій кровоносних судин. Тут вони перетворюються на досить великі шизонти, що розпадаються в процесі шизогонії на велику кількість мерозоїтів (*позаеритроцитарна шизогонія*), які можуть знову проникати в здорові клітини печінки. Після одного або більше нестатевих поколінь шизонти утворюють мерозоїти, які знову потрапляють у кров і проникають в еритроцити (рис. 34).

Мерозоїти схожі на спорозоїти, однак більш закруглені. В середині еритроцита мерозоїт перетворюється на трофозоїт, у якому розвивається велика вакуоля. При цьому ядро зміщується на периферію, а цитоплазма утворює шар, що підстилає плазмалемі (*стадія кільця*). Трофозоїт має мікропору, через яку споживає цитоплазму еритроцита: вакуоля в центрі є травною. Потім утворюються псевдоподії, трофозоїт стає рухливим, а вакуоля на цей час зникає. Нарешті паразит заповнює майже весь об'єм еритроцита, його ядро ділиться (*стадія шизонта*).

Формується 12—18 мерозоїтів (еритроцитарна шизогонія), оболонка еритроцита руйнується, і мерозоїти виходять у кров'яне русло. Це відбувається через 48 год після проникнення мерозоїта в еритроцит. У кров потрапляють не лише мерозоїти, а й продукти їх життєдіяльності та

розпаду гемоглобіну — гранули чорно-бурого пігменту меланіну.

Після кількох циклів еритроцитарної шизогонії з частини мерозоїтів у еритроцитах формуються гамонти, що далі розвиваються лише в кишечнику комарів. Гамонти — округлі або овальні тільця без вакуолей чи псевдоподій.

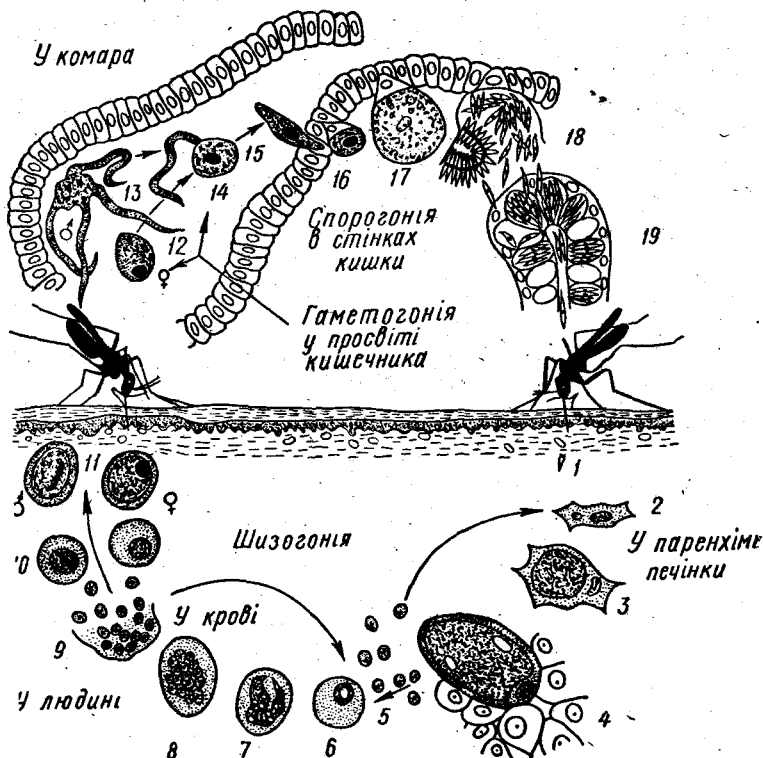


Рис. 34. Життєвий цикл *Plasmodium vivax*:

1 — спорозоїт; 2—5 — шизогонія в паренхімі печінки; 6—9 — шизогонія в еритроцитах; 10—11 — гамонти; 12 — мікрогамонт; 13 — утворення мікрогамет; 14 — копуляція; 15 — оокінета; 16—18 — розвиток спорозоїтів; 19 — проникнення спорозоїтів у слинні залози комара

Потрапивши з кров'ю в кишечник малярійного комара, зрілі гамонти розвиваються, а плазмодії, що перебувають на інших стадіях життєвого циклу, перетравлюються. Макрогамонти перетворюються на нерухому макрогамету, а мікрогамонт шляхом поділу утворює вісім рухомих джгутоподібних мікрогамет. Після копуляції формується здатна до амебоїдного руху зигота (оокінета), що проникає в епітелій стінки кишечника комара, де вкривається тонкою

оболонкою (ооциста). Ооциста осмотично живиться, росте, випинаючись у порожнину тіла комара. Всередині ооцисти відбувається процес шизогонії, в результаті якого утворюється кілька тисяч спорозоїтів. Оболонка тріскається, спороїти виходять у гемолімфу, з нею потрапляють у слинні залози комара. Залежно від температури середовища розвиток спорозоїтів у організмі комарів триває протягом одного-чотирьох тижнів. За температури нижче 14—16 °С комар гине раніше, ніж розв'ються спорозоїти. Через це малярія у високих широтах не спостерігається.

Отже, життєвий цикл малярійного плазмодія проходить у організмі двох хазяїв — залишкового (комар) та проміжного (людина). Малярія — облігатно трансмісивне захворювання без природних вогнищ. Жодна стадія життєвого циклу гемоспоридій не потрапляє в зовнішнє середовище, тому захисної оболонки навколо спорозоїтів (спора) немає.

Після закінчення прихованого (інкубаційного) періоду малярії, коли триває позаеритроцитарна шизогонія, у хворого починає підвищуватися температура, з'являються перші напади пропасниці. Згодом напади повторюються періодично. Це явище пояснюється тим, що спочатку, поки в крові ще мало паразитів, їх розвиток не синхронізований, мерозоїти виходять із еритроцитів неодноразово. Поява паразитів у організмі людини викликає захисні імунні реакції, завдяки яким знищуються окремі невеликі групи мерозоїдів, які потрапляють у кров. Виживають лише ті, що одночасно надходять у кров у великій кількості, за рахунок чого відбувається подальша синхронізація процесу. Велика концентрація отруйних речовин у крові викликає напад пропасниці. Висока температура є захисною реакцією організму. У разі захворювання на малярію через загибель великої кількості еритроцитів розвивається анемія.

У організмі людини, крім збудника триденної малярії *P. vivax*, паразитують *P. malariae* — збудник чотириденної малярії (еритроцитарна шизогонія триває 72 год), *P. falciparum* — збудник найбільш тяжкої форми малярії — тропічної та *P. ovale* — збудник малярії за типом триденної (трапляється досить рідко).

Боротьба з малярією провадиться комплексно шляхом лікування хворих, знищення всіх фаз розвитку малярійних комарів і захисту людей від їх укусів. Нині малярія практично повністю ліквідована в Європі, Північній Америці та Австралії. Інколи спостерігаються поодинокі випадки захворювання людей, що прибули переважно з тропічних країн, проте послаблення протималярійних заходів

у районах, де природні умови сприяють розвитку паразитів і переносників, може призвести до відновлення малярії. Це захворювання поширене в Тропічній Азії, Африці та Латинській Америці.

Інші види роду *Plasmodium* викликають подібні до малярії захворювання у різних ссавців, птахів (відома малярія

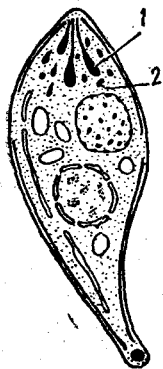


Рис. 35. Мерозоїт *Babesia bigemina*:

1 — роптрії; 2 — мікронеми

рія курей) і рептилій. Усі вони переносяться комарами. Види родів *Hepatocystis* та *Leucocytozoon* паразитують у епітеліальних клітинах та різних кров'яних клітинах ссавців і птахів. Еритроцитарної шизогонії в них немає, в еритроцитах одразу розвиваються гамонти. Їх переносники — кровосисні двокрилі (мокреці, мошки, мухи-кровососки). Види роду *Leucocytozoon* дуже патогенні для свійських птахів.

Підклас Піроплазми (*Piroplasmia*)

Підклас об'єднує внутрішньоклітинних паразитів усіх класів хребетних і іксодових кліщів (підряд *Ixodida*). Їх налічується близько 200 видів. У тілі хребетних вони мешкають усередині еритроцитів і в клітинах лімфатичної системи, у кліщів — у гемолімфі, яйцеклітинах тощо. Піроплазми — трансмісивні природно-вогнищеві захворювання; остаточні хазяї та переносники — іксодові кліщі, проміжні хазяї — хребетні тварини. Життєві цикли піроплазм дуже складні, й у багатьох видів остаточно не вивчені. У одних представників має місце еритроцитарна шизогонія або поділ навпіл, у інших — шизогонія в клітинах лімфи тощо. В апікальному комплексі всіх фаз розвитку коноїду немає (рис. 35).

Клінічними проявами піроплазмозів є пропасниця, порушення діяльності внутрішніх органів, поява крові в сечі. Якщо не взяти лікувальних заходів, тварина гине. Наприклад, *Babesia bigemina*, що викликає техаську пропасницю великої рогатої худоби, призводить до смерті 90—100 % уражених тварин. Дуже небезпечними є піроплазми коней, собак та інших свійських тварин.

ТИП МІКРОСПОРИДІЇ (MICROSPORA)

Мікроспоридії — дуже дрібні (кілька мікрометрів) внутрішньоклітинні паразити різних тварин — від найпростіших до хребетних, зокрема й людини. Найбільша кількість видів відома у членистоногих. Ряд видів паразитує в інших паразитичних організмах (явище гіперпаразитизму), наприклад у грегарин, трематод, паразитичних нематод.

Характерною ознакою представників цього типу є утворення в кінці життєвого циклу одноклітинних спор, вкритих єдиною оболонкою, що містять одно- або двоядерний зародок і *апарат екструзії* (проникнення в клітину хазяїна, від лат. *extrudo* — виштовхую), обов'язковим компонентом якого є *полярна трубка*. На всіх стадіях розвитку мікроспоридії позбавлені власних мітохондрій та лізосом. Тип включає один клас Microsporea.

КЛАС МІКРОСПОРИДІЇ (MICROSPOREA)

Описано понад тисячу видів мікроспоридій, що, як вважається, становить лише 2—5 % кількості реально існуючих форм.

Вегетативні стадії мікроспоридій (*спороплазма* та *меронт*) локалізуються в цитоплазмі клітин хазяїна, хоча відомі поодинокі випадки паразитування в ядрі. Зараження мікроспоридіями звичайно відбувається під час надходження спор у травну систему хазяїна. Мікроспоридії мають найменші серед представників тваринного світу спори. Їх розміри коливаються від 1—2 мкм до 12—16 мкм. Спори більшості видів мікроспоридій мають єдину будову (рис. 36). Зовні вони вкриті тришаровою оболонкою, всередині спори містяться одно- або двоядерний зародок (*спороплазма*), *полярoplast*, *задня вакуоля*, *полярна трубка*, *полярний якірний диск*. Усі органіди, крім зародка, взаємозв'язані морфологічно та функціонально й утворюють *апарат екструзії*. Полярний диск і полярна трубка зв'язані між собою в такий спосіб, що при надходженні спори до кишечника хазяїна під час вистрілювання трубка вільно вивертається, а її базальний кінець залишається міцно закріпленим усередині спори (звідси назва якірний).

Як відбувається процес екструзії зародка, до кінця не з'ясовано. Важають, що на передньому кінці спори є ділянка оболонки, що руйнується травними соками хазяїна. Через неї всередину спори потрапляє вода, яку всмоктує полярoplast. Він набрякає, тиск всередині спори різко зростає, що викликає розкручування та вивертання поляр-

ної трубки (подібно до пальця рукавички), яка проникає в епітеліальну клітину кишкового тракту хазяїна. Існують деякі заперечення такого пояснення, однак факти вивертання полярної трубки, пробивання нею оболонки клітини та проникнення через трубку в клітину спороплазми є загально визнаними. Весь процес екструзії відбувається блискавично як постріл (рис. 37).

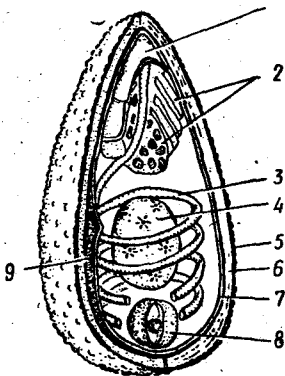


Рис. 36. Схема ультраструктури спори мікроспоридій:

1 — полярний диск; 2 — полярний пласт; 3 — полярна трубка; 4 — ядро; 5, 6, 9 — оболонки спори; 7 — клітинна мембрана; 8 — задня вакуоль

Спороплазми залишаються в інвазованій клітині або потрапляють у кров'яне русло й надходять до певних органів і тканин.

Спороплазма в спорі не має власної мембрани і будь-яких органодів. Потрапивши в клітину хазяїна, вона формує мембрану та органоді (ендоплазматичну мережу, рибосоми) і перетворюється на меронт (шизонт), який росте й розмножується шизогонією (мерогонією), рідше поділом навпіл, проходячи два мерогональних покоління. Меронти першої генерації мають дрібні компактні ядра. Для них характерне невелике число ядерних поділів і утворення плазмодіїв з невеликою кількістю ядер,

що розташовані поодинокі або попарно (диплокаріон). Меронти другого покоління мають великі ядра; в результаті багаторазового поділу утворюються округлі або стьожковидні шизонти з багатьма ядрами, що розташовані теж поодинокі або попарно. Наприкінці шизогонії (мерогонії) багатоядерний меронт розпадається на певну кількість одно- або двоядерних особин.

Після закінчення процесу мерогонії починається спорогонія. Кожна особина паразита, що утворилась в результаті другої мерогонії, перетворюється на споронта, при цьому утворюється друга, додаткова оболонка, а також перебудовується ядерний апарат. Є спостереження, що при цьому відбувається статевий процес, який супроводжується злиттям ядер диплокаріотичного меронта (автогамія); перший і другий поділи ядра споронта є мейозом, наступні поділи — мітозами. Проте у багатьох видів автогамія при спорогонії не виявлена (й у диплокаріотних особин). Перебудова ядерного апарата в процесі спорогонії проходить у мікроспоридій різними способами.

У сформованого споронта ядро (або ядра) багаторазово ділиться й він перетворюється на *багатоядерний плазмодій*. Навколо кожного з його ядер відокремлюється цитоплазма і плазмодій розпадається на велику кількість *споробластів*, кожний з яких дає початок спорі. При цьому

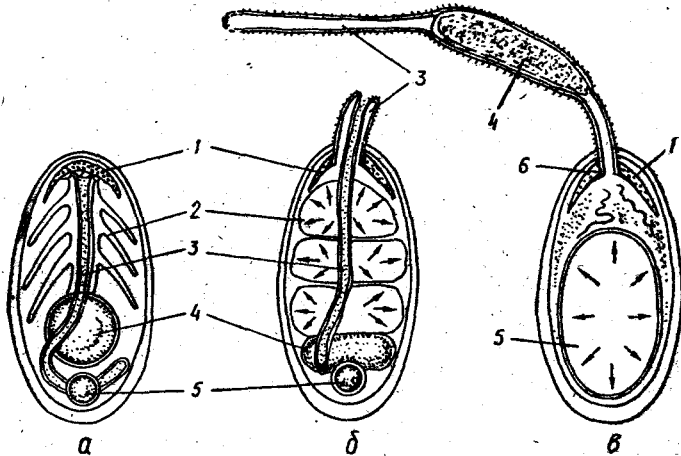


Рис. 37. Схема екструзії полярної трубки — спора в неактивному стані, пластини поляропласту стиснуті (а), активація спори, пластини поляропласту збільшуються, створюючи внутрішньоспоровий тиск, полярна трубка починає вивертатися, пробиваючи полярний диск та оболонку (б); екструзія зародка через полярну трубку (в):
 1 — полярний диск; 2 — поляропласт; 3 — полярна трубка; 4 — ядро; 5 — задня вакуоль; 6 — місце прикріплення полярної трубки до полярного диска

відбувається перебудова просто організованої клітини споробласта в складно збудовану спору (рис. 38).

У окремих видів життєвий цикл різниться — немає однієї або двох стадій мерогонії, ускладнюється процес спорогонії.

У більшості мікроспоридій, що паразитують у водних членистоногих, оболонку спори вкриває слизовий шар, який сильно розбухає, коли спора потрапляє у воду. Він може оточувати спору рівномірно, утворювати довгі нитки або залишатися у вигляді коротких місточків між двома спорами. Оболонка спор більшості мікроспоридій не має придатків, але в деяких під скануючим електронним мікроскопом виявлено вирости зовнішньої оболонки у вигляді ребер, шипів, хвостових придатків (рис. 39).

У заражених клітинах формується, як правило, величезна кількість спор, що забезпечує надійність ураження хазяїна паразитом. Різниця між кількістю особин, що по-

трапила до організму хазяїна та залишається там наприкінці їх життєвого циклу, становить 10^4 — 10^8 .

Проникаючи в клітини тканин і органів різних тварин, мікроспоридії спричинюють їх патологічні зміни (збільшуються їх розміри, гіпертрофуються ядра) та хронічні захворювання, що призводять до загибелі більшості заражених особин у несприятливі для них періоди існування: під час зимівлі, діпаузи, линяння, стресів. Значно рідше мікроспоридії викликають гострі захворювання, що призводять до швидкої смерті.

Існує кілька причин патологічних змін, що відбуваються в організмі хазяїна після зараження мікроспоридіями, найголовніша з них — конкуренція паразита, який не має власних мітохондрій, і хазяїна за енергетичні ресурси організму. Паразитуючи на енергетичних системах клітин хазяїна, мікроспоридії (енергетичні паразити) значно знижують його життєздатність і у разі масового розмноження поступово усувають від участі в життєдіяльності організму клітини, тканини, органи.

Рис. 38. Цикл розвитку мікроспоридії *Nosema mesneli*:

1 — спора; 2 — меронт першого покоління; 3 — меронт другого покоління; 4 — споронт; 5 — споробласт

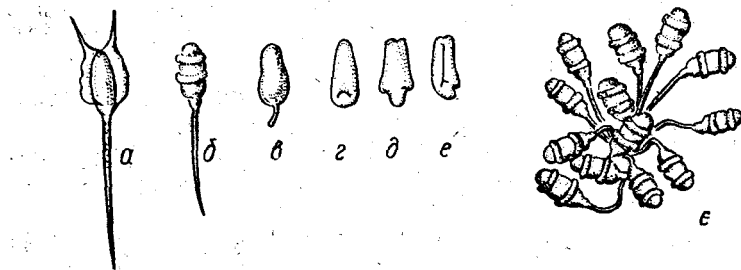


Рис. 39. Пізні форми спор мікроспоридій:

a — *Caudospora simulii*; б — *C. brevicaudata*; в — *Caudospora* sp.; г — *Golbergia*

Мікроспоридії заселяють перш за все клітини з високим рівнем обмінних процесів, наприклад секреторні або навіть пухлинні, хоча вони непричетні до виникнення пухлин. Їх навіть називають гіперпаразитами пухлин.

Патогенний вплив мікроспоридій поширюється також на весь організм хазяїна, наприклад, зараження членисто-

ногих, молюсків і риб мікроспоридами впливає на стан статевих залоз хазяїна, порушує їх функціонування та призводить до повної стерильності навіть у тих випадках, коли паразит не уражує статеву систему.

Зараження деяких комах мікроспоридами призводить до порушень таких фізіологічних процесів, як линяння, метаморфоз, діпауза тощо.

Серед мікроспоридій є види, що розвиваються лише в хазяїна одного виду, але немало й таких, які мають широке коло хазяїв.

Донедавна вважалося, що мікроспоридії проходять повний життєвий цикл в організмі одного хазяїна, проте вже одержані відомості про можливість перебігу частини життєвого циклу певних видів у двох різних хазяях. Наприклад, мікроспоридії, що паразитують у личинках кровосисних комарів, на певних стадіях життєвого циклу паразитують у дрібних ракоподібних й інших водних тваринах.

Найбільшої шкоди мікроспоридії завдають у разі масового розведення корисних для людини тварин. З давніх часів відомі мікроспоридії *Nosema bombycis*, що призводять до загибелі тутового шовкопряда, та *N. apis*, які викликають пронос у бджіл.

Близько 80 видів мікроспоридій паразитують у прісноводних і морських риб, викликаючи захворювання у цінних промислових видів (тріска, оселедець, камбала, вугор, форель тощо). Небезпека зараження риб мікроспоридами значно збільшується в умовах їх штучного розведення.

Гинуть від мікроспоридій і промислові ракоподібні (раки, краби, креветки) та об'єкти марикультури, наприклад мідії.

Нині відомо п'ять видів мікроспоридій, що уражують теплокровних тварин, які можуть заражати людину (найчастіше — це *Encephalitozoon cuniculus*). Виявлено, що 30 % хворих на СНІД гинуть саме від мікроспоридіозу.

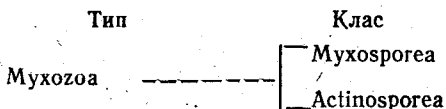
Проте мікроспоридії є також корисними для людини. Так, близько 70 % видів цих найпростіших паразитують у членистоногих і, зокрема, комах, що є кровососами, шкідниками лісу або культурних рослин.

У багатьох країнах світу мікроспоридії досліджуються з метою використання у біологічній боротьбі з шкідливими безхребетними шляхом створення на їх основі біологічних препаратів.

ТИП МІКСОСПОРИДІЇ (МУХОЗОА)

До цього типу належать найпростіші, що ведуть винятково паразитичний спосіб життя. Найбільш характерними ознаками міксоспоридій є наявність багатоядерних вегетативних стадій — плазмодіїв амебоїдного типу, диференціація їх ядер на вегетативні (соматичні) та генеративні й утворення багатоклітинних спор.

Тип включає два класи: Міксоспоридії (Myxosporaea) та Актиноміксидії (Actinosporaea):



До класу Actinosporaea належить невелика група паразитів малощетинкових червів і сипункулід, яка вивчена ще недостатньо. Розглянемо представників другого класу.

КЛАС МІКСОСПОРИДІЇ (МУХОСПОРЕА)

Усі міксоспоридії паразитують переважно в риб та деяких холоднокровних хребетних. Вони локалізуються в порожнинах внутрішніх органів і різних тканинах хазяїна;

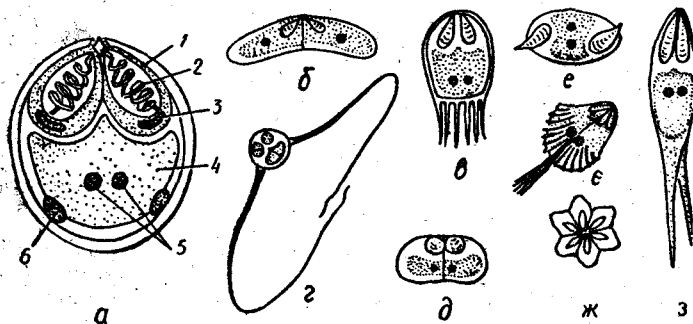


Рис. 40. Міксоспоридії — схема будови спори (а); типи спор Ceratomyxa (б); Mitrospora (в); Davisia (г); Leptotheca (д); Myxidium (е); Chloromyxum (ж); Henneguya (з);

1 — жалка капсула; 2 — жалка нитка; 3 — ядро жалкої капсули; 4 — амебоїдний зародок; 5 — його ядра; 6 — ядро ступки

можливе й внутрішньоклітинне паразитування, наприклад у ікрі риб. Описано понад тисячу видів міксоспоридій.

Життєвий цикл міксоспоридій проходить в організмі одного хазяїна, який заражається, проковтуючи спори (інвазійна стадія). Спори мають досить складну будову. Зов-

ні вони вкриті оболонкою з двох чи більше стулок, всередині біля одного полюса або на обох полюсах спори містяться особливі утвори — полярні, або жалкі, капсули та амебоїдний зародок (спороплазма) з двома гаплоїдними ядрами (рис. 40).

Найпростіші мікроспоридії мають дві стулки у вигляді напівсфер, що з'єднані по екватору швом. Стулки можуть бути сплющеними та витягнутими або утворювати на полюсах довгі тонкі вирости. Однак переважно спори мають веретеноподібну, лінзоподібну або сигароподібну форми. Іноді спора складається з трьох — шести стулок і набуває зірчастої форми (див. рис. 40).

Полярні, або жалкі, капсули — це округлі, грушоподібні або овальні утвори. Найчастіше в спорі містяться дві такі капсули, хоча в деяких видів кількість їх різна. Всю порожнину капсули займає вакуоля, всередині якої розташована спіралью скручена полярна, або жалка, нитка; один кінець її вільний, другий прикріплений до краю капсули. На передньому звуженому кінці капсули є отвір, що прикривається невеличкою кришечкою, в центрі якої є невелика ділянка — корочок, що, ймовірно, відрізняється від кришечки за хімічним складом.

Кришечки полярних капсул видаються назовні спори через спеціальні отвори в стінках стулок поблизу лінії швів. Завдяки такій будові кришечка під час надходження до травної системи безпосередньо зазнає дії травних ферментів хазяїна, які руйнують корочок. Це ймовірно й призводить до викидання (вистрілювання) жалкої нитки, однак механізм цього процесу повністю не з'ясований. На відміну від мікроспоридій полярні жалкі нитки мікроспоридій призначені не для транспорту амебоїдного зародка, а для утримання спори на стінці кишечника.

Спори мікроспоридій дуже стійкі. Відомо, що спори *Muxosoma cerebralis*, що паразитують у форелі та інших лососевих рибах, протягом 12 років залишались живими на дні висохлої водойми. Стулки спор добре витримують також дію різних хімічних речовин. Зруйнувати їх вдається лише шляхом кип'ятіння в сірчаній кислоті.

Після прикріплення спори до стінки кишечника її стулки розкриваються під дією травних ферментів хазяїна, амебоїдний зародок виходить у просвіт кишечника, а звідти потрапляє до місця паразитування. В амебоїдному зародку, що перебуває в спорі або мігрує в організмі хазяїна, гаплоїдні ядра зливаються в одне диплоїдне. Цей процес називається автогамією й веде до відновлення диплоїдності. Імовірно, що у предків мікроспоридій мали місце

справжній статевий процес і перехресний обмін хромосомами, однак у процесі історичного розвитку внаслідок паразитичного способу життя, що утруднює зустріч гамет, копуляція звелася до відновлення числа хромосом. Життєвий цикл мікроспоридій проходить з гаметиною редукцією (рис. 41).

У місці локалізації диплоїдний амебоїдний зародок росте. Його ядро багаторазово мітотично ділиться, внаслідок

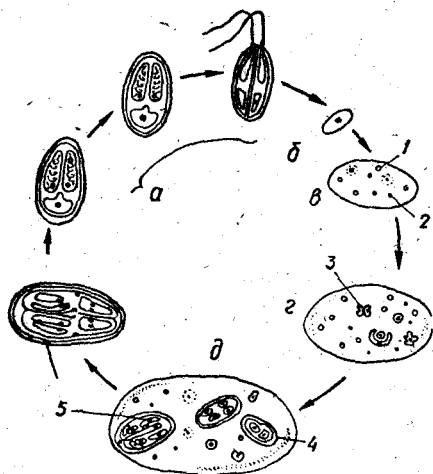


Рис. 41. Життєвий цикл мікроспоридій — спора (а); амебоїдний зародок, що вийшов із спори (б); багатоядерний плазмодій (в—д):

1 — вегетативні ядра; 2 — генеративні ядра; 3 — генеративні клітини; 4 — панспорообласт; 5 — розвиток спор

чого утворюється багато-ядерний плазмодій. Вже під час перших поділів його ядра диференціюються на вегетативні (соматичні) та генеративні. Вегетативні ядра згодом стають поліплоїдними, генеративні залишаються диплоїдними. Крупніші вегетативні ядра утворюють енергиди та беруть участь у синтезі білка, менші — генеративні ядра — енергид не утворюють і в обміні речовин участі не беруть. Отже, у мікроспоридій має місце ядерний дуалізм. Вважалося, що генеративні ядра, як і вегетативні, містяться в цитоплазмі плазмодія, однак результати електронно-мікроскопіч-

них досліджень свідчать, що навколо них є цитоплазма, оточена плазмалемою. Таким чином, у багатоядерному плазмодії, що виконує роль вегетативного тіла (соми), розташовані генеративні клітини, тобто, подібно до вольвокса, плазмодій — багатоклітинний організм.

Плазмодій рухається за допомогою лобоподій, живиться шляхом піноцитозу або утворює численні тоненькі відростки — мікроворсинки, через плазмалему яких назовні виділяються ферменти: прилеглі тканини хазяїна перетравлюються та всмоктуються мікроворсинками (прістінкове травлення). У деяких видів спостерігається фагоцитоз клітин хазяїв.

Плазмодії розмножуються нестатево шляхом поділу та зовнішнього й внутрішнього брунькування. Зовнішні брунь-

ки легко відриваються, внутрішні залишаються в материнському організмі до його загибелі (рис. 42).

Перед спороутворенням генеративні клітини (одна або кілька) оточуються ще однією мембраною, утворюючи панспоробласт. У клітинах панспоробласту ядро послідовно ділиться мітотично на вісім диплоїдних ядер, два припиняють поділ і перетворюються на соматичні ядра, які керують вегетативними функціями. Шість інших ядер діляться ще раз шляхом мейозу

(одноступеневий мейоз), утворюючи 12 гаплоїдних, що групуються по шість у споробласти, які відрізняються від панспоробластів тим, що не мають соматичних ядер. У споробластах навколо ядер локалізуються ділянки цитоплазми, і вони стають багатоклі-

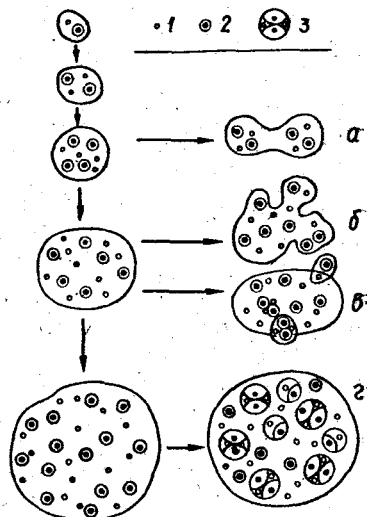


Рис. 42. Типи нестатевого розмноження мікроспоридій — поділ багатоядерного плазмодія (а), зовнішнє (б) та внутрішнє (в) брунькування, утворення панспоробластів (г), перетворення амебодітного зародка в багатоядерний плазмодій (д):

1 — вегетативне ядро; 2 — генеративна клітина з генеративним ядром; 3 — панспоробласт

тинними. З двох клітин формуються стулки, після чого ядра руйнуються, дві клітини переміщуються до одного з полюсів споробласту й з них формуються полярні капсули; ядра при цьому виштовхуються в порожнину спориде з часом дегенерують. Дві клітини утворюють зародок з двома гаплоїдними ядрами. У деяких порожнинних видів, що мають невеликі плазмодії з одним-двома вегетативними ядрами та одним-двома генеративними, генеративні безпосередньо перетворюються на споробласти, з яких розвиваються одна-дві спори, а у великих — тканинних видів — сотні й навіть тисячі спор.

Зрілі спори порожнинних мікроспоридій потрапляють у воду через кишечник або нирки, тканинних — через розрив цисти. У деяких видів спори звільняються лише після смерті хазяїна, наприклад, під час паразитування мікроспоридій у хрящовій або нервовій тканині.

У мікроспоридій виробився ряд морфологічних і біологічних адаптацій, що сприяють надходженню паразита в

організм хазяїна. Перш за все — це будова спор. У паразитів риб, що харчуються в товщі води, спори мають спеціальні вирости або слизові оболонки, які збільшують їх об'єм і зменшують питому масу, що допомагає спорам довше зависати у воді. Чим повільніше спускаються спори на дно, тим більше риб ними заражується. Існує також узгодженість між життєвими циклами паразита та хазяїна. У багатьох міксоспоридах період утворення спор припадає на час нересту хазяїна, коли велике скупчення риб на нерестовищах сприяє їх зараженню. Такий тип життєвого циклу трапляється в порожнинних міксоспоридах, що мають невеликі плазмодії й продукують невелику кількість спор.

Нещодавно виявлено, що деякі міксоспориції розвиваються зі зміною хазяїв. Так, спори паразита хрящів лососів *Muxosoma cerebralis* у забрудненій воді активно поглинаються малощетинковими червами-трубочниками з роду *Tubifex*. У організмі червів спори проникають в епітелій кишечника, де утворюють особливу стадію — актиноспору. Тривалий час вважали, що актиноспора належить до окремого класу *Actinosporea*. Риби заражуються, поїдаючи інвазованих червів.

Усі міксоспориції патогенні для своїх хазяїв: руйнують тканини та органи, в яких паразитують, крім того, часто викликають тяжку загальну інтоксикацію. Паразити, які локалізуються в порожнинах внутрішніх органів, як правило, менш патогенні, ніж тканинні. Наприклад, *Muxidium lieberkühni*, що паразитує в сечовому міхурі щуки, призводить лише до незначного руйнування стінок міхура. Паразит жовчного міхура форелі *Chloromuxus truttae* спричинює його різке збільшення, порушення функції й навіть смерть.

Різні види роду *Muxobolus* уражують зябра та інші органи переважно промислових прісноводних риб. Так, *M. сургіні* паразитує в зябрах, м'язах, нирках, печінці, селезінці коропів і викликає злоякісну анемію. *M. pfeifferi* — паразит м'язів вусача, спричинює переродження м'язів, утворення під шкірою пухлин розмірами з куряче яйце, заповнених безліччю спор і продуктами розпаду тканин (рис. 43). М'ясо риб, уражених цими міксоспоридами, непридатне для вживання в їжу. Відомі випадки масової загибелі риб від міксоспоридіозу. *Muxosoma cerebralis* викликає також масову загибель мальків форелі та лососевих. Паразит уражує хрящові тканини, в результаті чого порушується їх нормальне функціонування, особливо небезпечним є руйнування капсули навколо органа рівнова-

ги. Хворі риби втрачають здатність орієнтуватися під час руху й починають крутитися на місці. Спостерігається також викривлення хребта.

Великої шкоди завдають мікроспоридії роду *Kudoa*, що паразитують у багатьох масових видів промислових риб, таких як атлантичний оселедець, мерлуза, путасу. Їх спори мають не дві, а чотири або більше полярних капсул, плазмодій локалізується в м'язовій тканині риб. Під час промислу рибу заморожують і в такому стані зберігають.

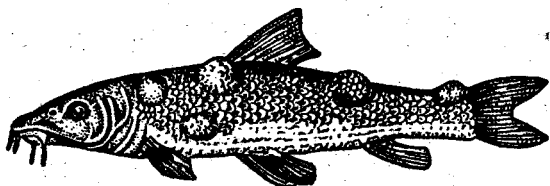


Рис. 34. Вусач із пухлинами, спричиненими мікроспоридією *Mухоболюс pfeifferi*

тривалий час, проте навіть за дуже низьких температур мікроспоридії не гинуть і зберігають життєздатність. У разі підвищення температури вони виділяють речовини, що перетворюють м'язи на драглисту масу. Особливо небезпечним патогенний вплив мікроспоридій є в ставкових господарствах, де скупченість риби створює умови для масового зараження й загибелі риб.

ТИП ВІЙКОНОСНІ, АБО ІНФУЗОРИЇ (CILIOPHORA)

Представники типу мешкають переважно у водному середовищі, серед них є також симбіотичні та паразитичні форми. Відомо близько 7,5 тис. видів інфузорій. Це організми порівняно великих розмірів (50—300 мкм); окремі види (1—3 мм) вкриті війками протягом усього життя або лише на певних фазах життєвого циклу. Для них характерний ядерний дуалізм — одне вегетативне ядро великих розмірів (макронуклеус) і одне або кілька генеративних ядер (мікронуклеус). Інфузорії розмножуються поділом або брунькуванням, а також мають особливий тип статевого процесу — кон'югацію.

Ектоплазма (кортекс) інфузорій має дуже складну будову, яку вивчено за допомогою електронно-мікроскопічних методів. У кортексі містяться різноманітні структури, що забезпечують сталість форми тіла. Зовнішня частина

кортексу — пелікула — утворена плазматичною мембраною (плазмалемою) та розташованими під нею сплющеними мішечками, які мозаїчно з'єднані між собою. У деяких видів всередині мішечків локалізовані додаткові опорні структури — білкові або просякнуті вуглекислим кальцієм полісахаридні пластинки. Під пелікулою розташовані базальні тільця (кінетосоми) всіх війок, а також зв'язані з ними утвори. У більшості інфузорій це три постійні компоненти, які відходять від кінетосоми: 1) розташований

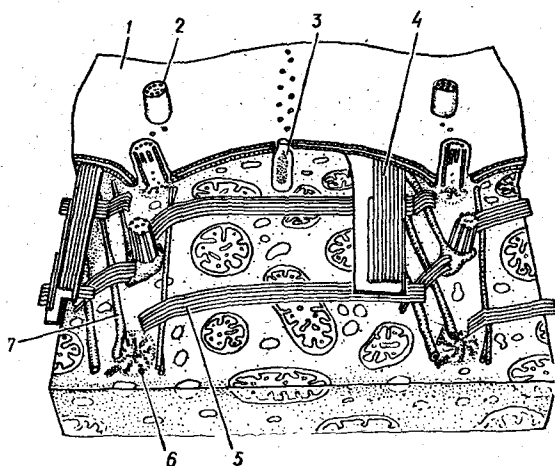


Рис. 44. Ультраструктура кортексу в Ciliata
 1 — пелікула; 2 — війки; 3 — трихоциста; 4 — поздовжні мікротрубочки; 5 — поперечні мікротрубочки; 6 — кінетосома; 7 — мікрофіламент

під пелікулою поперечносмугастий філамент, що спрямований до переднього кінця клітини; 2) група мікротрубочок, спрямованих уздовж тіла до його заднього кінця; 3) група мікротрубочок, розташована поперек тіла. Сукупність цих трубочок утворює єдиний цитоскелет, що міститься під пелікулою. Цитоскелет — ектоплазматична фібрилярна система є лише в інфузорій (рис. 44).

У пелікулі перпендикулярно до її поверхні містяться екструсоми — пухирцевидні утвори, всередині яких міститься особливий білок. Вони вистрілюються клітиною під час подразнення, багаторазово подовжуючись внаслідок розтягування білкових молекул. У більшості війчастих вони мають вигляд видовжених тілеш, добре помітних під світловим мікроскопом і називаються трихоцистами. Викидаються трихоцисти назовні під час будь-якого сильного

механічного чи хімічного подразнення, висихання тощо. Їх функцію остаточно не з'ясовано. Припускається, що вони містять отруйні речовини, які вбивають ворогів або виконують функції осморегуляції, прикріплення тощо.

Класичний об'єкт лабораторних досліджень — інфузорія туфелька (*Paramecium caudatum*) — має 5—8 тис. трихоцист. У хижих інфузорій є інші екструсоми — токсосоцисти. Вони мають вигляд капсули з оболонкою з трубочок, у порожнині якої міститься внутрішня трубка. Під час полювання ця трубка вивертається назовні, як палець рукавички, або телескопічно висувається з капсули, пронизує тіло здобичі (інші найпростіші, коловертки тощо) та впроркує в неї отруту, паралізуючи чи вбиваючи.

Війки інфузорій — оргanelи руху — за тонкою будовою не відрізняються від джгутиків. У найпростіших інфузорій вони рівномірно вкривають усю поверхню тіла, проте часто концентруються на певних ділянках або спеціалізуються, утворюючи циррі, мембрани або мембранели. *Циррі* — це пучечки або китиці з (війок, завдяки яким найпростіше може «бігати» по субстрату чи «стрибати» в товщі води.

Мембрани — це ряди війок, з'єднані між собою. У мембранелах війки розташовані в ряд, однак не сполучені одна з одною. Мембрани та мембранели забезпечують рух води до ротового отвору. Сукупність усіх війок та їх похідних називається *ціліатурою*.

Війки рухаються узгоджено. Веслоподібний рух війок складається з двох фаз — робочий удар і зворотний рух. Під час робочого удару війка згинається лише біля основи, залишаючись прямою й женучи рідину в напрямку свого руху. Під час зворотного руху вона повністю згинається, стає м'якою й проходить поблизу поверхні тіла, майже не захоплюючи воду — так здійснюється поступальний рух. Війки розташовані рядами, що називаються *кінетами*. В кожній кінеті сусідні війки перебувають у одній фазі биття, однак порівняно з сусідньою кінетою їх рух завжди трохи зсунутий за фазою, що низавається *метахронією*. Наприклад, у туфельки ряди війок, що перебувають у одній фазі руху, розташовані навскоси щодо поздовжньої осі тіла — під мікроскопом видно, що по поверхні клітини ззаду наперед неначе пробігають хвилі. Причина такого узгодження полягає не в структурі цитоплазми, а в гідродинамічних властивостях самих війок, тобто течія води, створювана однією війською, синхронізує фази руху сусідніх.

Більшість інфузорій, крім деяких ендопаразитичних форм (ряд *Astomatida*), має клітинний рот — *цитостом*. Найпростішою формою ротового апарата є термінальний

рот, що міститься на передньому кінці тіла й оточений звичайною-соматичною ціліатурою (Holophrya, Protopod). Рот більшості інфузорій розміщений на бічній частині тіла й заглиблений у вп'ячування, або перистом (вестибулюм), на дні якого відкривається клітинний рот. У деяких видів перистом веде до вузького каналу — глотки, або цитофаринксу, що закінчується в ендоплазмі (рис. 45, 46).

Ціліатура навколо ротового апарата теж диференціюється, війки зливаються у мембранели, що призначені для спрямування їжі до рота. У найпростіших інфузорій — це три паралельно розташовані мембранели з од-

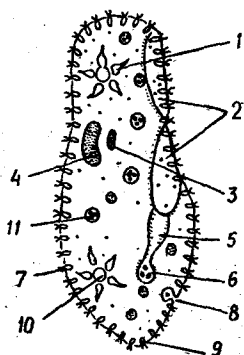


Рис. 45. Схема будови *Paramecium caudatum*: 1 — передня скоротлива вакуоля; 2 — навколоротове заглиблення (перистом); 3 — мікронуклеус; 4 — макронуклеус; 5 — глотка (цитофаринкс); 6 — клітинний рот (цитостом); 7 — війки; 8 — поришця; 9 — трихоцита; 10 — задня скоротлива вакуоля; 11 — травна вакуоля

ного боку рота й одна ундулююча мембрана — з іншого. Мембранели створюють течію води, з якою частки їжі надходять до ундулюючої мембрани, яка спрямовує їх до рота. Цей комплекс органел називається *тетрахіменіумом* (від назви інфузорії *Tetrahymena*, що має такий апарат у найбільш типовому вигляді). Навколоротову ціліатуру мають також інфузорія тувелька (*Paramecium caudatum*) і, в дещо видозміненому вигляді — сидяча сувійка (*Vorticella marginata*).

Навколоротовий апарат складнішої будови — це спіралью закручена праворуч зона навколоротових мембранел, що інтенсивно заганняють їжу до рота. Таку ротову ціліатуру мають інфузорії, які часто трапляються в прісних водоймах: *Stentor*, *Spirostomum*, *Stylonichia* тощо. Інфузорії з описаною навколоротовою ціліатурою живляться, підганяючи за її допомогою дрібні часточки їжі до рота й заковтуючи їх. Форми, що не мають навколоротової ціліатури, є переважно хижакими. Вони живляться іншими найпростішими, заковтуючи їх (*Didinium*). Деякі заковтують тонкі нитчасті водорості (*Pseudomicrothorax dubius*, *Nassula*). У цих інфузорій є складне пристосування до заковтування їжі — паличковий апарат. Він складається з сотень мікротрубочок, зібраних у правильні пучки й пластинки, які утворюють трубку, що міститься в цито-

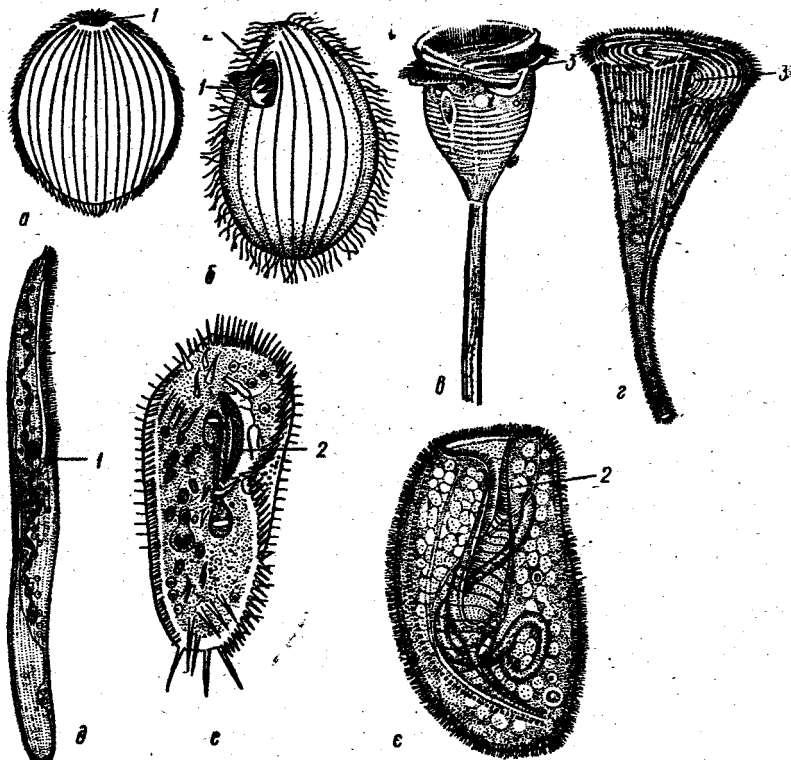


Рис. 46. Цитостом і ціліатура в інфузорій — *Holophrya* (а); *Tetrahymena pyriformis* (б); *Vorticella* sp. (с); *Stentor polymorphus* (г); *Spirostomum ambiguum* (д); *Stylonichia mytilus* (е); *Bursaria truncatella* (е):

1 — цитостом; 2 — мембранели; 3 — перистом

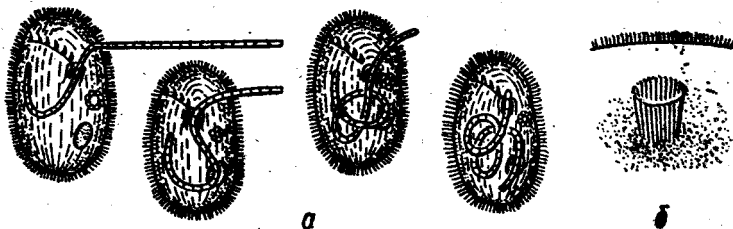


Рис. 47. *Nassula*, sp.:

а — стадії захоплення ниток синьо-зелених водоростей;
б — паличковий апарат

плазмі навколо рота та виконує опорну функцію під час заковтування цілої здобичі (рис. 47).

Сисні інфузорії (*Suctoria*) цитостому не мають, у них є багато сисних щупалець. В кожному з них розвинена трубка, що складається з пучків мікротрубочок. За її допомогою цитоплазма здобичі, що прилипає до такого щупальця, всмоктується в тіло сисної інфузорії.

Найбільш детально процеси живлення та травлення досліджені у *Paramecium caudatum*. Перистом у неї переходить у цитофаринкс, який закінчується в ендоплазмі

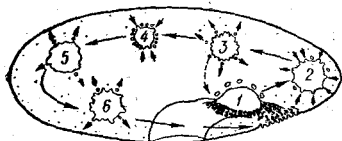


Рис. 48. Травлення в *Paramecium*:

1 — утворення травної вакуолі в цитостомі; 2—5 — різні стадії циклу травної вакуолі; 6 — травна вакуоля з рештками їжі; 7 — порошиця, через яку рештки їжі викидаються

цитостомом — сліпою кишенню, відокремленою від ендоплазми лише однією мембраною. В цій кишені накопичуються часточки їжі й формується травна вакуоля, яка відшнуровується, а на її місці утворюється нова кишеня. Травна вакуоля переміщується в тілі інфузорії, проходячи шлях від місця утворення через усе тіло, й закінчує своє

існування в клітинній порошиці, або цитопрокті.

Під час руху вакуолі в ній перетравлюється їжа. Цей процес супроводжується зміною рН середовища всередині вакуолі. До травної вакуолі транспортуються дрібні пухирці, які містять кислоту й викликають різку зміну рН (від нейтрального до кислого), що необхідно для стимуляції дії травних ферментів. Потім до вакуолі підходять і зливаються з нею лізосоми, що несуть травні ферменти. Після перетравлення їжі дрібні пухирці з поживними речовинами відшнуровуються від травної вакуолі й розподіляються по клітині, а сама вакуоля, в якій залишилися неперетравлені рештки, підходить до спеціального (обмеженого лише мембраною) отвору в пелікулі — порошиці, що розташована недалеко від перистома. Після викиду решток їжі через порошицю вакуоля розпадається на пухирці, які повертаються до цитостому й входять до складу нових травних вакуолей. Травлення у інфузорій триває від 20 хв до кількох годин (рис. 48).

Скоротливі вакуолі інфузорій, яких у однієї особини міститься одна або кілька, мають складну будову. Вакуоля — це скоротливий пухирець, що відкривається отвором (порою) назовні. В неї впадають зірчасто розташовані ампули, тобто кінці довгого тонкого каналу-провідника. Міцність та фіксоване положення цього комплексу в тілі зу-

мовлюють стрічки з мікротрубочок, що починаються від стінок видільної пори та йдуть уздовж ампул і каналів. Ці стрічки в свою чергу укріплені спірално розташованими мікротрубочками (рис. 49).

Для багатьох війчастих на певних етапах життєвого циклу характерний розвиток прикріпних апаратів. Наприклад, у *Vorticella* прикріпне стебельце утворюється особливим органом — *скопулою*. Це чашеподібна, оточена валиком заглибина на задньому (протилежному від рота)

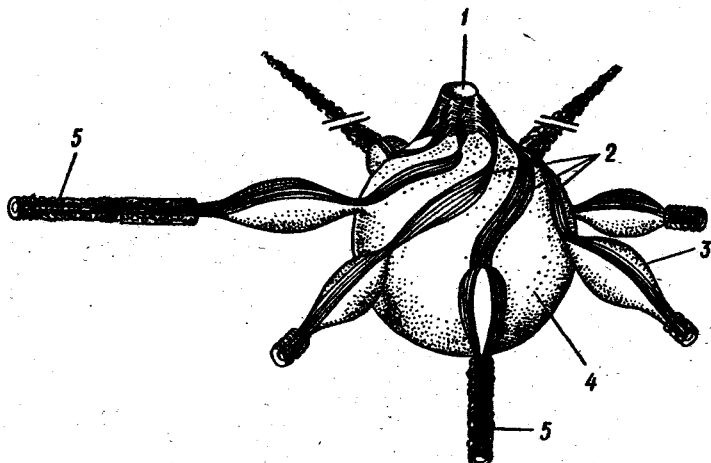


Рис. 49. Схема будови скоротливої вакуолі *Paramecium*:
1 — пора; 2 — стрічки мікротрубочок; 3 — ампули; 4 — скоротлива вакуоля; 5 — провідні канали

полюсі клітини, де містяться численні нерухомі війки. Цей утвір може видовжуватися та перетворюватися на стебельце. У ектопаразита риб *Trichodina* є спеціальний присосок, побудований з періодично повторюваних білкових структур (рис. 50).

Нестатеве розмноження інфузорій має характер поділу. Під час поділу мікронуклеус ділиться мітотично, макронуклеус перешнуровується навпіл. Невідомо, як при цьому розподіляються хромосоми в дочірніх ядрах — випадково (амітоз) чи якимось іншим чином. У процесі поділу цитоплазми, як правило, поперек тіла утворюються по два нові перистоми, рота, глотки, деякі органиди розподіляються між дочірніми клітинами з відновленням тих структур, яких не вистачає. В ендоплазмі утворюються кінетосоми, що мігрують до плазмалеми, де з них розвиваються війки.

Якщо поділ клітини нерівномірний, він має характер брунькування. Брунькування характерне для сидячих форм, від яких відбруньковуються розселювані стадії — бродяжки. У сисних інфузорій такі бродяжки утворюються в спеціальній камері всередині тіла, причому з материнським організмом їх з'єднує стебельце — своєрідний аналог плаценти, а потім через спеціальний отвір виходять назовні.

Під час статевого процесу інфузорії злипаються бічними поверхнями, в області цитостому в них виникає цитоплазматичний місток. Статевий процес (кон'югація) не

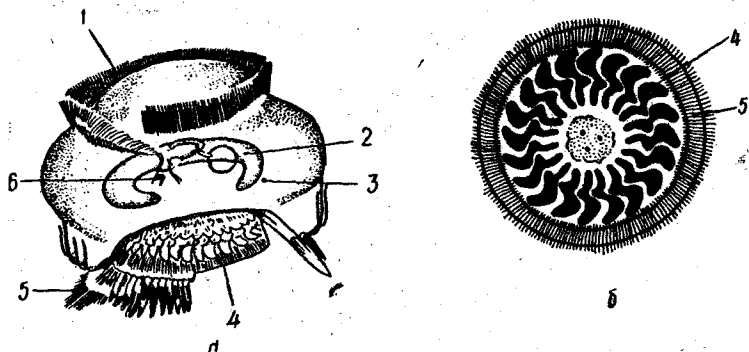


Рис. 50. Схема будови (а) та прикріпний апарат (б) інфузорій роду *Trichodina*:

1 — навколоротова ціліатура; 2 — макронуклеус; 3 — мікронуклеус; 4 — прикріпний апарат; 5 — базальний віночок війок; 6 — цитостом

супроводжується утворенням гамет, замість них зливаються гаплоїдні ядра. Цікаво, що особини одного й того ж виду кон'югують тільки з особинами, які належать до комплементарного типу парування. Таких типів у *P. caudatum* налічується 40, причому паруватися вони можуть лише в певних комбінаціях. Інфузорії, що належать до одного типу, не кон'югують між собою. Інфузорії комплементарних типів парування пізнають одна одну за допомогою спеціальних біологічно активних речовин — *гамонів*, що виділяються ними в зовнішнє середовище. Ці речовини змінюють властивості поверхні клітини комплементарної особини, зумовлюючи кон'югацію.

Кон'югація в різних видів різниться деталями, однак відбувається за загальною схемою. У тифельки цей процес починається з того, що мікронуклеус збільшується, а макронуклеус розсмоктується. Мікронуклеус ділиться мейотично, з чотирьох гаплоїдних ядер, що утворилися, три розсмоктовуються, четверте мітотично поділяється на

стаціонарне (жіноче) та мігруюче (чоловіче) ядра — пронуклеуси. Партнери обмінюються мігруючими ядрами, кожне з яких зливається зі стаціонарним ядром іншої особини з утворенням диплоїдного ядра (синкаріон), після чого особини розходяться.

Потім синкаріон шляхом послідовних мітозів утворює вісім ядер, з яких три гинуть, одне стає мікронуклеусом, а чотири — зачатками макронуклеусів. Внаслідок поділу мікронуклеуса ці протоплазми утворюють дві клітини з одним мікронуклеусом і двома зачатками макронуклеусів

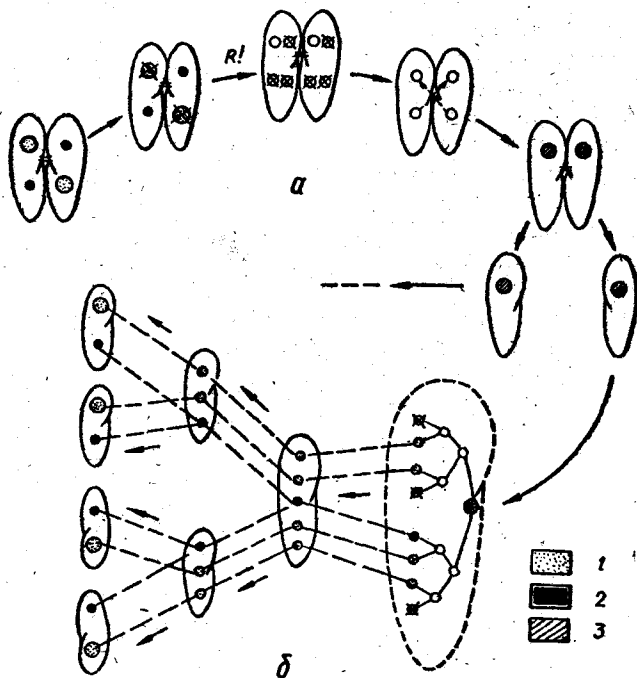


Рис. 51. Послідовні стадії змін ядерного апарата (а) та його відновлення (б) у *Paramecium caudatum* у процесі кон'югації:

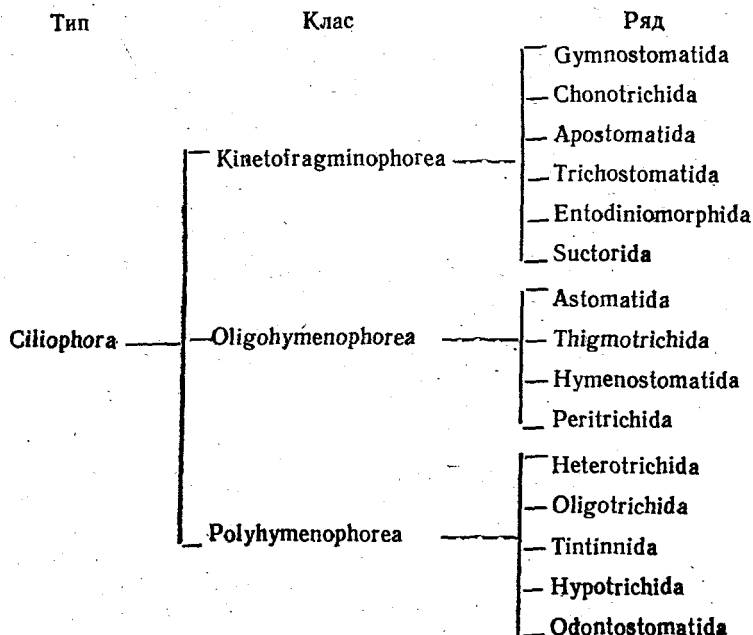
1 — макронуклеус; 2 — мікронуклеус; 3 — синкаріон; Р1 — редуційний поділ

(цей процес повторюється). Зрештою, утворюються чотири клітини, кожна з яких містить по одному мікронуклеусу та одному зачатку макронуклеуса (обидва ядра диплоїдні). У зачатку макронуклеуса більшість хромосом гине, а ті, що залишилися, розпадаються на дрібні ділянки — окремі гени, більша частина яких також руйнується. Потім почи-

нається інтенсивний синтез ДНК, що веде до збільшення числа генів, що залишилися, в сотні та тисячі разів. Отже, хоча макронуклеус поліплоїдний, в ньому залишається лише невелика частина (1,6 %) генома мікронуклеуса (рис. 51).

Цикл розвитку інфузорій проходить з гаметиною редукцією. Його особливості — відсутність гамет і ядерний дуалізм. Якщо інфузорія не має партнера для кон'югації, статевий процес відбувається автогамно, тобто мігруюче та стаціонарне ядра зливаються всередині однієї особи. Біологічний зміст кон'югації — обмін спадковим матеріалом між особинами, що веде до комбінаційної мінливості. Істотне значення має також відновлення макронуклеуса: під час поділів кількість генів у ньому зменшується, що сповільнює розвиток і ріст інфузорій.

Система інфузорій за останні роки зазнала численних переробок, пов'язаних з новими електронно-мікроскопічними дослідженнями, які поглибили знання про їх будову. Було запропоновано кілька варіантів класифікації інфузорій, але єдиної, загально визнаної системи досі ще не існує. На сьогодні найбільш поширеною є класифікація, в основу якої покладено організацію ротової циліатури інфузорій. За цією системою тип поділяється на три класи:



КЛАС КІНЕТОФРАГМІНОФОРЕІ (KINETOFRAGMINOPHOREA)

До цього класу належать найбільш примітивні інфузорії, тіло яких рівномірно вкрите війками. Навколо їх рота немає мембранел. Розташовані поблизу від цитостома війки у багатьох видів розвинені краще, ніж на інших частинах тіла. Рот у представників цього класу термінальний або зміщений до бічної поверхні тіла. У багатьох з них добре розвинений паличковий апарат навколо рота. До цього класу належать шість рядів.

Ряд Голороті (*Gymnostomatida*)

Це переважно хижі війчасті, рот яких міститься на верхній клітині, як правило, на передньому кінці тіла, перистома немає (рис. 52). *Didinium nasutum* — невелика (110—150 мкм) прісноводна інфузорія з хоботоподібним переднім кінцем тіла, що закінчується ротом. Дідіній полює переважно на туфельок, які за розмірами більші за нього. Спочатку він угвинчується в тіло жертви за допомогою хоботка, а потім, розширюючи рота, заковтує туфельку повністю, сильно роздуваючись. Здобич перетравлюється протягом 2 год. За добу дідіній з'їдає 12 туфельок.

У капілярних ходах між піщинками морського дна мешкають червоподібні види роду *Trachelocerca*. Вони живляться іншими піщаними (псамофільними) інфузоріями. Цікаво, що війчасті різних систематичних груп, що мешкають у піску, мають червоподібне тіло — пристосування до руху в дуже вузьких (капілярних) порожнинах між піщинками.

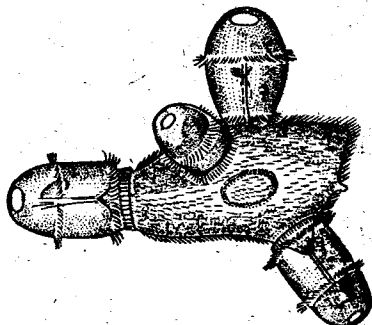


Рис. 52. Ряд *Gymnostomatida*: *Didinium nasutum*, які поїдають інфузорію туфельку

Ряд Хонотрихіди (*Chonotrichida*)

До цього ряду належать сидячі інфузорії, що мешкають на ракоподібних, наприклад, зябрових кришечках бокоплавів. Вони — не паразити, живляться дрібними частинками, які відфільтровують з води; ракоподібних використовують як засіб пересування та схованку від ворогів.

На тілі дорослих особин війки містяться лише на особливому навколоротовому утворі — комірці. Вони заганяють їжу до рота. Хонотрихіди розмножуються брунькуванням з утворенням вкритих війками бродяжок, що розселяються. На зябрових пластинках бокоплавів живе *Spirochona gemipara* (рис. 53).



Рис. 53. Ряд Chonotrichida: *Spirochona gemipara* на зябрових пластинках бокоплава

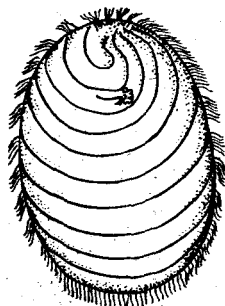


Рис. 54. Ряд Apostomatida: *Foettingeria*

Ряд Апостоматиди (*Apostomatida*)

Представники цього ряду — ендобіонти ракоподібних, кільчастих червів і кишковопорожнинних. Вони мешкають переважно в кишечнику хазяїв, живлячись їх їжею. Цитостом і глотка апостоматид сильно редуковані (рис. 54). Цисти інфузорії *Spirorhiza subparasitica* сидять на ніжці на поверхні тіла різних дрібних планктонних рачків. Коли морський гідроїдний поліп з'їдає рачка, з цист виходять дрібні інфузорії, що інтенсивно живляться перетравлюваним поліпом рачком (стадія трофонту). За годину вони збільшуються в три-чотири рази й через деякий час викидаються поліпом разом із залишками рачка в навколишнє середовище. Трофонт підпливає до основи поліпа, де прикріплюється до підшови та інцистується (стадія гамонту). Гамонт не живиться, а всередині цисти розмножується поділом із утворенням дрібних бродяжок, що виходять з цисти, плавають й інцистуються на поверхні тіла планктонних рачків.

Ряд Трихостоматиди, або Волосинкороти (*Trichostomatida*)

До цього ряду належать інфузорії, що живляться бактеріями, мешкають у ґрунті або водоймах, а також паразитичні форми. Їх цитостом міститься на дні спеціаль-

ної заглибини, в яку за допомогою спеціалізованих мембранел заганяється їжа. Трихостоматиди можуть легко інцистуватися. *Balantidium coli* мешкає в товстих кишках людини, живлячись бактеріями, зернятками крохмалю та іншими органічними частками (рис. 55). Інколи балантидій проникає в стінки кишечника, де живиться червонокривцями та іншими клітинами хазяїна, викликаючи кривавий пронос. Його інвазійна стадія — циста, що виходить

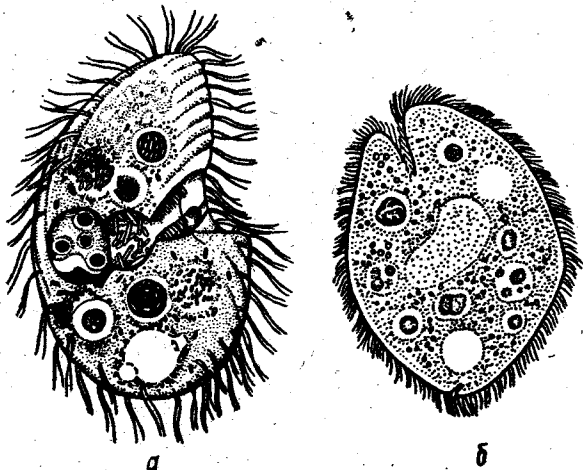


Рис. 55. Ряд *Trichostomatida*:
 а — *Colpoda*; б — *Balantidium coli*

у зовнішнє середовище. Балантидій звичайно мешкає в кишечнику свиней, не викликаючи у хазяїв ніяких захворювань. Очевидно, основний хазяїн цього виду — свиня, а людина інвазується випадково.

Ряд Ентодінієморфні (*Entodiniomorpha*)

Представники цього ряду мешкають як ендобіонти в рубці жуйних парнокопитних (*Entodinium*, *Epidinium*, *Orhgyoscolex* та ін.), кишечнику коней (*Spirodinium*), товстій та сліпій кишках людиноподібних мавп (*Troglodytella*). Вони живляться переважно бактеріями. Перетравлюючись, наприклад у сичузі парнокопитних, вони є для хазяїна додатковим джерелом білка. У цих інфузорій, крім звичайних війок, часто утворюються циррі або складно побудовані органоїди кортексу, що формують шипоподібні вирости (рис. 56). Ентодінієморфи не виявляють помітного впливу на хазяїв: у тварин, позбавлених цих війчастих,

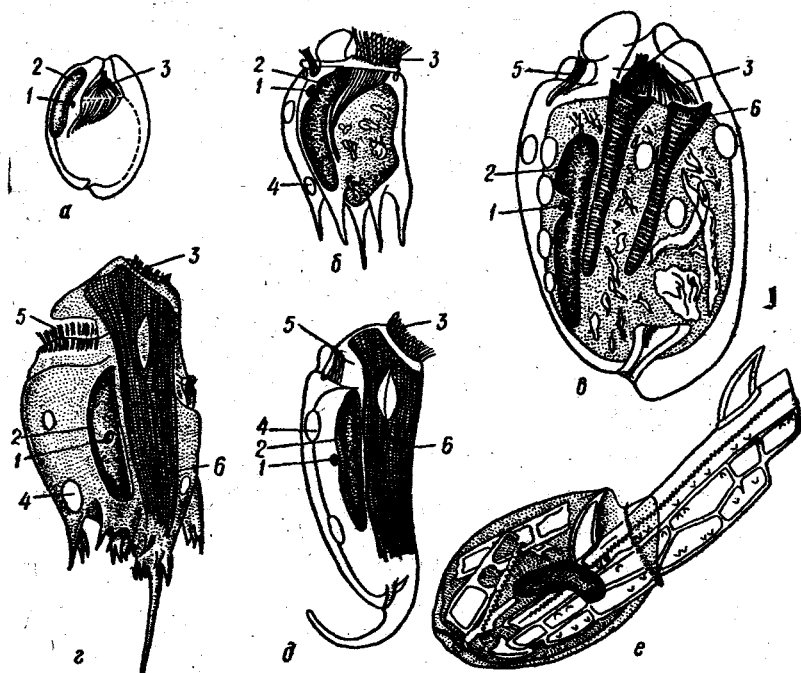


Рис. 56. Ряд Entodiniomorpha — *Entodinium simplex* (а); *Anoplo-dinium denticulotum* (б); *Polyplastron multivesiculatum* (в); *Ophryoscolex caudatus* (г); *Epidinium ecaudatum* (д); *Anoplo-dinium bubalidis*, що поглинає часточку деревини (е):

1 — мікронуклеус; 2 — макронуклеус; 3 — навколоротова зона мембранел; 4 — скоротлива вакуоля; 5 — війки; 6 — скелетні пластинки

не спостерігається будь-яких змін у травленні та інших фізіологічних процесах. Останнім часом з'ясовано, що ці інфузорії в екстремальних умовах є джерелом води для своїх хазяїв.

Ряд Сисні інфузорії (Suctorida)

Інфузорії ряду — сидячі хижачки, що не мають війок і полюють за допомогою шупалець. Відомо близько 100 видів, що об'єднуються в ряд Suctorida. Це переважно сидячі поодинокі та колоніальні види. Деякі представники ряду мешкають як ендобіонти в кишечнику коней (*Alantosome*). Сисні інфузорії мають ловильні та сисні шупальця (рис. 57). Ловильні вбивають здобич за допомогою токсост, при цьому цитоплазми жертви та хижачка зливаються. Сисні шупальця розширені на кінці, крім токсост,

мають трубку всередині, вистелену мікротрубочками: цитоплазма здобичі втягується в трубочку, а потім фагоцитуюється. Розмножуються сисні інфузорії зовнішнім або внутрішнім брунькуванням, у результаті якого виникає вкрита війками бродяжка, що деякий час плаває, а потім

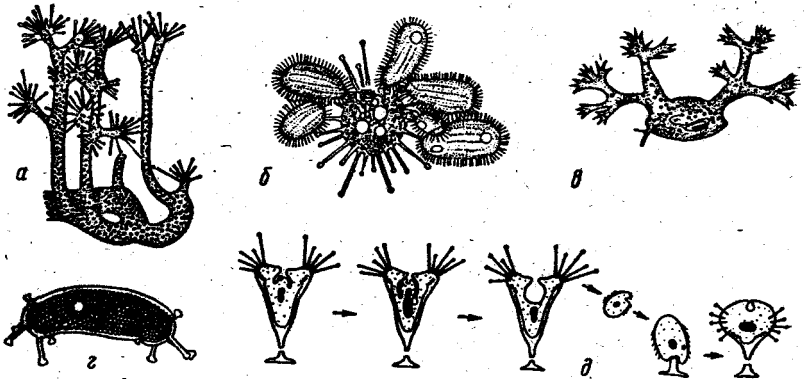


Рис. 57. Ряд Suctorida:

а — *Dendrosoma radians* (колоніальна форма); б — *Sphaerophrya magna*, що висмоктує одвочасно п'ять інфузорій; в — *Dendrocometes paradoxus*; г — *Allantosoma intestinalis* з кишечника коня; д — схема брунькування *Acinetes*

прикріплюється до субстрату, втрачає війки та перетворюється на дорослу сисну інфузорію. У прісних водоймах поширені види роду *Sphaerophrya*.

КЛАС ОЛІГОГІМЕНОФОРЕІ (OLIGOHYMENOPHOREA)

До цього класу належать інфузорії, що мають в області ротового отвору війчастий передротівий апарат, який складається з трьох мембранел з одного боку і однієї ундулюючої мембрани — з другого. Цей комплекс органел називається тетрагіменіумом — від назви інфузорії *Tetrahymena*, що має цей апарат у найбільш типовому вигляді (див. рис. 46). Інфузорії цього класу мають рівномірний війчастий покрив, або війки, що утворюють лише навколоротову спіраль. До класу *Oligohymenophorea* належать чотири ряди.

Ряд Безроті (Astomatida)

Представники ряду — ендопаразити різноманітних безхребетних (турбеларії, кільчаки, м'якуни, голкошкірі) та земноводних, однак більшість видів мешкає в олігохетах.

Рота вони не мають, живляться осмотично, мешкають у кишечнику хазяїв, мають видовжене тіло, часто прикріпні структури у вигляді гострих зубчиків, ребер, що виступають, тощо (рис. 58). Розмножуються вони брунькуванням із утворенням інвазійних стадій — бродяжок. У паразитів кишечника амфібій видів роду *Nartophrya* на передньому кінці тіла є присосок. Цист безроті не утворюють.

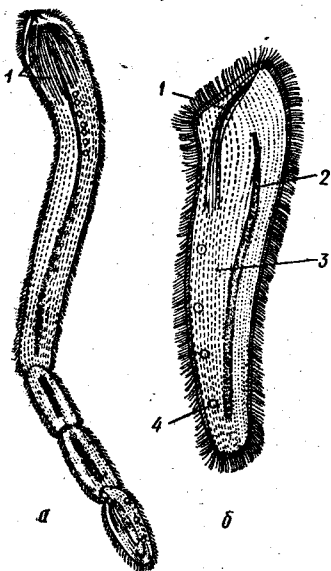


Рис. 58. Ряд *Astomatida* — *Radiofruga hoplites*, що часто утворює ланцюжок особин (а); *Mesnilella maritimi* (б):

1 — скелетні промені; 2 — макронуклеус;
3 — мікронуклеус; 4 — скоротлива вакуоля

Ряд Тігмотрихіди (Thigmotrichida)

Тігмотрихіди — ендобіонти моллюсків і кільчаків. Їх рот міститься в задній частині тіла, а в передній розміщений спеціальний прикріпний апарат із поздовжніх рядів війок, наприклад у *Nyrosomides*.

Ряд Гіменостоматиди (Hymenostomatida)

Представники ряду мають спеціальний ротовий апарат з трьома мембранелами та ундулюючою мембраною. До них належать планктонні форми, що живляться бактеріями, — інфузорія туфелька, *Paramecium caudatum*. У культурі її розводять як корм для акваріумних риб і об'єкт різноманітних досліджень. Іхтіофтіріус (*Ichthyophthirius multifiliis*) — паразит риб, що часто спричинює загибель молоді коропа та інших цінних прісноводних видів. Його інвазійна стадія — дуже дрібні (200—300 мкм) бродяжки, які проникають у шкіру або зябра, де живляться кліти-

нами хазяїна за допомогою розташованого на передньому кінці тіла рота, перетворюючись на трофонт, який швидко досягає розмірів до 1 мм у діаметрі й виявляється у вигляді білястої плями на шкірі риби. Трофонт виходить з покривів риби та деякий час плаває за допомогою війок, що вкривають все його тіло, потім інцистується на підвод-

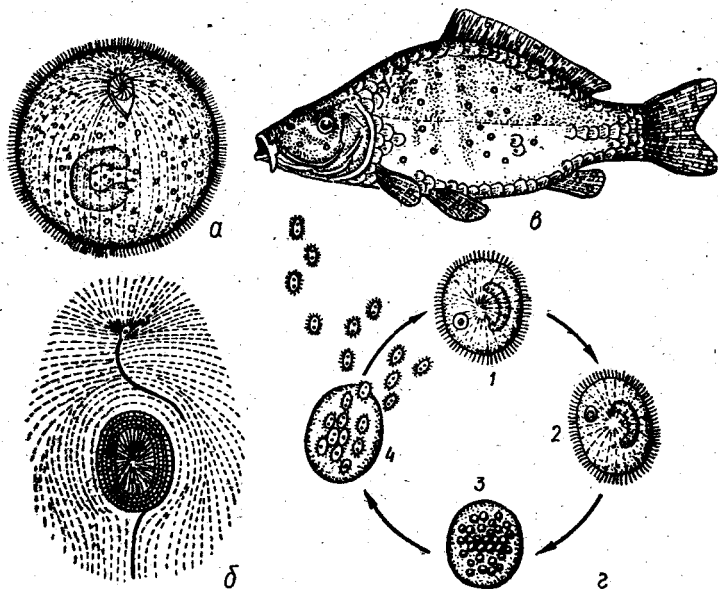


Рис. 59. Ряд Hymenostomatida: *Ichthyophthirius multifiliis* — дорослий паразит (а); передній кінець з ротом (б); короп, що заражений іхтіофтіріусом (в); цикл розвитку (г):

1 — інфузорія, що вийшла зі шкіри риби; 2 — інфузорія перед інцистуванням; 3 — палинтомічний поділ в цисти; 4 — вихід бродяжок із цисти

них предметах. Усередині цисти шляхом поділів утворюється до 2 тис. бродяжок, що виходять у воду та інвазують рибу (рис. 59).

Ряд Коловійчасті (Peritrichida)

Більшість видів цього ряду — сидячі фільтратори, поодинокі та колоніальні; відомі також паразитичні форми. До цитостома прямує ряд війок, спіралью закручених ліворуч (див. рис. 46).

У прісноводної сувійки (*Vorticella nebulifera*) є стебельце, яким вона прикріплюється до субстрату. Воно може скорочуватися під час подразнення. На передньому

кінці розташований навколоротовий диск, на якому містяться війки, а в центрі диска — воронка, що веде до рота. Прісноводна сувійка має великий ковбасоподібний макронуклеус, мікронуклеус і скоротливу вакуолю без привідних каналців. Розмножується вона брунькуванням, бро-

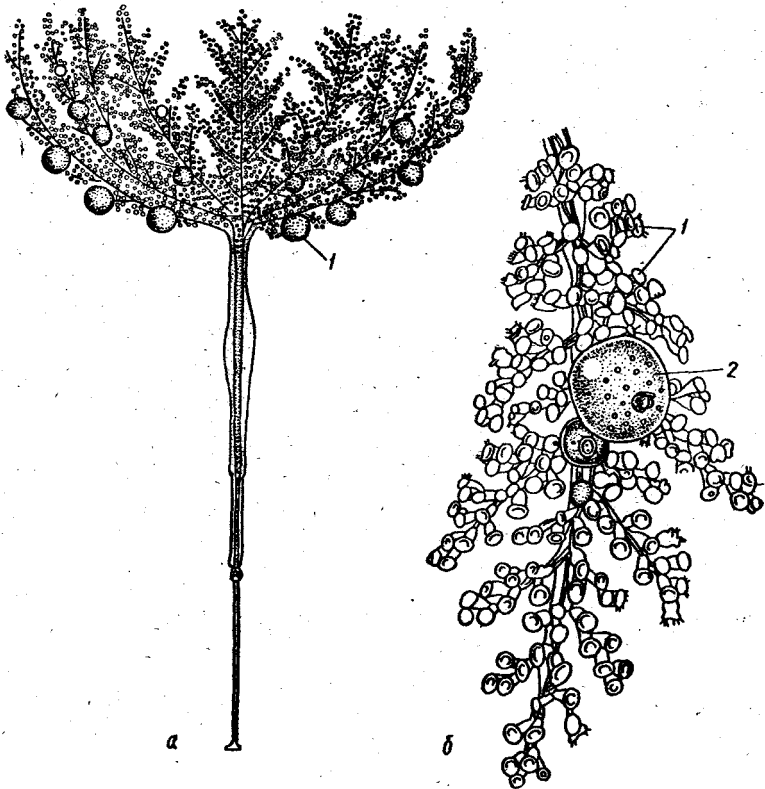


Рис. 60. Ряд Peritrichida: колоніальна інфузорія *Zoothamnium arbuscula*:

а — загальний вигляд; б — частина колонії з мікрозоидами (1) та макрозоидами (2) на різних стадіях росту

дяжка має віночок війок поблизу заднього кінця тіла. Бродячкою може стати й доросла особина, що вбирає стебельце. Наприклад, кон'югація відбувається між двома бродяжками або бродячкою та сидячою особиною.

Більшість коловійчастих утворює колонії: після брунькування особини залишаються з'єднаними стебельцями. Колонія *Zoothamnium arbuscula* досягає довжини 2—3 мм, вона має спільне стебельце, розгалужене у верхній части-

ні на дев'ять гілок, від яких відходять гілочки другого порядку з інфузоріями. Всі стебельця здатні до скорочування. На гілочках містяться особини двох видів: дрібні, що нагадують сувійок (мікрозоїди), та великі (макрозоїди). Мікрозоїди живляться та розмножуються брунькуванням. Макрзоїди одержують поживні речовини через цитоплазматичні містки від інших особин колонії: рот у них не функціонує, травних вакуолей немає. Макрзоїд утворює віночок війок, залишає колонію й деякий час плаває, потім осідає на субстрат, утворює стебельце та кілька мікрозоїдів, що починають житися: виникає нова колонія. Колонії цього виду досить звичайні у стоячих прісних водоймах (рис. 60).

Поряд із сидячими відомі також рухомі форми перитрих. Різні види роду *Trichodina* мешкають на поверхні тіла риб і гідр (див. рис. 50). Крім навколоротової ціліатури, вони мають ще й базальний віночок війок, за допомогою якого рухаються по поверхні тіла хазяїна, а також складної будови прикріплювальний диск (присосок); поза організмом хазяїна вони швидко гинуть. Триходини не паразити, вони підганяють війками до рота й поїдають бактерій та інших одноклітинних, однак у разі масового розмноження завдають шкоди риbam. У місцях прикріплення інфузорій до шкіри виникають виразки, через які в тіло хазяїна проникають патогенні мікроорганізми; скупчення триходин на зябрах порушує дихання риб.

КЛАС ПОЛІДИМЕНОФОРЕІ (POLYNUMENOPHOREA)

Інфузорії цього класу характеризуються наявністю спірално закрученої праворуч зони численних навколоротових мембранел. Крім навколоротової спіралі, є війки, які або рівномірно вкривають усе тіло, або утворюють різноманітні циррі переважно на черевному боці. До цього класу належать п'ять рядів.

Ряд Різновійчасті (Heterotrichida)

Представники ряду вільноживучі планктонні та бентосні сидячі форми. Все тіло цих інфузорій вкрите коротенькими війками, а навколоротові мембранели складаються з довших війок. За будовою та способом буття ці дві групи війок не відрізняються одна від одної.

Інфузорії роду трубочів (*Stentor*) — одні з найбільших (до 2—3 мм) серед війчастих прісних водойм. Їх тіло має лічкоподібну форму з стебельцем на задньому кінці, яким

тварини можуть прикріплюватися до субстрату. Під час подразнення стентор різко скорочується, набуваючи майже кулястої форми. Живляться вони, як і інші представники ряду, бактеріями, цитоплазма має багато вакуолей: крім скоротливої та травних, є ще вакуолі з клітинним соком. Тіло *S. polytrichus* нерідко має зелений колір внаслідок того, що у ньому оселяються одноклітинні симбіотичні зелені водорості. У *S. coeruleus* тіло забарвлене в голубий колір завдяки пігменту, що міститься в гранулах. Деякі різновійчасті (*Blepharisma*) мають пігменти червоного кольору. До вільноплаваючих прісноводних видів належать також крупна (до 2 мм) овальна інфузорія *Bursaria truncatella* та червоподібні види роду *Spirostomum* (див. рис. 46).

Сидячі види (*Eufolliculina* та ін.) мешкають у своєрідних будиночках із виділеної ними органічної речовини. Перистом витягнутий у вигляді пари крилоподібних виростів, оточених мембранелами.

Ряд Маловійчасті (*Oligotrichida*)

Це дрібні інфузорії, що мешкають переважно в товщі води. Серед них є бентосні форми та ендобіонти кишечника морських їжаків. Їх навколоротові мембранели розви-

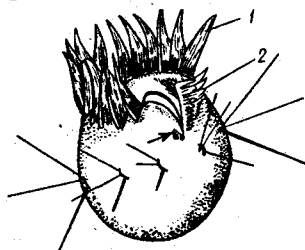


Рис. 61. Ряд *Oligotrichida*:
схема будови *Halteria*:

1 — довгі мембранели, що слугують для плавання; 2 — короткі мембранели, що підганяють їжу до ротового отвору.

нені дуже сильно й виконують не лише трофічну, а й рухову функцію; війки на тілі сильно редуковані, часто зібрані в пучечки, як у *Halteria* (рис. 61).

Ряд Тінтініди (*Tintinnida*)

До цього ряду належить понад 300 видів морських планктонних форм. Їх ціліатура нагадує ціліатуру маловійчастих. Тіло тінтінід міститься всередині легкого, але міцного будиночка з органічної речовини, в яку можуть бути вкраплені неорганічні частки (наприклад, *Tintinnopsis*). Кілька видів ряду мешкає в Байкалі.

Ряд Черевовійчасті (Hyptrichida)

Цей ряд об'єднує дорсовентрально сплюснених придонних інфузорій. На вентральному (черевному) боці тіла містяться масивні ніжки зі злиплих війок — циррі, за допомогою яких тварина бігає по субстрату. Також є зона мембранел навколо рота та невеликі дорсальні (спинні) війки. До ряду належить досить велика (0,3 мм) прісноводна інфузорія стилоніхія (*Stylonichia mytilus*), що має широкий діапазон живлення — від найпростіших (джгутикові, дрібні інфузорії) до бактерій (див. рис. 46).

Ряд Зубовійчасті (Odontostomatida)

До ряду належать дуже спеціалізовані інфузорії, що мешкають переважно в сапропелі (мул із решток діатомових водоростей). Їх тіло сплюснене з боків, кортекс має тверді опорні елементи, що утворюють панцир, на якому є відростки у вигляді зубців.

Війки зубовійчастих редуковані, є лише кілька мембранел поблизу рота та коротенькі поодинокі війки, розкидані по тілу. Представник ряду — *Discomorpha* (рис. 62).

Війчасті — одні з найбільш складно побудованих одноклітинних організмів. Імовірно, вони походять від джгутикових внаслідок трьох ароморфозів — ядерний дуалізм, полімеризація джгутиків і виникнення війчастого типу руху, а також ускладнення будови кортекса. Ядерний дуалізм, що забезпечує розподіл вегетативної та генеративної функцій, привів до виникнення спеціалізованого макронуклеуса з високим ступенем

плоідності частини його генома, що в свою чергу прискорило синтез білків і відповідно ріст із загальною інтенсифікацією функцій. Війчастий рух виявився перспективним для плавання (планктонні форми) та пересування по субстрату за допомогою зближених війок — циррі (бентосні форми). Мембранели, утворені рядами війок, є ефективним апаратом фільтрації поживних часток з води та їх

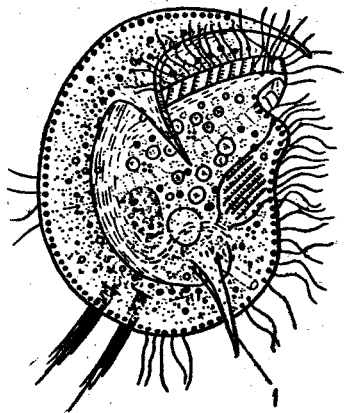


Рис. 62. Ряд Odontostomatida: *Discomorpha* з нипоподібними відростками (1)

транспорту до цитостома. Опорні структури кортекса — своєрідний цитоскелет, що надає тілу постійної форми та гнучкості. Війчасті опанували всі типи водойм і більшість біотопів у них (товща води, мул, піщане дно тощо). Крім фільтраторів, відомі хижачки, що заковтують велику за розмірами здобич (*Didinium*) або висмоктують її (сисні інфузорії).

Багато інфузорій із різних груп перейшли до екзо- або ендобіозу. Вони використовують тіло хазяїна як середовище існування, однак живляться переважно бактеріями, а не поживними речовинами хазяїна. На основі такого способу життя виникають різні форми паразитизму — факультативний тканинний паразитизм облігатних ендобіонтів (*Valantidium*), облігатний паразитизм у покривах тіла риб (*Ixthioftriys*) або порожнинний паразитизм переважно в кишечнику червів (астоматиди). Слід зазначити, що серед війчастих число видів — справжніх паразитів незначне; більшість форм, які вважаються паразитичними, насправді є екзо- або ендобіонтами.

ПІДЦАРСТВО БАГАТОКЛІТИННІ (METAZOA)

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА

Багатоклітинні характеризуються тим, що їх тіло складається з багатьох клітин та їх похідних. Проте на відміну від колоній найпростіших, до складу яких також входить велика кількість клітин, у тілі Metazoa клітини диференційовані й виконують різні функції. Вони втрачають свою індивідуальність, стають частинами складного організму, й, об'єднуючись для виконання певних функцій у більшості багатоклітинних, утворюють тканини: епітеліальну, сполучну, м'язову, нервову. Тканини в свою чергу утворюють складні органи та системи органів, які працюють в організмі узгоджено, й він функціонує як єдине ціле. Отже, характерною ознакою Metazoa є поява спеціалізованих тканин, органів і систем органів.

Особливістю багатоклітинних на відміну від колоній найпростіших є багат шарове розташування їх клітин, за якого зовнішні клітини утворюють суцільний шар, що відокремлює тіло тварини від зовнішнього середовища. В такий спосіб у багатоклітинних виникає внутрішнє середовище організму, де містяться всі клітини його тіла й підтримується постійність фізико-хімічних параметрів.

Багатоклітинним тваринам властиве нестатеве та статеве розмноження, проте переважаючою формою, а в деяких групах і єдиною, є статеве.

Нестатеве (вегетативне) розмноження багатоклітинних — це форма розмноження без участі статевих клітин. Воно може відбуватися двома способами: поділом (поперечним, поздовжнім або неупорядкованим) та брунькуванням (внутрішнім або зовнішнім).

Усі багатоклітинні розмножуються статевим способом (інколи партеногенетично). Статеве розмноження у багатоклітинних здійснюється за допомогою спеціальних *генеративних (статевих)* клітин. Решта клітин — соматичні. Соматичні клітини у них диплоїдні, а гамети, що утворюються з генеративних клітин, — гаплоїдні — гаметична редукція (див. рис. 22). Характерною особливістю статевого процесу багатоклітинних є оогамія: яйцеклітини (макрогамети) та сперматозоїди (мікрогамети) різняться не

лише за розмірами, а й за структурою. Сперматозоїд у типовому випадку має будову дещо видозміненого джгутиконося. Нерухомий сперматозоїд має назву спермію (нематоди, десятиногі раки тощо). Яйцеклітини (яйця) нерухомі, позбавлені джгутиків і мають переважно сферичну форму. Деякі з них рухаються амебоїдно (наприклад, у гідри). В цитоплазмі яйцеклітин більшості тварин містяться жовточні гранули — запаси поживних речовин (білків, полісахаридів, жирів), а також нуклеїнові кислоти, ферменти. Лише у нижчих груп яйця не мають жовтка. В яйцеклітині розрізняють два полюси: *анімальний*, де містяться ядро та зона інтенсивного обміну речовин, і протилежний — *вегетативний*.

Яйце оточується однією або кількома оболонками. Склад і будова цих утворів у різних тварин неоднакові.

Особливою формою розмноження, яка виникла на базі статевого розмноження, є партеногенез, за якого новий організм утворюється з незаплідненого яйця.

Життєвий цикл в усіх Metazoa характеризується складним індивідуальним розвитком — онтогенезом, в процесі якого із заплідненого яйця утворюється дорослий організм.

Онтогенез багатоклітинних складається з ряду етапів. Спочатку утворюються гамети (гаметогенез). При цьому недиференційовані диплоїдні клітини мейотично діляться й утворюються гаплоїдні яйцеклітини та сперматозоїди. Після запліднення починається дробіння яйця, яке має характер палінтомічного поділу. Дробіння завершується утворенням одношарового зародка — бластули. Після закінчення дробіння клітина ділиться монотомічно, починаються процеси диференціації та переміщення клітин (гастрюляція), які спочатку приводять до утворення двох або трьох зародкових листків (ектодерми, ентодерми та мезодерми), а пізніше — зачатків органів. Від цієї схеми відрізняється онтогенез первинних багатоклітинних (Protetazoa), які не мають зародкових листків. Значна частина онтогенезу (ембріональний розвиток) проходить під покривом яйцевих оболонок (або в тілі материнського організму). Після виходу з яйця (або народження) починається постембріональний розвиток, який буває прямим (коли молодий організм подібний до дорослого) або супроводжується метаморфозом. Онтогенез закінчується утворенням дорослої тварини, готової до статевого розмноження.

У багатоклітинних є кілька типів дробіння яйця. Тип дробіння значною мірою залежить від кількості та лока-

лізації жовтка в яйці. Якщо жовтка небагато й він розташований рівномірно, дробіння завершується повністю, з утворенням однакових бластомерів (повне, рівномірне дробіння). Якщо жовток сконцентрований на вегетативному полюсі, дробіння може відбуватися нерівномірно: на вегетативному полюсі утворюються великі, багаті на жовток макромери, на анімальному — дрібні мікромери. У разі збільшення кількості жовтка в яйці центральна маса

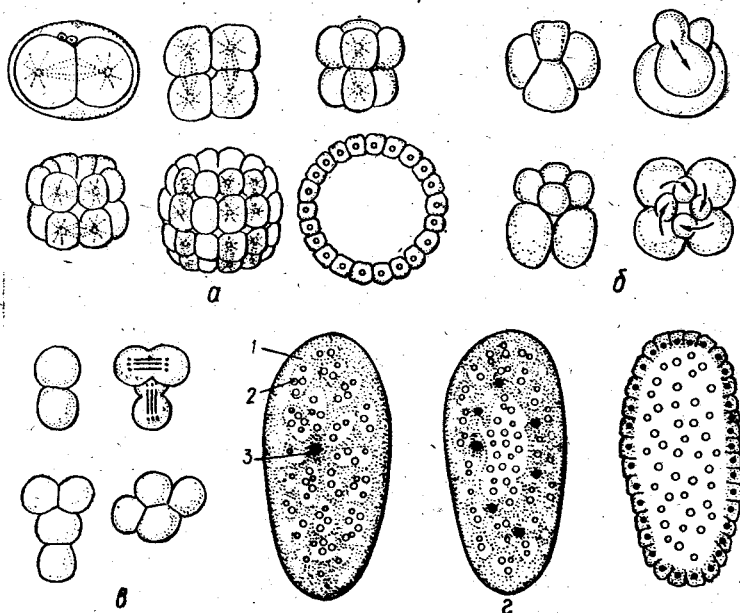


Рис. 63. Типи дробіння яйця — радіальне (а), спіральне (б), білатеральне (в), поверхневе (г):
1 — цитоплазма; 2 — гранули жовтка; 3 — ядро

цитоплазми з жовтком не ділиться, відбувається поверхневе неповне дробіння. При цьому ядро поділяється багаторазово, дочірні ядра мігрують у периферійну частину цитоплазми, яка ділиться на клітини, а в центрі залишається жовток. У яєць з великою кількістю жовтка, що зосереджений на вегетативному полюсі, бластомери утворюються лише на анімальному полюсі, а вегетативна частина яйця не ділиться.

Типи дробіння також визначають за взаємним розташуванням бластомерів (рис. 63). Так, у кишководорожнинних і деяких плоских червів бластомери розташовані

неупорядковано (анархічне дробіння). У голкошкірих відоме радіальне дробіння: перші дві борозни дробіння йдуть від полюса до полюса меридіонально, третя — по екватору; потім меридіональні та екваторіальні борозни чергуються, й бластомери розміщуються правильними горизонтальними та вертикальними рядами. Під час спірального дробіння мітотичні веретена розміщуються під кутом 45° до поздовжньої осі яйця — за годинниковою стрілкою або проти, причому в кожному наступному поділі напрямки поділу чергуються. В результаті бластомери розташовуються спірально. При цьому, як правило, дробіння йде нерівномірно — кожен бластомер поділяється на макромер, локалізований ближче до вегетативного полюса, та мікромер, що міститься біля анімального полюса. Таке дробіння відоме, наприклад, у кільчастих червів.

У нематод має місце білатеральне дробіння, коли бластомери розподіляються симетрично з боків поздовжньої площини симетрії, яка зберігається й у дорослої тварини.

Дробіння закінчується стадією бластули, яка може мати різну будову, однак у більшості випадків має вигляд кулястого або сплюсненого утвору, який складається з одного шару клітин і всередині має більш-менш розвинену, заповнену рідиною порожнину бластоцель.

Далі утворюються зародкові листки — ектодерма, ентодерма та мезодерма, з яких формуються певні тканини дорослої тварини. Вчення про зародкові листки, що містяться в усіх багатоклітинних тварин (крім *Protozoa*), було розроблено в XIX ст. рядом вчених — Х. Пандером, К. Бером, О. О. Ковалевським, І. І. Мечниковим, Е. Геккелем.

Зародкові листки формуються таким чином. Спочатку утворюється двошаровий зародок — гастрולה. Вона складається з ектодерми та ентодерми, яка встилає порожнину сліпо замкненої первинної кишки, що відкривається первинним ротом (бластопор) на вегетативному полюсі. Процес утворення гастрული — гастрюляція — у різних тварин відбувається неоднаково. Розрізняють кілька типів гастрюляції.

Імміграція характеризується тим, що частина клітин бластодерми мігрує в бластоцель, де утворює шар ектодерми. Імміграція буває мультиполярна, коли проходить по всій бластулі, та уніполярна, коли клітини мігрують лише на вегетативному полюсі. При цьому бластопор часто не виражений (рис. 64).

Деламінація полягає в тому, що клітини бластули поділяються навпіл паралельно поверхні бластули, утворюючи одразу екто- та ентодерму.

Інвагінація характеризується тим, що на вегетативному полюсі стінка вп'ячується й гастрולה набуває вигляду двох шарового мішка з бластопором і первинним кишечником, порожнина якого має назву гастроцель.

Епіболія полягає в тому, що великі клітини вегетативного полюса обростають дрібними клітинами анімального,

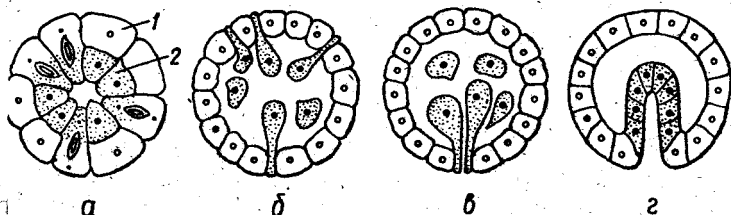


Рис. 64. Основні типи гастрляції — деламінація (а), мультиполярна імміграція (б), уніполярна імміграція (в), інвагінація (г):

1 — ектодерма; 2 — ентодерма

при цьому гастроцель не утворюється, а бластопор має вигляд западини на вегетативному полюсі, куди не проникли дрібні клітини ектодерми.

Способи утворення третього зародкового листка — мезодерми досить різноманітні й розглядатимуться в розділах, де характеризуватимуться відповідні типи.

Розрізняють прямий постембріональний розвиток і з перетворенням. Під час прямого розвитку з яйця виходить особина, що відрізняється від дорослої лише розмірами та недорозвиненими статевими органами (олігохети, п'явки, більшість турбеларій тощо). Розвиток з перетворенням характеризується різноманітними личинковими фазами, які відрізняються від дорослих за будовою та способом життя. У багатьох безхребетних із зовнішнім скелетом або товстою кутикулою (нематоди, членистоногі) ріст личинок супроводжується линьками.

Багатоклітинні тварини різняться між собою за рівнем організації, наявністю та кількістю зародкових листків, ступенем клітинної та органологічної диференціації, розвитком певних систем органів. Ми приймаємо поділ Metazoa на два розділи: Первинні багатоклітинні (Prometazoa) та Справжні багатоклітинні (Eumetazoa).

ПОХОДЖЕННЯ БАГАТОКЛІТИННИХ

Походження багатоклітинних досі остаточно не з'ясоване. Ще в минулому столітті вчені дискутували з приводу походження багатоклітинних, висуваючи різні, інколи навіть фантастичні, гіпотези. До нашого часу зберегли своє значення лише кілька з них, насамперед ті, де визнається, що предками багатоклітинних були найпростіші. Ці гіпотези можна розділити на дві групи.

До першої групи належать гіпотези про походження багатоклітинних від колоній найпростіших. Так, у 70-х роках минулого століття відомий німецький біолог Е. Геккель розвинув систему поглядів на походження багатоклітинних від колоніальних джгутикових — гіпотезу *гастреї*. Згідно з цією гіпотезою предками багатоклітинних були кулясті колонії джгутикових, подібні до сучасних.

Геккель спирався на дані ембріології й надавав основним етапам ембріонального розвитку організму філогенетичного значення. Подібно до того, як у онтогенезі багатоклітинний організм утворюється з однієї заплідненої яйцеклітини, що в результаті дробіння перетворюється на багатоклітинні стадії — морулу, потім бластулу та гастролу, так і в історичному розвитку — спочатку виникли одноклітинні амебоподібні організми — цитеї, потім від таких організмів розвинулися колонії з кількох особин — мореї, які згодом перетворилися на кулясті одношарові колонії — бластеї, що мали на поверхні джгутики та плавали в товщі води. Нарешті, вп'ячування стінки бластеї всередину (інвагінація) привело до виникнення двошарового організму — гастреї. Зовнішній шар її клітин мав джгутики й виконував локомоторну функцію, а внутрішній вистилав первинний кищечник і виконував функцію травлення. Так, за гіпотезою Геккеля, одночасно виникли первинний рот (бластопор) і замкнена первинна кишка. Оскільки за часів створення цієї гіпотези єдиним способом гастрюляції вважалася інвагінація, властива більш високоорганізованим тваринам (ланцетник, асцидії, щетинкощелепні), Геккель твердив, що й у філогенезі утворення багатоклітинних гастрей відбувалося саме таким чином. З двошарового плаваючого організму — гастреї, яка осіла на субстрат на аборальний полюс, почався розвиток кишковопорожнинних, що є, на думку Геккеля, найпримітивнішими багатоклітинними, від яких виникли всі інші багатоклітинні (рис. 65, а — в).

На свій час гіпотеза гастреї була достатньо обгрунтованою. Геккель висунув її ще до відкриття І. І. Мечнико-

вим внутрішньоклітинного травлення. Тоді вважалося, що їжа перетравлюється лише в порожнині кишечника, тому й первинну ентодерму уявляли у вигляді епітелію первинної кишки.

Гіпотеза гастрей відіграла велику роль у розвитку еволюційної зоології. У ній вперше було обгрунтовано єдність походження усіх багатоклітинних тварин. Гіпотезу підтримав ряд зоологів, з певними доповненнями її приймає й чимало сучасних вчених, зокрема в Західній Європі, вона викладена також у багатьох зарубіжних підручниках зоології.

Однак ще сучасники Геккеля зазначали недоліки гіпотези. Одним із найважливіших є відсутність обгрунтування, яке б пояснювало фізіологічні причини вп'ячування стінки бластей всередину під час утворення гастрей. Гіпотеза гастрей не пояснює також існування в нижчих багатоклітинних личинки типу *паренхімули* (губки, нижчі кишковопорожнинні), яка не має епітелізованої ентодерми.

Однією з модифікацій гіпотези гастрей була гіпотеза *плакули*, запропонована англійським ученим О. Бючлі (1884), який вважав, що багатоклітинні походять із двох шарової пласкої колонії найпростіших (плакули). Звернений до субстрату шар плакули виконував функцію живлення, поглинаючи харчові частки з дна. Вигинаючись одним боком догори, двохшарова плакула перетворилася на гастреподібний організм (рис. 65, *г — е*).

Досить популярною серед сучасних вчених є інша модифікація гіпотези гастрей, висунута шведським вченим Т. Єгерстеном у 1955—1972 рр. і відома під назвою гіпотези *білатерогастрей*. Згідно з цією гіпотезою віддаленим предком багатоклітинних тварин була куляста колонія рослинних джугутикових, схожа на *Volvox*, яка плавала в поверхневих шарах води й могла житися автотрофно та гетеротрофно — за рахунок фагоцитозу дрібних органічних часток. Колонія, як і сучасний *Volvox*, мала передньо-задню полярність. На думку Єгерстена, така бластема перейшла до бентосного типу життя, осівши на дно боком, який став пласким.

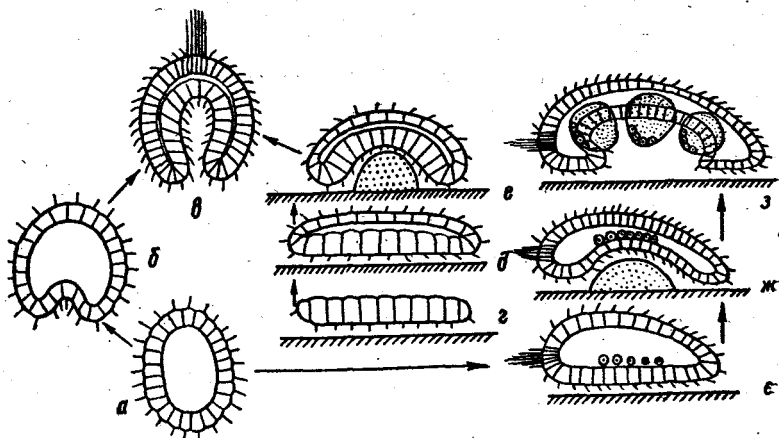
Таким чином виникла донна білатеральносиметрична (така, через тіло якої можна провести одну площину симетрії, що поділяє її на дві дзеркально подібні половини) бластулоподібна тварина — білатеробластєя (рис. 65, *є — з*). Оскільки освітленість на дні недостатня для фотосинтезу, білатеробластєя живилася переважно гетеротрофно, фагоцитуючи поживні частки з дна клітинами вентрального епітелію. Під час переходу до живлення крупнішою

здобиччю ці тварини втягували вентральний шар, утворюючи тимчасову порожнину, до якої потрапляла здобич і де відбувалося її перетравлення. Поступово така тимчасова порожнина стала постійною кишковою порожниною, яка відкривалася назовні щілиноподібним, витягнутим у передньо-задньому напрямку ротом. Так виникла білатерогастрея — гастролоподібний білатеральносиметричний організм.

Від білатерогастреї походять рубки, які, на думку Єгерстена, мають кишкову порожнину. Пізніше, в процесі еволюції білатерогастреї з'явилися три пари бічних вп'ячувань у стінках кишечника. Від такої ускладненої білатерогастреї походять усі інші типи тварин: кишковопорожнинні (первинні коралові поліпи) з трьома парами септ у гастральній порожнині, а також целомічні тварини з трьома парами целомів. Паренхімні та первиннопорожнинні тварини, за цією гіпотезою, вторинно втратили целом.

Гіпотези плакули та білатерогастреї мають ті ж недоліки, що й класична гіпотеза гастреї — вони припускають, що первинною вихідною гастролою є саме інвагінаційна, яка у нижчих багатоклітинних трапляється дуже рідко. До того ж гіпотеза білатерогастреї базується на тому, що первинним типом симетрії в багатоклітинних була білатеральна, а не суперечить ембріологічним відомостям, за якими в онтогенезі нижчих багатоклітинних немає навіть її слідів. Палеонтологічні дослідження свідчать, що ці типи симетрії могли виникнути в різних Metazoa одночасно та незалежно.

Нині найбільш обгрунтованою й альтернативною гіпотезі гастреї можна вважати гіпотезу вітчизняного вченого



І. І. Мечникова, розроблену в 1877—1886 рр. Вивчаючи ембріональний розвиток нижчих багатоклітинних — губок і кишковопорожнинних, Мечников встановив, що в процесі утворення двошарової стадії в них відбувається не впи-
нання, а здебільшого імміграція — вповзання окремих клі-

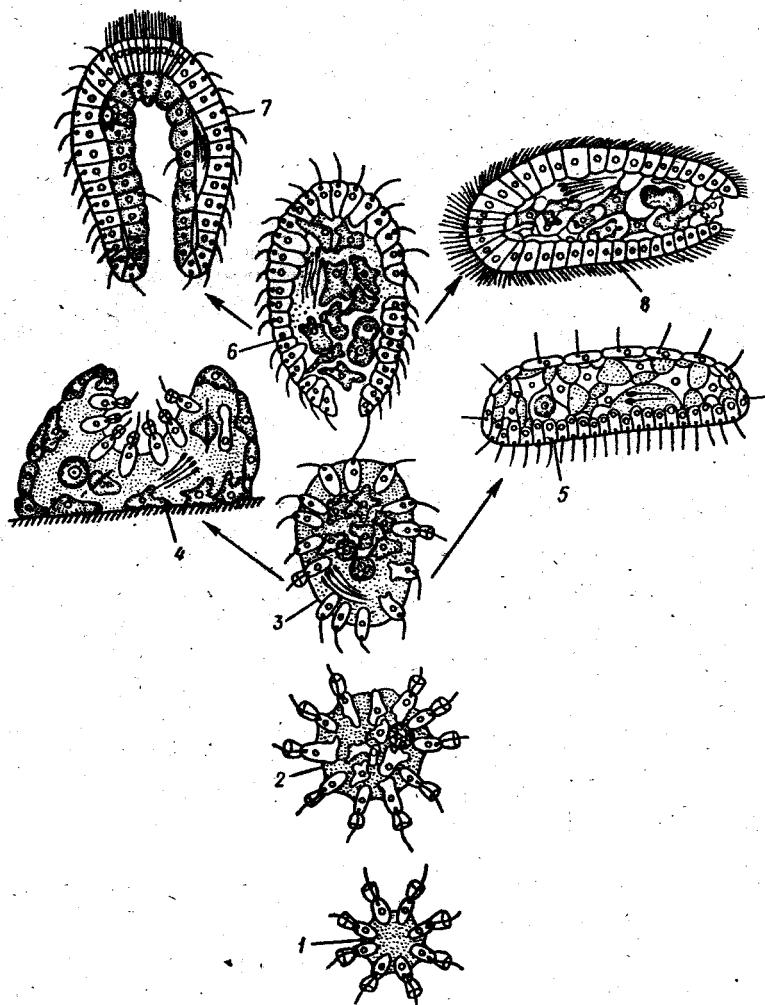


Рис. 65. Походження багатоклітинних — теорія гастрей (а—в), пла-
кули (г—е), білатерогастрей (є—з), фагоцител (u):

1, 2 — колонії хоанофлагелат; 3 — рання фагоцитела (гіпотетичний предок Prometazoa); 4 — примітивна губка; 5 — Placozoa; 6 — пізня фагоцитела з розкритим отвором (гіпотетичний предок Eumetazoa); 7 — гастрей (гіпотетичний предок кишковопорожнинних); 8 — первинна турбеларія

тин стінки бластули до її порожнини. Цей примітивний процес утворення гастрული Мечников вважав первинним, а інвагінацію — наслідком скорочення та спрощення розвитку, що мали місце в процесі еволюції.

Предками багатоклітинних, за гіпотезою Мечникова, були кулясті колонії гетеротрофних джгутикових, які плавали у воді, живилися, фагоцитуючи дрібні частки окремими клітинами колонії. Прототипом такої колонії можуть бути пелагічні кулясті колонії комірцевих джгутикових (*Sphaeroeca volvox*). Окремі клітини, захопивши поживну часточку, втрачали джгутик, перетворюючись на амебоїдних, і занурювалися вглиб колонії, заповненої безструктурною драглистою речовиною. Потім вони могли повертатися на поверхню. Таке явище спостерігається в сучасних губок, джгутикові клітини хоаноцити яких можуть, заповнившись їжею, перетворюватися на амебоїдні й мігрувати до паренхіми, де відбувається травлення, а потім повертатися на місце. З часом клітини диференціювалися на ті, що забезпечували переважно рух колонії, й ті, які живилися та годували інших. Колонія вже не мала вигляду порожньої кулі — всередині містилося скупчення фагоцитів. З сучасних тварин до організмів такого типу найближчими є комірцеві джгутикові (ряд *Choanoflagellida*) *Proterospongia haeckeli*, що утворюють колонію, в зовнішньому шарі якої містяться комірцеві джгутикові, а у внутрішньому — амебоїдні клітини. Поступово тимчасове диференціювання клітин набуло постійного характеру й колонія одноклітинних перетворилася на багатоклітинний організм, який мав два шари клітин: зовнішній (джгутиковий) — кінобласт і внутрішній (амебоїдний) — фагоцитобласт. Живлення такого організму відбувалося за рахунок захоплення джгутиковими клітинами кінобласта органічних часток із товщі води й передачі їх амебоїдним клітинам фагоцитобласта. Цей гіпотетичний багатоклітинний організм Мечников назвав *фагоцителою*, бажаючи підкреслити роль фагоцитозу в його виникненні (див. рис. 65, 66).

Організація фагоцители близька до будови личинок губок і гідроїдних — паренхімул. Саме під час формування цих личинок відбувається міграція клітин із поверхні бластули до її порожнини. Від таких фагоцителоподібних предків, на думку Мечникова, походять губки та кишковопорожнинні.

Гіпотеза Мечникова спиралася на великий ембріологічний матеріал і дослідження з фізіології. Над подальшим ствердженням і обґрунтуванням гіпотези фагоцители пра-

цювали видатні російські зоологи О. О. Захваткін (1949), В. М. Беклемішев (1944, 1964), А. В. Іванов (1968), англійська дослідниця Л. Гайман (1940, 1951). Ці вчені збагатили її новими доказами, одержаними внаслідок цитологічних, ембріологічних і протозоологічних досліджень, перетворивши на науково обґрунтовану теорію.

О. О. Захваткін, який вивчав сучасних колоніальних найпростіших, показав принципову можливість перетворення колонії на цілісний багатоклітинний організм. Проте він вважав, що фагоцителі — це не дорослі організми, а вільноплаваючі личинки, які не живилися й не розмножувалися, а лише розселялися. Дорослі стадії, на думку Захваткіна, були сидячими, прикріпленими до дна колоніальними організмами, схожими на сучасних губок і кишковопорожнинних. Первинні багатоклітинні мали складний життєвий цикл, подібний до метазенезу (Hydrozoa) з чергуванням нестатевих поліпоїдних поколінь і статевих поколінь медуз.

Багато нового вніс у теорію фагоцителі А. В. Іванов. Він не лише навів нові цитологічні та ембріологічні докази на її користь, а й показав, якими за будовою та життєвим циклом мали бути предки Metazoa. Розвиваючи теорію фагоцителі, А. В. Іванов описав зміни, які могли відбутися в фагоцителоподібних тварин у процесі їх подальшої еволюції у разі збереження плаваючого способу життя й переходу до сидячого або повзаючого способу життя. Одні нащадки фагоцителі перейшли від плаваючого способу життя до сидячого (саме від них походять губки, які ще не мають рота, кишечника, нервової системи та мускулатури), інші набули здатності повзати по дну, їх кінобласт диференціювався на вентральний і дорзальний епітелії. Від них походять Placozoa (Trichoplax) які, за сучасними поглядами, є реліктовими тваринами, що залишилися на рівні організації фагоцителі. Серед сучасних тварин на такому ж рівні організації перебувають Dicyemida та Orthoplectida.

Частина фагоцителоподібних тварин зберегла плаваючий спосіб життя, й у процесі еволюції в них з'явилися

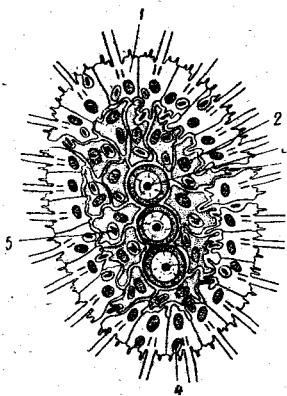


Рис. 66. Схема організації фагоцителі:

1 — кінобласт; 2 — фагоцита-бласт; 3 — статеві клітини; 4 — фагоцитоз; 5 — травна вакуоля

рот, нервова система, м'язи. Від таких розвинених фагоцител виникли, з одного боку, первинні кишковопорожнинні, що перетворилися на сидячі поліпи, а з іншого — повзаючі по дну предки сучасних безкишкових турбеларій, які набули білатеральної симетрії, але ще не мали кишечника — від них походять плоскі черви (див. рис. 65).

До другої групи гіпотез походження багатоклітинних належать різні модифікації гіпотези *целюляризації*. Її прихильники виходять з того, що одноклітинне найпростіше відповідає не окремій клітині багатоклітинного, а цілому багатоклітинному організму. Целюляризація — це розпад на окремі клітини. Вперше ідею целюляризації ще наприкінці минулого століття висунули Г. Йерінг (1877), І. Деляж (1896). У ХХ ст. цю ідею розвивали Й. Хаджі (1944, 1963) та інші вчені. На думку цих вчених, багатоклітинні походять від багатоядерних інфузорій. Перехід від одноклітинного стану до багатоклітинного відбувся в тілі інфузорій одночасно шляхом утворення клітинних меж навколо окремих ядер і прилеглих до них ділянок цитоплазми — енергид.

Складно побудована клітина інфузорій нібито перетворилася на досить високоорганізованого черва (турбеларію) або навіть коловертку, органи якого утворюються з її органел. Рот і глотка сформувалися з цитостома та цитофаринкса, кишка — з ендоплазми, анус — із порошиці, видільні органи — із скоротливих вакуолей, статева система — з мікронуклеусів. Ця концепція має своїх прихильників серед вчених різних країн. Проте важко уявити, як спеціалізовані, складно побудовані інфузорії, ядерний апарат (ядерний дуалізм), диференціація покривів (складний кортекс), особливості статевого процесу (кон'югація) та життєвого циклу яких не мають нічого спільного з будовою та функціями інших тварин, могли дати початок багатоклітинним тваринам. Найбільше заперечень викликає припущення прихильників гіпотези целюляризації про можливість перетворення спеціалізованих органел і ділянок клітини на багатоклітинні тканини та органи з тими ж функціями. Ембріологічні відомості також суперечать гіпотезі целюляризації. Більше того, за цією гіпотезою, тварини, що стоять нижче коловерток і турбеларій, виникли внаслідок регресивної еволюції.

Усі наведені гіпотези виходять з того, що багатоклітинні мають *монофілетичне* походження, тобто усі вони тим або іншим шляхом виникли від однієї предкової форми (гіпотетичної гастреї, планули, білатерогастреї, фагоцители або інфузорії). Проте останнім часом з'являється

дедалі більше доказів, що губки мають незалежне від інших Metazoa походження. В результаті електронно-мікроскопічного порівняльного дослідження будови хоаноцитів губок і хоанофлагелят виявлено майже повну їх ідентичність, з одного боку, та істотні відмінності від комірцеводжгутикових клітин інших багатоклітинних — з іншого. Такі клітини є, наприклад, у епітелії напівхордових, деяких голкошкірих тощо. Цей факт, а також велика своєрідність губок (відсутність у них рота, кишечника, нервів, м'язів, зародкових листків) свідчать про те, що губки виникли від стародавніх хоанофлагелят або спільних з ними предків, а всі інші багатоклітинні — від якихось гетеротрофних колоніальних джгутикових, що до нашого часу не дожили. Якщо дотримуватися цієї точки зору, слід погодитися з тим, що предки губок і предки інших Metazoa — це різні тварини, але будова їх могла бути подібною. Адже паренхімули губок і кишковопорожнинних однакові, хоча, можливо, й мають різне походження.

РОЗДІЛ ПЕРВИННІ БАГАТОКЛІТИННІ (PROMETAZOA)

До цього розділу належать примітивні багатоклітинні тварини. Їх тіло побудоване з первинно зовнішнього джгутикового або війчастого шару клітин — кінобласту та внутрішнього шару, який містить амебоїдні, опорні, скоротливі, скелетогенні й генеративні елементи, — фагоцитобласту. Справжні зародкові листки (екто-, енто- та мезодерма) в них не виражені, немає рота, кишечника, нервової системи та мускулатури.

Первинні багатоклітинні є мікрофагами, тобто живляться дрібною їжею (бактерії, одноклітинні водорості, часточки детриту) шляхом фагоцитозу або піноцитозу. Їх спосіб живлення пов'язаний з індивідуальною клітинною активністю. Отже, за механізмом захоплення їжі Prometazoa не відрізняються від найпростіших.

Рух цих багатоклітинних відбувається не за допомогою м'язів, як у справжніх багатоклітинних, а за допомогою джгутиків або війок, як у найпростіших. Вони подібно до Protozoa характеризуються подразливістю, але це — властивість цитоплазми клітин, а не нервової системи, як у справжніх багатоклітинних. До первинних багатоклітинних належать чотири сучасні типи: Пластинчасті (Placozoa), Ортонектиди (Orthonectida), Діциеміди (Dicyemida) та Губки (Porifera).

ТИП ПЛАСТИНЧАСТІ (PLASOZOA)

Пластинчасті мешкають на дні прибережних частин морів. Це дуже просто побудовані багатоклітинні, розмір яких визначається міліметрами. Вони не мають диференційованих тканин і органів. Їх тіло складається з зовнішнього джгутикового епітелію та внутрішньої паренхіми з кількома типами клітин.

До типу Placozoa належать види *Trichoplax adhaerens* і *Treptoplax reptans*.

Уперше *T. adhaerens* був знайдений у морському акваріумі університету австрійського міста Грац ще в 1873 р. німецьким зоологом Ф. Шульце. Через десять років італійський дослідник Монтічеллі описав близьку форму *T. reptans* із морського акваріума Неаполітанської зоологічної станції. Ці знахідки викликали великий інтерес у зоологів, однак через деякий час відомий німецький зоолог Т. Крумбах (1907) висловив думку, що ці форми є деградованими личинками гідроїдних медуз. Тому дослідники протягом наступних 70 років цими тваринами не цікавилися. Лише в 1971 р. німецький вчений К. Грель знову відкрив цих тварин і описав їх будову, застосувавши ультратонкі зрізи та електронну мікроскопію. Він знайшов у тілі тварин яйцеклітини в різних фазах дроблення, що незаперечно свідчило про самостійність трихоплакса як виду та його здатність до розмноження.

Трихоплакс — це білувато-сіре напівпрозоре створіння, що має вигляд тоненької пластинки діаметром до 4 мм неправильної та постійно мінливої форми (рис. 67, а). Тварина повільно лине по поверхні субстрату. Вона не має переднього та заднього кінців, напрямку руху постійно змінюється. Зовні її тіло вистилає шар джгутикових клітин, які мають різну будову. «Спинна» поверхня тіла вкрита плоским, а «черевна», на якій тварина повзає, — високим циліндричним епітелієм (щодо тварин, які не мають двобічної симетрії, терміни «черевна» та «спинна» поверхні застосовуються умовно). Усі ці клітини мають надзвичайно примітивну особливість — базальної епітеліальної мембрани в них немає, що серед багатоклітинних тварин має місце лише в найпримітивніших форм, наприклад губок чи безкишкових турбеларій. Внаслідок електронно-мікроскопічних досліджень на поверхні спинного епітелію виявлено численні мікрворсинки (рис. 67, б). Джгутики епітеліальних клітин трихоплакса занурені в глибоку ямку, стінки якої укріплені особливими опорними паличками.

У епітелії з червонного боку трапляються залозисті клітини з вакуолями. У спинному епітелії містяться особливі клітини з кулястими включеннями, названі «блискучими кулями». Це великі заповнені жироподібною речовиною вакуолі, які, імовірно, виконують захисну функцію, оскільки здатні викидатися з клітини назовні, відлякуючи своїм

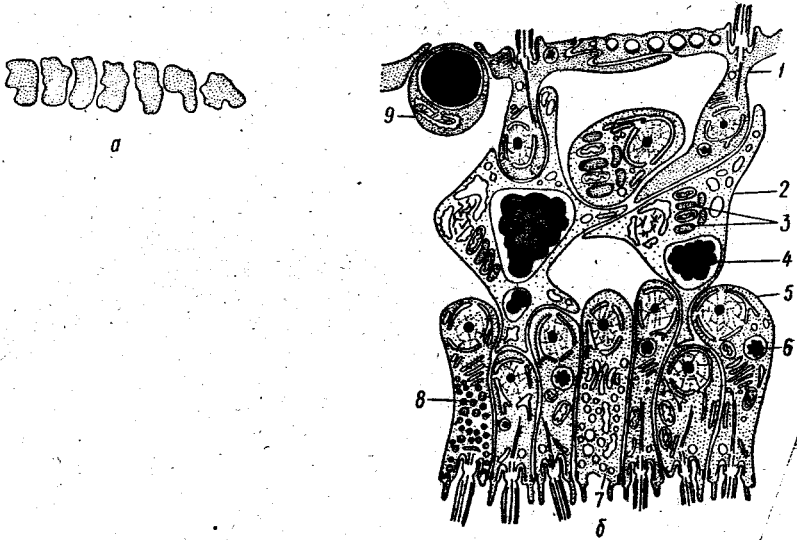


Рис. 67. Трихоплакс — зміна форми тіла через кожні десять хвилин (а); схема будови за даними електронної мікроскопії (б):

1 — клітини дорзального епітелію; 2 — волокнисті клітини; 3 — мітохондріальний комплекс; 4 — буре тіло; 5 — клітини вентрального епітелію; 6 — травні вакуолі; 7 — слизова клітина; 8 — залозиста клітина; 9 — клітина з блискучою кулькою

вмістом ворогів. Цікаво, що трихоплакс не поїдається ні ракоподібними, ні червоногими молюсками.

Паренхіма трихоплакса містить волокнисті клітини. Це клітини неправильної форми з довгими відростками, що з'єднують їх одна з одною та з клітинами вентрального й дорзального епітелію. Клітини паренхіми тетраплоїдні, а епітелію — диплоїдні. У волокнистих клітинах міститься унікальний органоїд, не виявлений у будь-яких інших організмів. Це — мітохондріальний комплекс, що складається з великих мітохондрій, які чергуються з пухирцями. Все разом утворює своєрідний ланцюжок. У цитоплазмі обох типів паренхімних клітин локалізовані дуже дрібні травні вакуолі.

Волокнисті клітини за рахунок скорочень цитоплазми викликають зміни обрису тіла. В їх цитоплазмі є складна

система мікротрубочок і мікрофіламентів, що зумовлює нем'язове скорочення. Трихоплакс живиться бактеріями, водоростями, джгутиковими. Наповзаючи на скупчення одноклітинних водоростей, він щільно прилягає «черевною» поверхнею до поживних часток (скупчень одноклітинних або нитчастих водоростей), виливає на них травний секрет залозистих епітеліальних клітин і згодом всмоктує шляхом піноцитозу рідкі продукти зовнішнього травлення за допомогою епітеліальних клітин. Перетравлення джгутикових роду *Cryptomonas* поза тілом трихо-

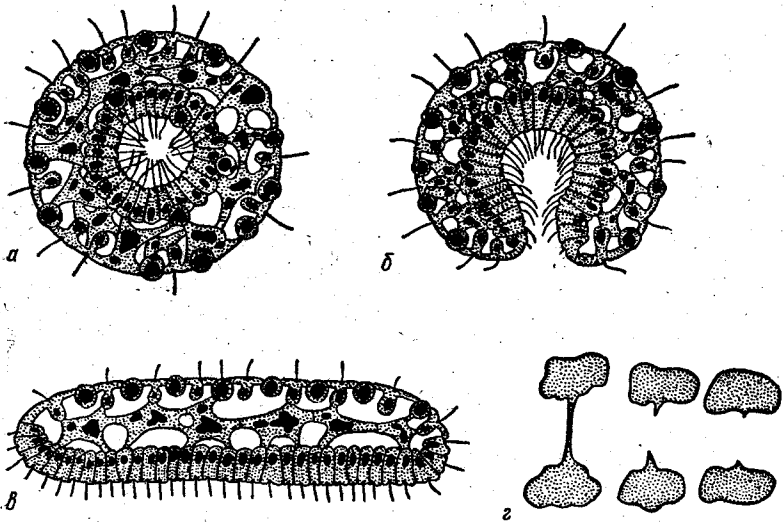


Рис. 68. Розмноження трихоплакса:

а — стадія розвитку бродяжки з порожниною всередині; б — бродяжка з псевдоподом; в — молодий трихоплакс; г — поділ

плакса підтверджене спостереженнями за живими тваринами та результатами електронно-мікроскопічних досліджень.

Другий спосіб живлення — це фагоцитоз, що здійснюється клітинами спинного та черевного епітеліїв. До клітин травні частки підганяються джгутиками та захоплюються псевдоподіями. Волокнисті клітини паренхіми також виконують фагоцитарну функцію. У деяких з них знайдені «бурі тільця» — великі (діаметр 12—15 мкм) вклучення, які під світловим мікроскопом мають зеленувато-буре або рожево-буре забарвлення залежно від того, зеленими чи червоними водоростями живиться тварина. Бурі тільця мають занадто великі для травних вакуолей розміри. Вважають, що вони є місцями накопичення

продуктів обміну та перетворення пігментів водоростей, перетравлених трихоплаксом.

Трихоплакс розмножується нестатево та статеву. У разі нестатевого розмноження тварина ділиться навпіл шляхом перешнуровування, причому дочірні особини надовго залишаються зв'язаними вузьким містком, який врешті-решт розривається (рис. 68). Іншим типом нестатевого розмноження є брунькування. На спинній поверхні тварини утворюються маленькі кульки, що відшнуровуються та перетворюються на плаваючих бродяжок (розселювальна стадія).

Діаметр бродяжки становить близько 20—40 мкм. Середині вона має порожнину, стінки утворені кількома шарами клітин: зовнішній — клітини спинного боку, внутрішній — черевного, між ними містяться клітини паренхіми. Бродяжки деякий час плавають у воді, причому переднього та заднього полюсів у них не виявлено, тобто рух відбувається неупорядковано. Згодом внутрішня порожнина з'єднується із зовнішнім середовищем отвором, яким бродяжка прикріплюється до субстрату. Через отвір внутрішній шар клітин вивертається назовні й утворюється пластинка звичайної для дорослого трихоплакса будови (див. рис. 68).

Статеве розмноження трихоплакса остаточно не вивчене. В паренхімі містяться великі (90—120 мкм) яйцеклітини, що повно та рівномірно дробляться. Личинки не знайдені.

Аналізуючи відомості, зібрані про цей організм, можна припустити, що трихоплакс — нащадок гіпотетичної фагоцителі, яка перейшла до повзання по субстрату.

ТИП ГУБКИ, АБО ПОРИФЕРИ (SPONGIA, АБО PORIFERA)

Губки — це нижчі багатоклітинні, нерухомо прикріплені до субстрату тварини, що живляться шляхом фільтрації. Вони мешкають у водоймах, переважно в морях: утворюють колонії. Відомо понад 5 тис. сучасних і понад 2 тис. викопних видів. У прісних водоймах України виявлено не більше десяти видів, у Чорному морі через низьку солоність — лише 29 видів, ще менше їх у Азовському морі.

Губки не мають оформлених тканин і органів, їх тіло складається з безлічі клітин, що виконують різні функції

та мають різну будову, й міжклітинної речовини — продукту виділення цих клітин. Отже, губки — тварини з поклітинним диференціюванням, або дотканинні організми. Їх зовнішня та внутрішня будова настільки незвичайні, що тривалий час учені не знали, до якого царства живих істот вони належать, і лише в 1825 р. їх було визначено як тварин.

За формою тіла губки надзвичайно різноманітні. Поодинокі губки мають переважно кубкоподібну форму, однак колонії утворюють обростання на субстратах у вигляді кущів, корка або грудок. Розміри губок коливаються від 1—2 мм до 2 м, багато видів забарвлені спеціальними пігментами в жовтий, коричневий, жовтогарячий, червоний, зелений чи фіалковий кольори.

Тіло губок побудоване з двох шарів клітин: *пінакодерми*, що вкриває тіло ззовні, та *хоанодерми*, яка вистилає парагастральну порожнину або джгутикові камери. Між цими двома шарами розташований *мезохіл* (паренхіма, мезенхіма), який складається з різноманітних клітин і продуктів їх виділення, він містить також скелетні елементи. Товща мезохіла пронизана каналами, що відкриваються на поверхні невеличкими отворами — порами. Всю різноманітність будови губок можна поділити на три типи — аскон, сикон, лейкон. Це — назви родів, що мають відповідну будову (рис. 69).

Губка типу аскон, наприклад *Ascetta*, має вигляд бокала чи мішечка, прикріпленого основою (підшвою) до субстрату, з отвором (оскулюмом) на протилежному верхньому полюсі. Отвір веде у внутрішню (парагастральну, або атріальну) порожнину (рис. 70).

Подальші ускладнення будови губок пов'язані з розростанням мезохіла та випинанням в нього ділянок атріальної порожнини, що утворюють радіальні канали, стінки яких вистелені хоанодермою. Це сиконоїдний тип, що трапляється в багатьох поодиноких губок (*Sycon garhpus*).

Для більшості губок характерний лейконоїдний тип будови: стінка тіла потовщується, хоаноцити концентруються в джгутикових камерах, які містяться в товщі паренхіми (мезохіла) й зв'язані із зовнішнім середовищем і атріальною порожниною системою розгалужених каналців.

Канальці, що сполучають камеру з зовнішнім середовищем, називаються привідними, а парагастральною порожниною — відвідними. Камери можуть утворювати кілька шарів, значно збільшуючи об'єм тіла губки. Таким

чином утворюється складна іригаційна система, що спрямовує та впорядковує потік води.

У губок типів сикон та лейкон парагастральна порожнина та канали вистелені пінакодермою, як і зовнішня поверхня. Клітинний склад губок вивчений досить добре, а

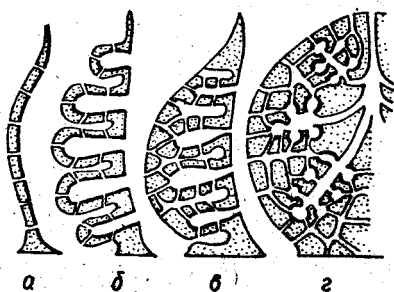


Рис. 69. Типи будови губок:
а — аскон; б — простий сикон; в — ускладнений сикон; г — лейкон

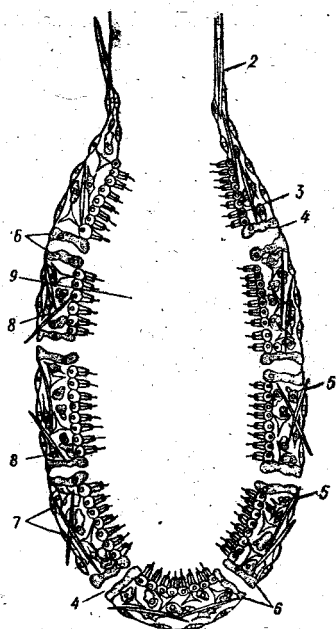


Рис. 70. Будова губки типу аскон:

1 — оскулом; 2 — голки; 3 — хоаноцити; 4 — пори; 5 — амебоцити; 6 — пороцити; 7 — пінакоцити; 8 — коленцити; 9 — парагастральна порожнина

останнім часом ці відомості доповнені електронно-мікроскопічними дослідженнями (рис. 71). До складу пінакодерми входять два типи клітин: пінакоцити та пороцити.

Пінакоцити мають сплюснену або т-подібну форму — з плоскою поверхневою частиною та цитоплазматичним відростком із ядром та іншими органоїдами, зануреними в товщу мезохіла (рис. 71, а).

Пінакоцити, щільно прилягаючи один до одного, утворюють зовнішній покрив губок і вистилають їх внутрішні порожнини (крім джгутикових камер). У деяких губок (рогових) поверхня тіла вкрита ще й захисною оболонкою — кутикулою, яка вкриває шар пінакоцитів. У цитоплазмі пінакоцитів, крім ядра, великої кількості мітохондрій, лізосом, локалізовані також великі травні вакуолі (фагосоми), що свідчить про їх здатність до фагоцитозу. Цитоплазма пінакоцитів містить також мікрофіламенти,

які зумовлюють їх скоротливість. Завдяки цьому форма пінакоцитів може змінюватися.

Пороцити — це різновид пінакоцитів, клітини, пронизані поровим каналом (рис. 71, б). Пороцит здатний ско-

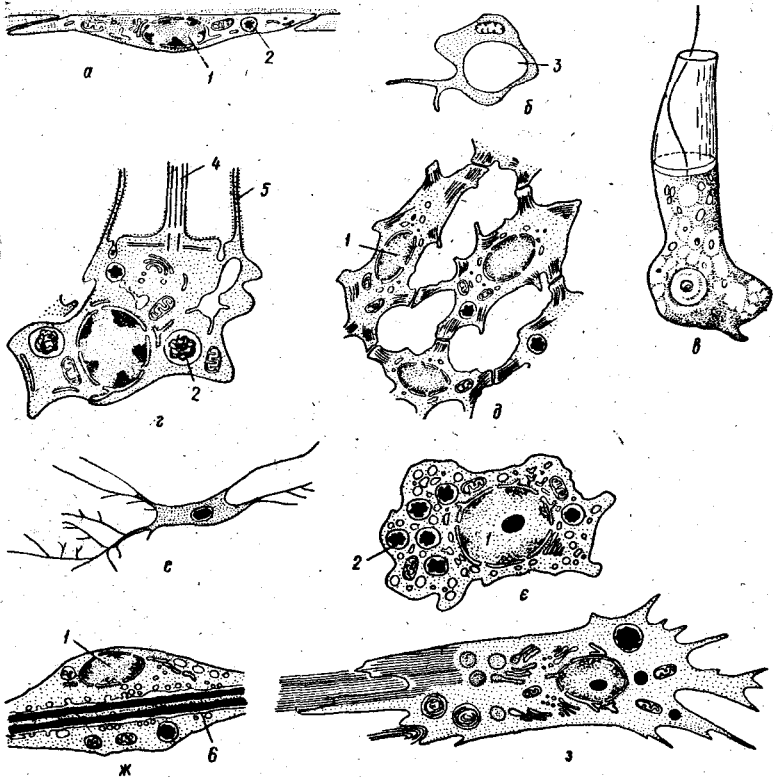


Рис. 71. Клітини губок — пінакоцит (а), пороцит (б), хоаноцит — загальний вигляд (в) і внутрішня будова (г), міоцит (д), коленцит (е), археоцит (є), склероцит (ж), лофоцит (з):

1 — ядро; 2 — травна вакуоля; 3 — канал у пороциті; 4 — джгутик; 5 — мікроворсинка коміря; 6 — спікула

рочуватися й може відкривати або закрити пору та регулювати діаметр каналу.

Хоанодерма складається з комірцевих клітин — **хоаноцитів**. Це циліндричні клітини з одним джгутом (рис. 71, в, г). Навколо основи джгута від поверхні клітини відходять близько 20 мікроворсинок, які під оптичним мікроскопом мають вигляд коміря. Джгутик всередині цитоплазми починається базальним тільцем (кінетосомаю), від

якого радіально відходять мікротрубочки. За рахунок роботи джгутиків хоаноцити створюють рух води через тіло губки. Крім того, в хоаноцитах вловлюються часточки їжі, бактерії, водорості тощо. Харчові частки захоплюються біля основи мікроворсинок, де формуються піноцитозні та фагоцитозні вакуолі. В цитоплазмі хоаноцитів постійно містяться фагосоми.

Мезохіл, або паренхіма, складається з міжклітинної речовини, густо заселеної різними типами клітин і скелетними елементами. Серед клітин мезохіла найбільш поширеними є амебоцити (архецити), які мають амебоподібну форму, рухаються за допомогою псевдоподій і характеризуються фагоцитарною активністю (рис. 71, е). Вони захоплюють і перетравлюють бактерії та інші харчові частки, одержані від хоаноцитів або захоплені крізь просвіти в хоано- або пінакодермі. Амебоцити поїдають також старі або відмираючі клітини в мезохілі. Завдяки своїй рухливості амебоцити також розносять поживні речовини по тілу губки. Амебоцити здатні перетворюватися на інші типи клітин (хоаноцити, пінакоцити, статеві клітини тощо).

Міоцити — це спеціалізовані веретеноподібні клітини з довгими відростками клітини, які розташовані навколо оскулюма та крупних каналів іригаційної системи (рис. 71, д). Їх цитоплазма містить велику кількість паралельно орієнтованих мікротрубочок і мікрофіламентів. Але м'язовими ці клітини назвати не можна, бо в них немає справжніх м'язових волокон. Крім того, вони не зв'язані з нервовими клітинами, яких у губок немає. Вчені припускають, що здатність до проведення подразнення та скорочень притаманна самим міоцитам, які формують складну сітку, з'єднуючись між собою за допомогою довгих відростків. Висловлюється також думка, що саме сітка міоцитів виконує інтегративні функції в організмі губок.

Збудження через таку сітку проводиться в десятки разів повільніше, ніж через нервові клітини кишковопорожнинних.

Коленцити — нерухомі клітини зірчастої або веретеноподібної форми з довгими розгалуженими відростками (рис. 71, е). Основною функцією коленцитів є виділення колагенових волокон, що спочатку містяться всередині коленцитів у особливих вакуолях, де виконують опорну функцію, а потім виділяються в мезохіл.

Лофоцити — великі рухливі клітини, локалізовані переважно в базальній частині губки (рис. 71, з). Вони характеризуються продукуванням великої кількості колаге-

ну, пучки якого тягнуться за клітиною, що рухається за допомогою псевдоподій. За функціями лофоцити подібні до коленцитів, але виділяють не поодинокі, а зібрані в пучки колагенові волокна. Коленцити та лофоцити здатні до фагоцитозу, в їх цитоплазмі трапляються фагосоми.

Спонгіоцити — спеціалізовані клітини, які продукують скелетний білок — спонгін. Це дрібні клітини з добре розвиненим шорстким ендоплазматичним ретикулюмом та апаратом Гольджі, що активно синтезує речовину — попередник спонгину. Вона міститься в особливих пухирцях, а потім виділяється з клітини. В утворенні спонгінового волокна беруть участь кілька клітин, які збираються разом і секретують спонгін.

Склероцити — клітини, що утворюють елементи мінерального скелета — спікули. Цитоплазма склероцитів містить численні вакуолі, в яких накопичується фібрилярний матеріал, з якого утворюється осьова нитка (рис. 71, ж). Потім навколо осьової нитки відкладається кремнезем. Отже, ці спікули утворюються всередині склероцитів. В утворенні вапнякової спікули беруть участь щонайменше дві клітини, а в утворенні три-, чотири- або багатоосьових спікул — шість і більше.

Крім зазначених клітин, у мезохілі губок містяться спеціалізовані амебоїдні клітини з різними включеннями в цитоплазмі (сферулярні, мікрогранулярні, рабдитні клітини тощо). Вони трапляються не у всіх губок, а лише у певних видів або екологічних груп.

Майже всі клітини можуть перетворюватися на клітини інших типів. Археоцити здатні диференціюватися в усі інші клітинні типи. З пінакоцитів вапнякових губок розвиваються склероцити, а з їх хоаноцитів — статеві клітини, пінакоцити, амебоцити.

Подразливість у губок дуже обмежена. Вони не здатні до активних рухів, ні до зміни форми тіла. Лише пори та оскулум можуть дуже повільно змінювати діаметр завдяки скороченню міоцитів і пороцитів. Така нерухомість компенсується течією води крізь тіло губки. Джгутики хоаноцитів, рухаючись, забезпечують постійну течію води через пори та каналці в парагастральну порожнину, звідки вона виходить назовні через оскулум. Разом з водою до тіла губки надходять дрібні органічні частки — залишки організмів, одноклітинні водорості, бактерії, простіші.

У більшості вапнякових губок внутріклітинне травлення відбувається в травних вакуолях хоаноцитів (фагосомах), однак частина їжі передається амебоцитам. У зви-

чайних і скляних губок вся їжа потрапляє до амебоцитів, хоаноцити її лише відловлюють, однак не перетравлюють. У деяких губок хоаноцити лише підганяють поживні частки, а їх вловлювання та перетравлення здійснюється амебоцитами в стінках каналів. Пінакоцити також здатні захоплювати часточки їжі з мезохіла та перетравлювати їх. Амебоцити мігрують в товщі мезохіла, виконуючи функції розподілу їжі. Неперетравлені рештки їжі передаються

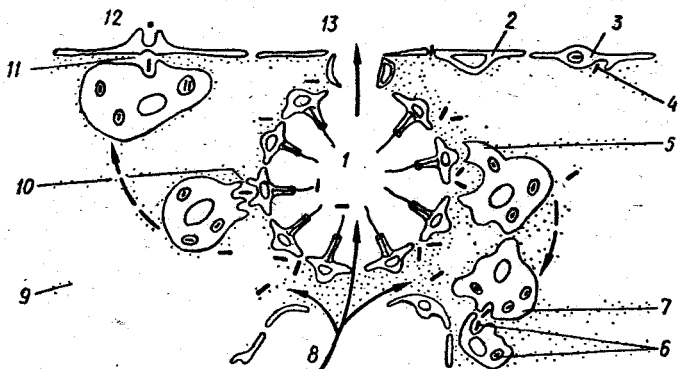


Рис. 72. Схема поглинання харчових часток у *Ephydatia*:

1 — хоаноцити; 2 — порочити; 3 — пінакоцити; 4 — захоплення їжі пінакоцитом з мезохіла; 5 — археоцит, що поглинає бактерії; 6 — бактерії; 7 — передача їжі від одного археоцита до другого; 8 — вивідний канал; 9 — товща мезохіла; 10 — передача їжі від хоаноцита до археоцита; 11 — те ж, від археоцита до пінакоцита; 12 — виведення неперетравлених решток; 13 — вивідний канал

мігруючими клітинами пінакоцитам, які викидають їх у вивідні канали (рис. 72).

Губки дихають розчиненим у воді киснем, який проникає в клітини завдяки течії води через тіло тварини. Продукти обміну виділяються клітинами безпосередньо у воду або в міжклітинну речовину паренхіми, звідки вони також дифундують у воду й з нею через оскулум виводяться назовні. Отже, в губок всі фізіологічні функції, зокрема й подразливість, виконують, як і в найпростіших, окремі клітини, а не організм у цілому.

Переважна більшість видів губок має скелет, що є опорою тіла та стінок каналів, однак не виконує рухової функції. Він буває вапняковим, кремнеземним (з діоксиду кремнію) або роговим (із спонгину). Склад і будову скелета покладено в основу класифікації губок. Мінеральний скелет (вапняковий чи кремнеземний) складається з великої кількості голок, або спікул, які мають різноманітну форму та по-різному розташовані в тілі губок (рис. 73). Скелет, як правило, міститься в товщі мезохіла,

однак іноді голки стирчать назовні (захисне пристосування). Спікули утворюються всередині особливих клітин — склероцитів. Після формування спікули клітина відмирає. Спікули можуть бути одно-, три- чи багатоосьовими або мати більш складну будову зірочок, шпильок, дужок, якірців тощо. Інколи спікули з'єднуються в суцільний скелетний каркас, що найбільш характерно для скляних губок.

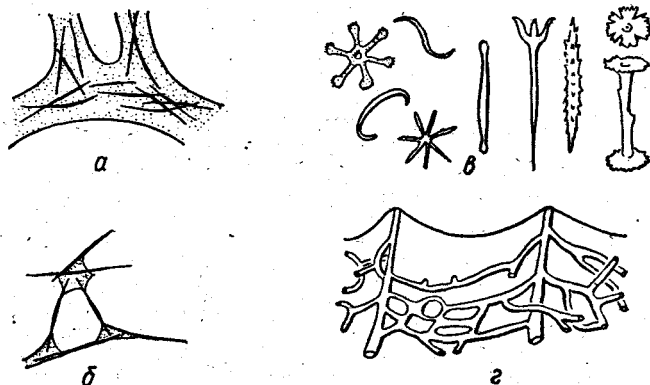


Рис. 73. Скелетні елементи губок:

а — спікули в спонгінному тяжі; б — спікули, з'єднані спонгінном;
в — типи спікул; г — спонгінний скелет туалетної губки

У деяких губок, зокрема у викопних археоціат, скелет монолітний.

Органічний (роговий) скелет складається з колагенових волокон і спонгину — речовини, за хімічним складом близької до шовку. Спонгінні волокна з'єднують окремі спікули в єдиний скелет.

Губки розмножуються статевим і нестатевим шляхом. Нестатеве — вегетативне — розмноження відбувається шляхом зовнішнього чи внутрішнього брунькування, поздовжнього поділу та фрагментації.

Під час зовнішнього брунькування на тілі материнської особини утворюється брунька, в яку проростають усі шари материнського організму та продовжується парагастральна порожнина (рис. 74). У інших випадках брунька виникає зі скупчення археоцитів. У поодиноких видів (наприклад, із родів *Ascetta*, *Sycon* тощо) з бруньки формується молода особина з власним оскулумом. Певний час вона утримується на материнському організмі, потім падає на дно та починає самостійне життя. У колоніальних видів, до яких належить більшість губок, дочірні особини

протягом життя зв'язані з материнською, причому часто окремі тварини зливаються, й такі колонії набувають найрізноманітніших форм (рис. 75). У цьому разі лише число оскулумів вказує на кількість особин колонії. У деяких

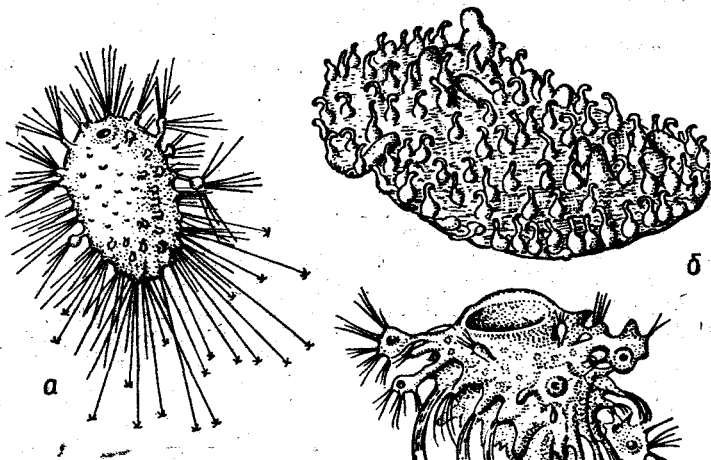


Рис. 74. Зовнішнє брунькування у скляних губок:

а — *Anoxycalus ijimae*; б — *Poly-mastia mammillaris*; в — *Tethya aurantium*

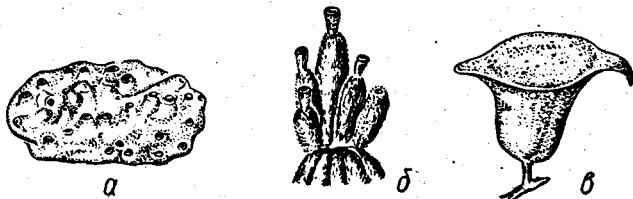


Рис. 75. Колоніальні та вторинно поодинокі губки:
а — *Mycale ochotensis*; б — *Sycon ciliatum*; в — *Phakellia erifrosa*

губок індивідуальність особин пригнічується й замінюється індивідуальністю колонії. Так, колонії у багатьох видів набувають форми бокала або чаші, повторюючи форму поодинокі особини, при цьому оскулуми розташовуються правильно або навіть зливаються в один. Це — вторинно поодинокі губки, тобто колонії, що імітують форму індивидів, однак вони мають значно більші розміри та складнішу іригаційну систему.

Внутрішнє брунькування характерне для прісноводної губки бодяги. Воно відбувається в паренхімі. Група амебоцитів, багатих на поживні речовини, відокремлюється від інших клітин за допомогою щільної оболонки складної будови, яка продукується коленцитами. Вона складається з двох шарів органічної речовини (спонгін), між якими розташований пінистий шар, що містить повітря. У деяких

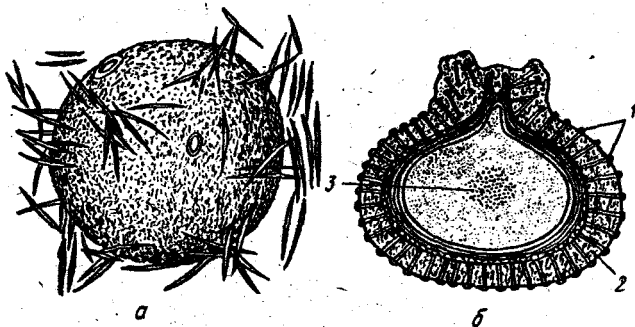


Рис. 76. Гемула прісноводних губок — зовнішній вигляд (а), схема внутрішньої будови (б):
1 — амфідиски; 2 — пінистий шар; 3 — амебоцити

видів бодяг у пінистому шарі локалізовані особливі скелетні елементи — амфідиски, що мають вигляд коротеньких паличок із зіркоподібними дисками на кінцях. Вони запобігають злипанню спонгінєвих шарів, а пінистий шар створює надійну термоізоляцію. Така зимуюча брунька називається гемулою (рис. 76). Протягом літа в кожній губці накопичується велика кількість гемул. Восени колонії бодяги гинуть, а гемули зимують. Навесні археоцити виходять назовні через особливий отвір — пору та розвиваються в нову губку.

Гемули трапляються й у деяких морських губок (*Suberites*, *Cliona*, *Haliclona* та ін.), але вони мають простішу будову й не містять спеціальних скелетних елементів. Унікальний приклад утворення планктонних гемул відомий у деяких чотирипроменевих губок (*Alectona*, *Thoosa*), у мезоглеї яких утворюються гемули, що вкриті кремнеземними дисками та довгими головчатими голками, за допомогою яких вони лнуть у товщі води.

Розмноження фрагментацією відоме для деяких морських губок. Їх тіло розпадається на кілька частин, кожна з яких започатковує новий організм. Така частина складається з групи археоцитів, вкритих оболонкою з пінако-

цитів. Інколи виникають лише дві такі частини (поздовжній поділ).

Статеве розмноження характерне для більшості губок. Вони бувають роздільностатевими та гермафродитами. Статеві клітини (гамети) утворюються в паренхімі внаслідок редуційного поділу архецитів або хоаноцитів. Статевих залоз (гонад) немає: кожна клітина виникає в будь-

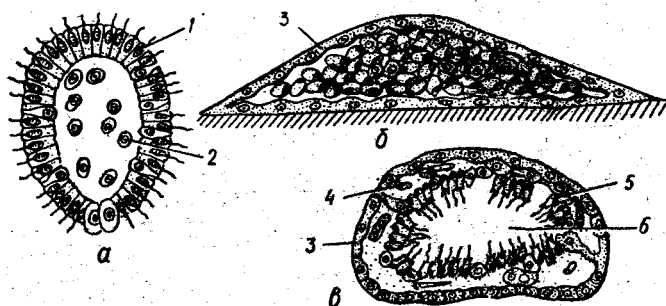


Рис. 77. Розвиток губки *Clathrina blanca* — паренхімула (а), личинка після осідання на субстрат (б), перетворення на дорослу губку (в):

1 — кінобласт; 2 — фагоцитобласт; 3 — пінакодерма; 4 — мезозіл;
5 — хоанодерма; 6 — парагастральна порожнина

якому місці паренхіми. Перед мейозом клітини, з яких утворюються гамети (ооцити та сперматогонії), шляхом фагоцитозу поглинають інші клітини, накопичуючи запаси поживних речовин. Сперматозоїди виходять у воду, через пори проникають у тіло інших особин, мігрують у паренхіму, де запліднюють яйцеклітини. Яйце розвивається всередині материнського організму з метаморфозом: із яйця виходить планктонна розселювальна личинка, яка згодом осідає на субстрат, перетворюючись на дорослу особину.

У різних систематичних груп спостерігаються два різних типи метаморфозу. У більшості вапнякових губок запліднене яйце ділиться повністю та рівномірно, в результаті дробіння утворюється бластула, що складається з однакових джгутикових клітин. На цій стадії зародок залишає материнський організм і стає вільноплаваючою личинкою. Згодом частина клітин втрачає джгутики та мігрує всередину личинки (імміграція). Поступово порожнина бластули повністю заповнюється безладно розташованими амебоїдними клітинами. Така личинка називається *паренхімулою*. Через деякий час паренхімула осідає на субстрат і з неї розвивається маленька поодинокі губка (рис. 77).

У звичайних, скляних і деяких вапнякових губок яйце дробиться нерівномірно, тобто одна півкуля бластули складається з мікромерів, дрібних джгутикових клітин, а друга — з макромерів, великих безджгутикових клітин, багатих на запасні речовини (жовток). Така личинка називається *амфібластулою*. До субстрату вона прикріплюється полюсом з дрібними джгутиковими клітинами, й з

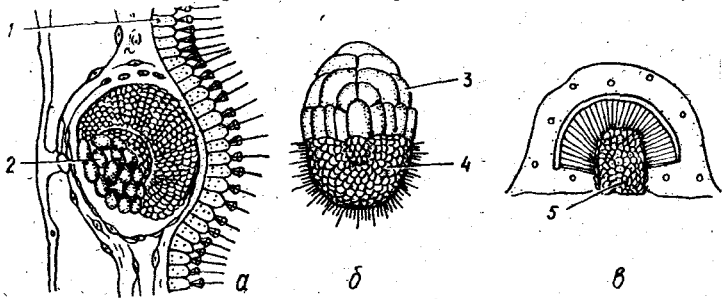


Рис. 78. Розвиток губки *Sycon garhanus* — зародок у тілі материнської особини (а), плаваюча амфібластула (б), прикріплення амфібластули до субстрату та початок метаморфозу (в):

1 — стінка джгутикової камери материнської особини; 2 — зародок; 3 — великі клітини; 4 — дрібні джгутикові клітини; 5 — парагастральна порожнина

неї розвивається молода губка, яка спочатку має асконоідний тип будови, що згодом ускладнюється до сикону чи лейкону (рис. 78).

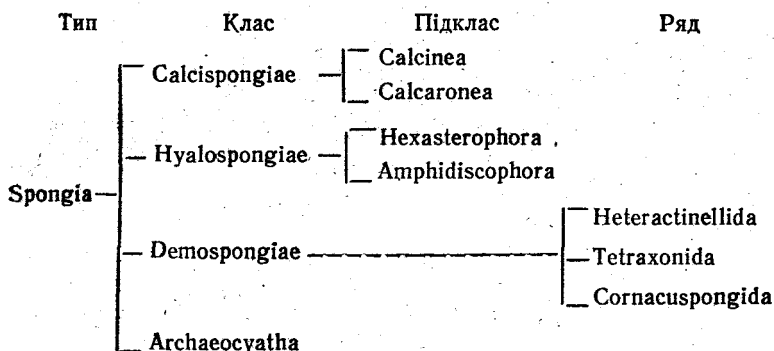
У багатьох невапнякових, зокрема кремнерогових, губок з яйця виходить личинка типу паренхімули, однак у неї відбувається дуже раннє диференціювання клітин: вже на стадії плаваючої личинки утворюються джгутикові камери з хоаноцитами, спікули тощо, під час осідання на субстрат зовнішній джгутиковий епітелій фагоцитується клітинами паренхіми та заміщується шаром пінакоцитів.

Таким чином, у двох типах розвитку губок переважають процеси міграції окремих клітин або вгинання шарів клітин, наприклад, у амфібластули під час осідання на субстрат джгутиковий шар вгинається всередину. В питанні про те, з якого типу клітин личинки утворюється той чи інший шар тіла дорослої особини, серед вчених єдиної думки немає. Деякі дослідники вважають, що дрібні джгутикові клітини паренхімули та амфібластули перетворюються на хоанодерму, а великі безджгутикові клітини — на пінакодерму та клітини паренхіми. Решта стверджує, що хоанодерма та пінакодерма утворюються із джгутикових клітин, паренхіма — з безджгутикових. Отже, в обох випадках у личинок губок формуються два ша-

ри — кінобласт (джгутиковий) та фагоцитобласт (безджгутиковий), які можна порівняти з такими шарами в інших первинних багатоклітинних. Таким чином, до губок не можна застосувати фундаментальне ембріологічне поняття «зародкові листки».

Губки — один з найдавніших типів, відомий ще з докембрійських часів. Вважають, що вони виникли від ранньої фагоцители внаслідок її переходу до сидячого способу життя.

Тип Губки поділяється на чотири класи: Вапнякові губки, Скляні губки, Звичайні губки та Археоціати.



КЛАС ВАПНЯКОВІ ГУБКИ (CALCISPONGIA, АБО CALCAREA)

Це винятково морські невеликих розмірів (до 7 см) поодинокі або колоніальні губки з вапняковим скелетом, що живуть на невеликих глибинах. Тіло поодиноких губок

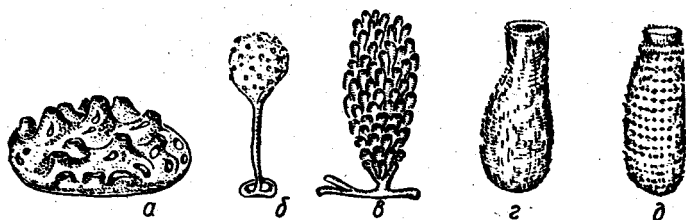


Рис. 79. Вапнякові губки:

a — *Clathrina primordialis*; *б* — *C. blanca*; *в* — *Leucosolenia bothryoides*; *г* — *Leuconia aspera*; *д* — *Grantia mirabilis*

має переважно бочкоподібну, трубчасту або мішкоподібну форми з голчастою поверхнею та віночком довгих спікул навколо оскулума (рис. 79). У дорослих особин спостерігаються всі три типи будови: аскон, сикон, лейкон.

Скелет складається з голок вуглекислого кальцію, що можуть бути одно-, три- або чотириосьовими. Голки, як правило, дрібні й вільно лежать у паренхімі, не з'єднуючись одна з одною. Викопні вапнякові губки відомі з силурійського періоду, тобто вони філогенетично молодші від звичайних. Вапнякові губки поділяються на підкласи *Calciinea* та *Calcarenea*, які різняться способами ускладнення асконоїдного типу будови до сикону та лейкону.

КЛАС СКЛЯНІ, АБО ШЕСТИПРОМЕНЕВІ ГУБКИ (HYALOSPONGIAE, АБО HEXACTINELLIDA)

Це винятково морські, переважно глибоководні, досить великі (до 1 м) губки з кремнеземним скелетом, поодинокі, рідше колоніальні. Тіло їх має переважно келихоподібну, трубчасту або мішкоподібну форми. Воно м'яке, досить легко розривається, а у разі значного розвитку скелета — тверде й крихке. Губки бувають сірими, білими, жовтуватими або коричневими. Мезохіл у них майже редукований, а всі живі клітини представлені в основному синцитієм, що утворює дермальну мембрану, стінки джгутикових камер та рухливу сітку тяжів і перегоронок, що з'єднують між собою всі частини тіла. Хоаноцитів у скляних губок немає. Вони містять суцільний хоаносинцитій, від якого відходять окремі комірцеві комплекси, що складаються із джгутика та кошика мікроворсинок, який його оточує. Між тяжами та перегородками є численні лакуни (порожнини), в яких циркулює вода. Іригаційна система належить до сиконоїдного типу. Архецити скляних губок позбавлені амебоїдної активності й не містять травних вакуолей (фагосом), які трапляються в цитоплазмі хоаносинцитію. Міоцитів або будь-яких скоротливих елементів немає (рис. 80).

Скелет скляних губок складається з різноманітних первинно шестипроменевих (триосьових) голок та їх похідних. Часто деякі промені редукуються, й таким чином виникають п'яти-, чотири-, три- або навіть одноосьові спікули (рис. 81). Спікули мають різну довжину — є великі, або макросклерити (їх розміри вимірюються сотнями мікрометрів, а іноді досягають кількох десятків сантиметрів), і дрібні — мікросклерити (їх розміри коливаються від 10 до 100 мкм). Мікросклерити мають вигляд шестипроменевих зірочок або амфідисків різноманітної форми. Скелет скляних губок диференційований — різні типи спікул мають певне місце в організмі. У більшості сучасних видів спікули з'єднані й утворюють суцільний опорний скелет,

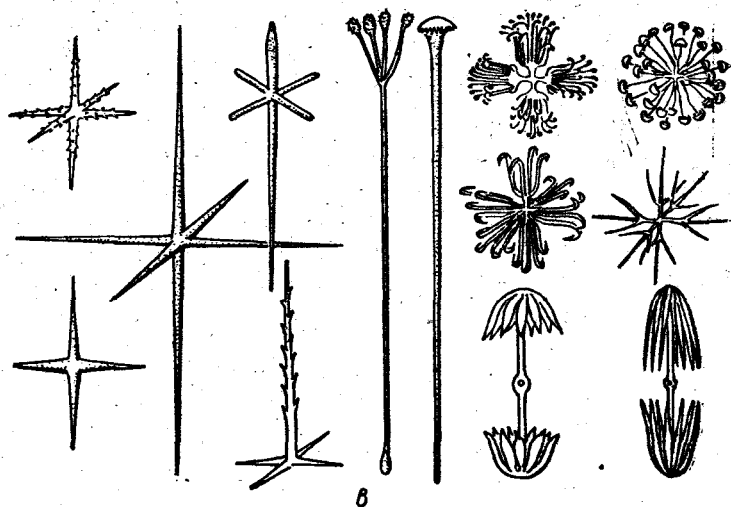
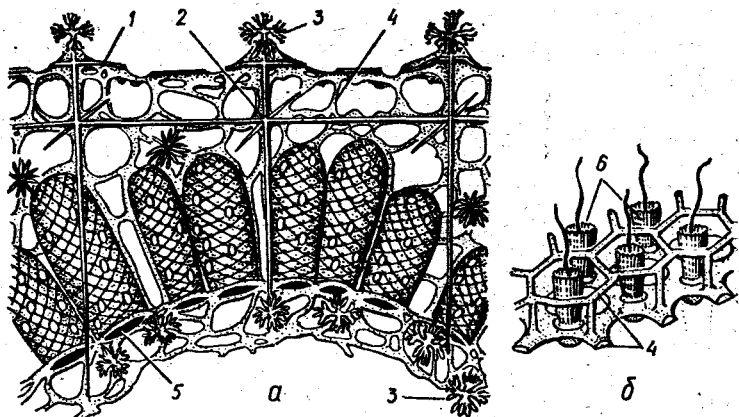


Рис. 80. Схема будови стінки тіла скляної губки — розріз через стінку тіла (а), стінки джгутикової камери (б), спікули (в):

1 — дермальний шар; 2, 3 — скелет; 4 — синцитіальні перегородки; 5 — джгутикові камери; 6 — комірцевий комплекс

однак відомі викопні губки (з кембрію та більш пізніх періодів) із поодинокими спікулами.

Своєрідність скляних губок полягає в синцитіальності їх будови. Однак це, безперечно, вторинне явище, оскільки під час ембріонального розвитку яйце скляних губок

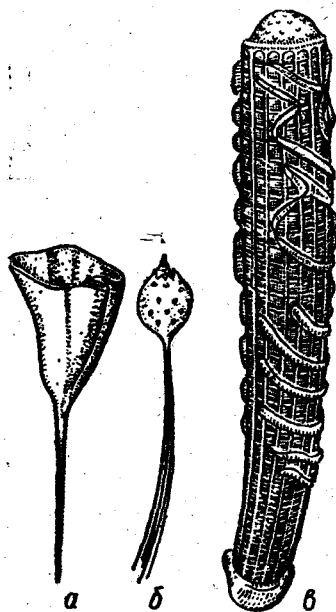


Рис. 81. Скляні губки:
 а — *Hyalostylus dives*; б —
Hyalonema elegans; в — *Euplectella aspergillum*

грунті (рис. 81). Цікаву будову має й гігантський монографіс (*Monographis chuni*) з дірчастим циліндричним тілом близько метра завдовжки, яке пронизане тонкою голкою, її довжина досягає трьох метрів, товщина 8,5 мм.

КЛАС ЗВИЧАЙНІ ГУБКИ (DEMOSPONGIAE)

Це найбільш численний клас сучасних губок, що мають дуже давнє походження, вони відомі з докембрійських часів (кінець протерозойської ери). Серед них є морські та прісноводні, переважно колоніальні (поодинокі види трапляються рідше) форми, як правило, середніх чи великих розмірів. Тип іригаційної системи — лейконоїдний, скелет кремнеземний. Крім того, звичайні губки часто мають спонгінові волокна. Колонії мають різноманітні розміри, забарвлення та форму — коркову, кулеподібну, розгалужену, бокалоподібну.

Скелет складається з одно- або чотириосьових спікул; спонгінові волокна утворюють його органічну частину. Ін-

повністю дробиться, й індивідуальність окремих клітин на ранніх етапах онтогенезу чітко виражена.

Клас Скляних губок складається з двох підкласів. До підкласу *Hexasterophora* належать такі відомі види, як кошик Венери (*Euplectella aspergillum*), що має циліндричне тіло, або мішкоподібне губка Роса (*Rossella*). Представники підкласу мають шестисьові мікросклерити. Великі голки цих губок часто з'єднуються між собою й утворюють скелет у вигляді ґрат. У представників другого підкласу *Amphidiscophora* — мікросклерити мають вигляд амфідисків. Типовий представник підкласу — губка гіалонема (*Hyalonema elegans*). Вона має келихоподібне або яйцеподібне тіло, що сидить на ніжці з пучка довгих голок, якими губка укорінюється в

коли скелет повністю складається зі спонгину, наприклад у грецької губки. Відомо один викопний і два сучасних ряди звичайних губок.

Ряд Гетерактинеліди (Heteractinellida)

До цього ряду належать вимерлі губки (кембрій — карбон), скелет яких складається з багатопроменивих зірчастих спікул, не зв'язаних одна з одною.

Ряд Чотирипроменеві губки (Tetrahonida)

Представниками ряду є винятково морські форми, відомі з докембрійського періоду до нашого часу. Скелет утворений переважно чотириосьовими спікулами з додатком одноосьових; спонгину немає взагалі або він міститься в невеликій кількості; є зірчасті мікросклерити. Тіло

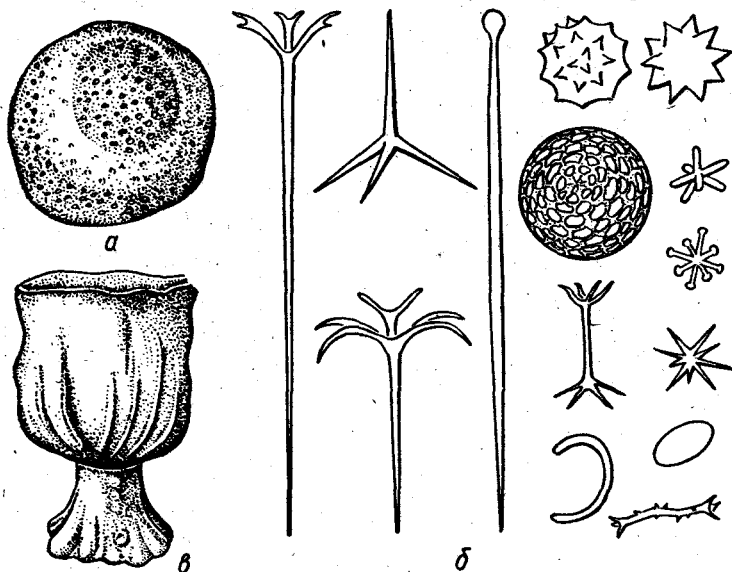


Рис. 82. Чотирипроменеві губки — загальний вигляд *Geodia barreti* (а), скелетні елементи (б), *Poterion neptuni* (в)

цих губок крихке, малоеластичне, вкрите щільним корковим шаром, який іноді перетворюється на міцний панцир, укріплений різноманітними макросклеритами.

Серед чотирипроменевих добре відомі досить великі (до 50 см) губки геодії з родини Geodiidae, що мають форму

куль, неглибоких келихів тощо. Тіло геодії дуже міцне й вкрите зовні панцирем, що побудований з дрібних кулеподібних склеритів (рис. 82). Поширеною є губка морський апельсин (*Tethya aurantium*), яка одержала свою назву за подібність до апельсина формою свого кулеподібного яскраво забарвленого тіла зі злегка горбкуватою поверхнею. До цього ряду належать свердлильні губки, або кліони (родина *Clionidae*), що роблять ходи у вапняковому субстраті, та келих Нептуна (*Poterion neptuni*).

Ряд Кременерогові губки (*Cornasuspongida*)

Ця найбагатша у видовому відношенні група сучасних губок у викопному стані відома з докембрійських часів. До ряду належать морські та прісноводні види. В складі скелета міститься багато спонгину.

Це переважно колоніальні види, що мають м'яке еластичне тіло різної форми. Внутрішньовидова мінливість також дуже висока — колонії одного виду можуть мати форму від коркової до пальцеподібно-розгалуженої. Скелет утворений одноосьовими голками різноманітної форми, сполученими спонгінновими волокнами. Є мікросклерити у вигляді якірців, шпильок, дужок, амфідисків. У деяких губок спікул немає, скелет має вигляд розгалуженої сітки спонгіннових волокон. Це — справжні рогові, або туалетні, губки, наприклад грецька губка *Euspongia officinalis*. У прісних водоймах мешкає кілька видів губок, об'єднаних під назвою бодяги (*Spongilla lacustris*, *Ephydatia*). Скелет у них сітчастий, утворений одноосьовими спікулами та спонгінном (див. рис. 73, 83). Цікавим видом є байкальська губка (*Lubomirskia baikalensis*), що має кущисте тіло висотою до 1 м. У морях поширені грудкоподібні губки — морський коровай (*Halichondria panicea*).

Своєрідну будову мають карликові форми морських губок, що у вигляді невеликих шкірок або нижніх плівок різного кольору (родина *Hymedesmiidae*) селяться на поверхні каміння, на черепашках молюсків або на інших субстратах. Постійну будову мають морські йоржики — *Asbesto pluma*, *Cladorhiza* (див. рис. 83). Це переважно невеликі тварини, стеблеподібне або булавоподібне тіло яких має численні тонкі вирости, що надають їм вигляду йоржиків, пташиних пер або парасольок.

Найбільшої видової різноманітності губки досягають у тропічних і субтропічних морях, хоча поширені й у високих широтах. Більшість губок мешкає на помірних глибинах (100—500 м), однак окремі види скляних губок жи-

вуть у океанічних западинах на глибинах до 11 км. Губки прикріплюються до твердих субстратів (каміння тощо) й не трапляються на замуленому ґрунті. Рух води для губок дуже важливий — з водою надходять їжа та кисень, тому найбільше губок мешкає в місцях морських течій. Таких місць уникають скляні губки, оскільки рух води руйнує їх крихкий скелет. Форма тіла губок залежить від

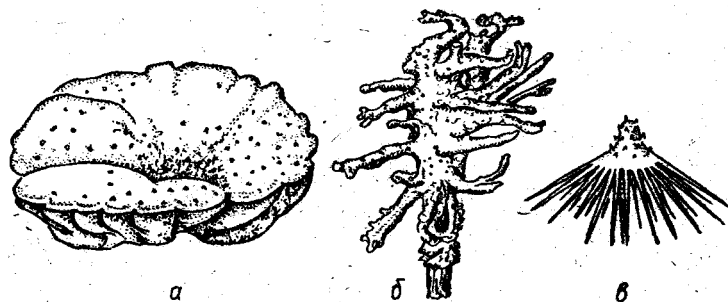


Рис. 83. Кременерогові губки:
 а — туалетна губка (*Spongia zimocca*); б — бодяга (*Spongilla lacustris*); в — *Cladorhiza longipina*

швидкості течії, характеру субстрату, глибини та інших факторів. На великих глибинах, де течія слабка, вони мають правильнішу форму, ніж на мілководді. Один і той самий вид бодяги в спокійній воді має кушову форму, на течії — схожий на корковий наріст.

Губки відіграють помітну роль у формуванні екосистем морського дна, особливо на глибинах до 500 м, де належать до домінантів. Перш за все їх роль виявляється в біофільтрації води, з якої поглинаються органічні рештки, мікроорганізми тощо. Різні організми вступають з ними у мутуалістичні відносини співіснування організмів, за якого кожен з них є корисним для іншого. Так, багато видів губок, особливо прісноводних, у своїх клітинах містять одноклітинні симбіотичні водорості, переважно зоохлорели, які зумовлюють зелене забарвлення більшості бодяг. Губка надає водоростям надійний притулок, постачає їм мінеральні солі та вуглекислий газ, отримуючи від них кисень і органічні речовини. В паренхімі деяких бодяг мешкають і нитчасті водорості.

У колоніях губок оселяються поліхети, ракоподібні, офіури, невеликі риби. Часто ці тварини відкладають яйця в тканини губок. Деякі краби та раки-самітники розміщу-

ють губки на своєму панцирі або черепашці для маскуван-
ня від ворогів.

Особливу життєву форму утворюють свердлильні губ-
ки-кліони. Вони здатні прокладати системи порожнин і
каналів у черепашках молюсків, скелетах коралів, мор-
ських вапнякових породах. Тіло губки розташоване в ка-
налах, оскулами та пори сконцентровані поблизу спеці-
альних отворів, що ведуть назовні. Механізм «свердління»
ще до кінця не з'ясований. Вважають, що губка виділяє
кислоти, які розчиняють вапно, а амебцити частково фа-
гоцитують дрібні частки вапна. Інтенсивне освоєння сверд-
лильними губками вапнякових скель спричинює руйнуван-
ня берегів, наприклад у Далмації.

Об'єктом промислу є перш за все туалетна, або грець-
ка, губка. Звільнені від м'яких компонентів спонгінові во-
локна здавна використовувалися для миття тіла. Ці губ-
ки добувають у Середземному та Червоному морях, Мек-
сиканській затоці, в Індійському океані, на Кубі, Філіппі-
нах, біля узбережжя Австралії тощо.

Красиві скелети скляних губок мають декоративне
значення. Особливо витончені форми має кошик Вене-
ри, що мешкає на значних глибинах поблизу японських
берегів.

Губки використовуються в медицині. Сушену бодягу з
давніх-давен застосовують як місцевопоздразнюючий засіб.
Деякі види новозеландських губок містять фторсилікат
натрію й використовуються для загоювання ран. У бага-
тьох губках знайдені бактерицидні речовини, якими лі-
кують хвороби верхніх дихальних шляхів. У одного з ви-
дів губок Карібського моря до складу РНК замість рибози
входить інший цукор — арабіноза. Препарати цієї губки
виявилися ефективними під час лікування деяких видів
раку крові.

Філогенетичні зв'язки між класами губок встановити
важко. Так, найбільш спеціалізовані скляні губки та най-
більш високоорганізовані звичайні губки є найстародавні-
шими групами, а вапнякові губки, що мають примітивну
будову, філогенетично значно молодші за них.

КЛАС АРХЕОЦІАТИ (ARCHAEOSYATHA)

Це морські переважно вимерлі тварини, що відрізня-
ються від справжніх губок монолітним скелетом і відсут-
ністю спікул.

Тривалий час вчені вважали, що археоціати — самостій-
ний тип, близький до сучасних губок. Нині знайдено ба-

гато видів сучасних губок, які, крім спікул, мають масивний вапняковий скелет або зовсім позбавлені спікул.

Тіло археоціат мало форму келиха, основу якого становив масивний вапняковий скелет (рис. 84). У дорослих особин цей скелет складався із зовнішньої стінки, пронизаної численними порами, і внутрішньої стінки. Простір між ними називався *інтервелюмом*. Всередині тіла містилася, як і у всіх губок, внутрішня атріальна, або парагастральна, порожнина. В інтервелюмі були розташовані горизонтальні скелетні перетинки — *денця* або дірчасті поздовжні пластинки — *септи*.

У інших груп археоціат міжстінковий простір був вільний або заповнений системою неправильно розташованих, складно вигнутих, інколи розгалужених дірчастих перетинок — *теній*. Скелет деяких археоціат утворений вертикальними трубками — *каліклами*, або *камерами*.

За даними електронної мікроскопії, скелет археоціат складався з кристаликів вапна розміром 3—9 мкм, розташованих безладно.

М'які тканини в археоціат розміщувалися таким чином.

Зовні скелетний келих був укритий тонким шаром пінакодерми, внутрішня стінка, що обмежує парагастральну порожнину, також вкрита пінакодермою. Мезохіл залягав у інтервелюмі.

Археоціати мали переважно сиконоїдний або лейконоїдний тип будови, джгутикові камери містили привідний та вивідні канали; на вершині келиха знаходився оскулум.

До субстрату тварина прикріплювалася спеціальним скелетним утвором — *каблучком* приростання, що мав вигляд масивного вапнякового моноліту або складався з численних вапнякових трубочок.

Розміри скелетів викопних археоціат коливалися в межах від кількох міліметрів до 1,5 м у довжину та від 3—4 мм до 70 см у діаметрі.

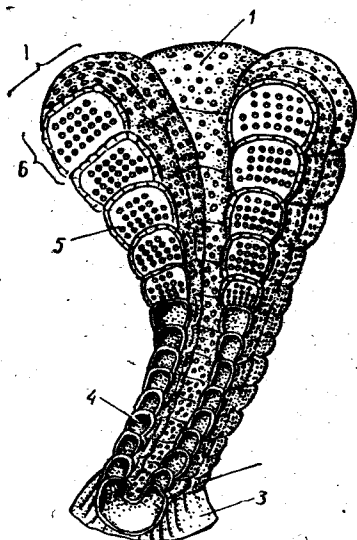


Рис. 84. Схема будови археоціат:

1 — атріальна порожнина; 2 — зовнішня стінка; 3 — каблучок приростання; 4 — внутрішня стінка; 5 — септа; 6 — камера; 7 — інтервелюм

Форма тіла археоціат була надзвичайно різноманітною — правильна та неправильна кубкоподібні, трубчаста, грибоподібна, дископодібна, куляста тощо. Доведено, що мінливість форми мала внутрішньовидовий характер, як і в сучасних губок, і залежала від швидкості течії, температури води тощо, що свідчить про низький рівень їх організації.

У археоціат відома особлива форма брунькування. На поверхні кубка навколо оскулума утворювалися вирости — крібри, що мали вигляд округлих тілець із міцною карбонатною оболонкою та щільними порами. Вони відривалися від материнського організму та, як вважають, розносилися течією, осідаючи потім на субстрат. Крім того, деяким археоціатам притаманний специфічний спосіб розмноження шляхом утворення поздовжніх перетинок, які поділяли стінки та внутрішню порожнину з утворенням кількох нових особин. Таким способом, а також звичайним брунькуванням утворювалися колонії. Оскільки було знайдено особин різного віку, це допомогло відтворити послідовність формування структур скелета. Спочатку з'являлися зовнішня стінка та невеликий каблучок приростання. Згодом стінка стає пористою, утворюється внутрішня стінка, а потім — система міжстінних перетинок.

Донедавна археоціати були відомі лише з нижньокембрійських відкладів. Нині вони знайдені також у пізньокембрійських породах Антарктиди.

Археоціати були поширені в морях нижнього кембрію; вони є керівними копалинами цього періоду.

Як і спікульні губки, археоціати — фільтратори. Реконструкція функціональної моделі тіла археоціат (форма келиха, діаметр пор і вивідних каналів тощо) свідчить, що їх келих був ідеально пристосований до пасивної фільтрації води. Вони мешкали на мілководді теплих морів, утворюючи (разом з вапняковими нитчастими водоростями) рифи значних розмірів. Імовірно, що ці утворення, подібно до сучасних коралових рифів, були основою багатих у видовому відношенні специфічних екосистем. Це підтверджується знахідками в поселеннях археоціат залишків ракоподібних, трилобітів, брахіопод, молюсків, голкошкірих тощо. Причини швидкого розквіту та інтенсивного вимирання археоціат невідомі.

У 1977 р. французький дослідник Ж. Васле в екваторіальних рифах Індо-Тихоокеанського басейну знайшов невелику (кілька сантиметрів завдовжки) тварину, яку спочатку віднесли до класу вапнякових губок (*Calcispongia*). Цей організм (*Vaceletia c Gupta*) має такий самий клі-

тинний склад, як і губки, зокрема містить археоцити та хоаноцити, характеризується лейконоїдним типом іригаційної системи. Його личинка — паренхімула; в онтогенезі є риси, притаманні звичайним і вапняковим губкам.

Але наявність суцільного вапнякового скелета з двох стінок і горизонтальних дінець між ними свідчить про те, що *V. сурта* не належить до вапнякових губок. Крім того, з карбону до крейди відома викопна група сфінктозоїв (*Sphinctozoa*) з подібним скелетом. Отже, цих тварин, зокрема й вацелетію, слід вважати справжніми археоціатами. У палеозойську еру існувала ще одна група організмів, близьких до типових археоціат і до сфінктозоїв — строматопорати. Таким чином, геологічна історія археоціат не закінчена — їх нащадки живуть і досі, хоча розквіт цієї групи давно минув.

Археоціати — це справжні губки, скелет яких складається не з окремих спікул, а є монолітним. Усі інші риси їх організації — загальний план будови тіла, клітинний склад, а також онтогенез — такі ж, як і у всіх інших губок.

ТИП РЕЦЕПТАКУЛІТИ (РЕСЕРТАКУЛИТА)

Місце цієї викопної групи тварин в системі безхребетних тривалий час залишалося не визначеним. Вважалося, що вона близька до губок або кишковопорожнинних. За сучасними уявленнями, рецептакуліти — окремий тип, який має своєрідний план будови, перебуваючи на рівні організації губок і археоціат. Викопні бентосні морські організми відомі з ордовіка до пермського періоду.

Рецептакуліти — кубкоподібні радіально симетричні організми з вапняковим скелетом. Їх розміри становлять від кількох міліметрів до 30—40 см. Скелет складається із зовнішньої та внутрішньої дірчастих стінок, всередині є центральна порожнина, яка у верхній частині тварини утворює отвір, можливо, оскулум (рис. 85). Зовні скелет вкритий щільно прилеглими одна до одної ромбоподібними чи шестикутни-

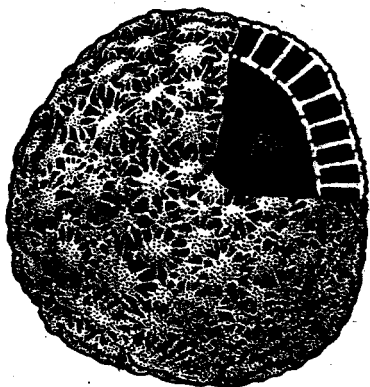


Рис. 85. Схеми будови рецептакуліт

ми вапняковими пластинками, розташованими правильними спіральними рядами. Під покривом міститься зовнішня стінка. Вона, як і внутрішня, утворена окремими елементами скелета — меромами. Кожний мером утворений чотирма променями, що розходяться під прямим кутом один до одного в одній площині в зовнішній стінці. Вони з'єднані з такими ж променями внутрішньої стінки за допомогою порожнистої двостінної трубки (радіалі). Кінці променів з'єднані з кінцями променів інших мером і утворюють сітчасті зовнішню та внутрішню стінки. Відомо, що рецептакуліти розмножуються брунькуванням; у молодих особин одразу виникають мероми, зовнішній покрив формується пізніше. Такий спосіб утворення скелета невідомий у інших тварин. Існують кілька десятків видів типу, що об'єднуються в три класи. Одним із представників є *Receptaculites neptuni*.

ТИП ОРТОНЕКТИДИ (ORTHONECTIDA)

Дрібні (розміром до міліметра) організми, що паразитують у порожнині тіла та статевих залозах морських безхребетних — турбеларій, немуртин, поліхет, молюсків, офіур. Подібно до пластинчастих і губок тканини та органи в них не розвинені; нервових, м'язових і травних клітин немає. Для них характерне правильне чергування вільноживучого (самці та самки) та паразитичного покоління (рис. 86).

Вільноживуче статеве покоління складається звичайно з самців та самок, хоча відомі й гермафродитні види. У статевих особин тіло вкрите розташованими кільцями клітинами епітелію, частина з яких має війки. Під епітелієм у самок містяться численні яйцеклітини (до 500—1000), у самців — сім'яник із сперматозоїдами. В епітелії є спеціальний статевий отвір. Навколо сім'яника у самців містяться видовжені скоротливі клітини з мікрофіламенатами, що тягнуться вздовж усього тіла, а на центральній осі тіла — опорні клітини з товстими волокнами всередині. Видовжені скоротливі клітини самок розташовані під покривними клітинами.

На передньому кінці тіла в самок і самців є група недиференційованих клітин, схожих на паренхіму.

Статеві особини залишають тіло хазяїна. В морській воді вони збираються до купи. Самці виділяють сперму, яка через статевий отвір проникає всередину самки та запліднює її яйцеклітини. Яйця розвиваються всередині самки. В результаті повного та нерівномірного дробіння утворю-

ється щільна кулька (морула), що складається з єдиної великої центральної клітини, оточеної дрібними численними периферійними клітинами. З морули формується вільна личинка, яка виходить із материнського організму назовні (див. рис. 86). Личинка вкрита шаром вільчастих

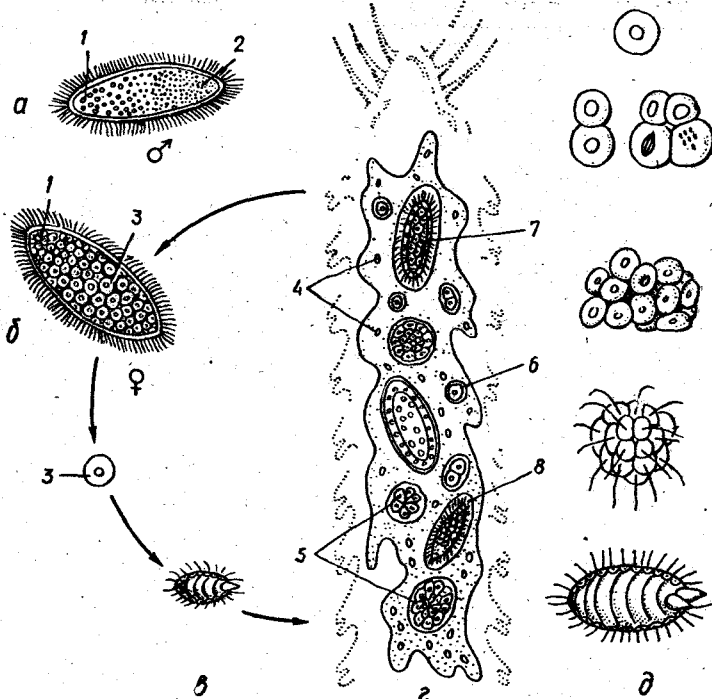


Рис. 86. Життєвий цикл ортонектид — самці (а), самки (б), личинка (в), плазмодій в організмі хазяїна (е), розвиток із заплідненого яйця вільчастої личинки *Rhopaluga orphiosomae* (д):

1 — неспеціалізовані клітини; 2 — сперматозоїди; 3 — яйцеклітини; 4 — вегетативні ядра; 5 — розвиток статеві особи; 6 — генеративні клітини (аксобласти); 7 — самка; 8 — самець

клітин і всередині містить два тільця, що заломлюють світло, та багато зародкових клітин. Личинка деякий час плаває, знаходить хазяїна та проникає в нього, можливо, за допомогою заломлюючих світло тілець. Усередині хазяїна вільчасті клітини гинуть, а зародкові — зливаються в плазмодій.

Паразитичне нестатеве покоління має вигляд багатоядерного плазмодію, що живиться шляхом піноцитозу та фагоцитозу за допомогою численних виростів, які проникають у тканини хазяїна. Ядра мітотично діляться, плазмодій росте. Ядра плазмодія поділяються на вегетативні

та генеративні. Навколо генеративних клітин відокремлюються ділянки цитоплазми — так виникають генеративні клітини — аксобласти. Одні дослідники вважають розвиток із них статевих особин нестатевим розмноженням, інші — партеногенетичним (статевим, без запліднення). В одних плазмодіях із аксобластів утворюються самці, в інших — самки. Статеві особини виходять у воду (непаразитичне покоління).

Представник ортонектид — паразит офіур *Robaleara orphiosomae*.

Місце ортонектид у системі тваринного царства є предметом дискусій. Одні вчені вважають їх спрощеними внаслідок паразитизму нащадками більш високоорганізованих багатоклітинних плоских червів, коловороток, дінофілід, ехіурид, інші — однією з груп первинно примітивних організмів, які залишилися на рівні організації фагоцители. Найбільш імовірною є остання точка зору: Оскільки ортонектиди — двошарові тварини, зовнішній війчастий шар їх тіла можна прирівняти до кінобласту, внутрішні клітини — до фагоцитобласту. Вони перейшли до паразитичного способу життя у різних групах морських безхребетних, що спричинило ускладнення їх життєвого циклу й спеціалізацію паразитичного покоління.

ТИП ДИЦЕМІДИ (DICYEMIDA)

До цього типу належать паразити нирок бентосних головоногих молюсків, які досягають 1 см завдовжки. Як і попередні типи, дициеміди характеризуються відсутністю тканин і органів, рота, кишечника, нервів і м'язів. Їх життєвий цикл дуже складний і до кінця не вивчений. На відміну від попереднього типу, обидва (статеве та нестатеве) покоління дициемід є паразитичними (рис. 87).

У тілі молюсків паразитує ряд послідовних поколінь — нематоген-засновник, кілька поколінь нематогенів, ромбоген. Нематоген має витягнуту червоподібну форму. Всередині міститься видовжена осьова клітина, оточена війчастим епітелієм. Вісім-дев'ять передніх епітеліальних клітин утворюють невелике розширення — головний капор, 14—22 війчасті клітини вкривають тулубний відділ. У цитоплазмі осьової клітини, крім її власного ядра, містяться кілька невеликих ядер, що діляться мітотичним шляхом, утворюючи генеративні клітини, або аксобласти. За їх рахунок всередині осьової клітини материнського нематогена розвиваються нові нематогени, такий процес багаторазово повторюється.

За допомогою електронного мікроскопа на поверхні війчастих клітин знайдено особливі гребінцеві вирости, а між зовнішніми клітинами та осьюою — цитоплазматичні містки (десмосоми). У клітинах диціемід мітохондрії трубчасті, а не пластинчасті, як у більшості багатоклітинних.

Живляться тварини розчиненими речовинами шляхом піноцитозу покривних клітин. Піноцитозні пухирці передають аксиальній (осьовій) клітині.

Під час утворення нематогена аксобласт спочатку збільшує свій об'єм, потім нерівномірно ділиться мітотичним

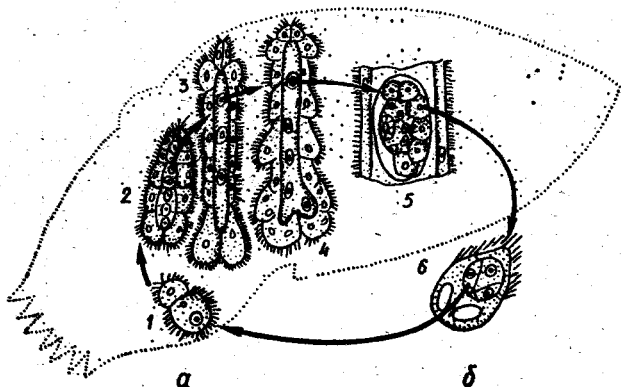


Рис. 87. Життєвий цикл диціемід — розвиток в організмі хазяїна (а); вільноживува личинка (б):

1 — двоклітинний зародок; 2 — нематоген-засновник; 3 — первинний нематоген; 4 — ромбоген; 5 — інфузориген у осьовій клітині ромбогена; 6 — інфузориформ

шляхом; в результаті утворюється одна велика центральна клітина (макромер), оточена кількома малими (мікромерами), що розвиваються у війчастий епітелій. Макромер згодом знову нерівномірно ділиться на велику осьову (аксиальну) клітину та маленьку клітину, яка проникає всередину великої, ділиться та започатковує аксобласти. Після цих процесів зародок росте за рахунок збільшення розмірів клітин, залишає материнську особину й починає вести самостійне паразитичне життя. Через кілька поколінь нематогенів подібним шляхом з'являються ромбогени. В їх епітелії є особливі бородавчасті клітини з темними зернами екскретів усередині. Більша частина аксобластів усередині ромбогенів дегенерує, а з тих, що залишилися, розвивається нове покоління — інфузоригени.

Інфузориген складається з осьової соматичної клітини, всередині якої виникає кілька безджгутикових спермато-

зоїдів (сперміїв), та оточуючих її ооцитів. У процесі сперматогенезу та дозрівання ооцитів спостерігається мейоз. Після дозрівання статевих клітин інфузориген розпадається та дегенерує, причому ця стадія існує всередині ромбогена. Після запліднення в осьовій клітині ромбогена з зиготи розвивається розселювальна личинка — інфузориформ

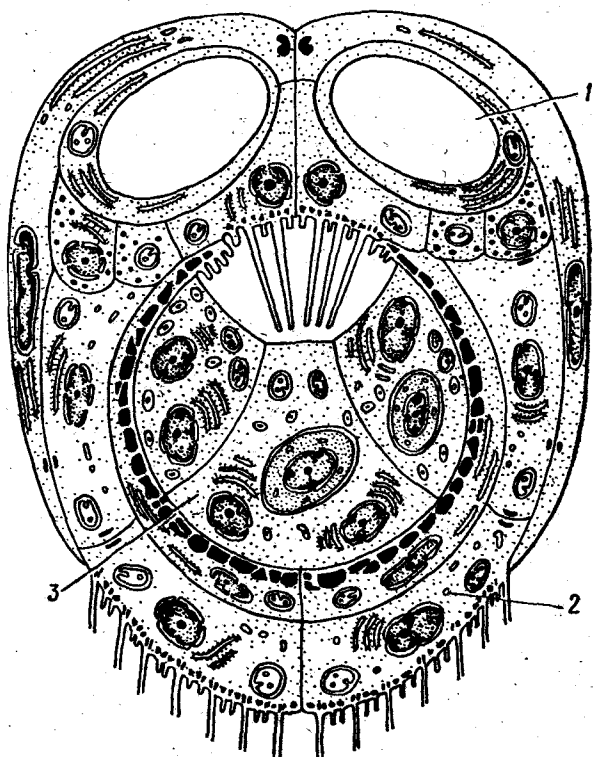


Рис. 88. Схема будови інфузориформа:
1 — світлозаломлючі тільця; 2 — війчаста клітина; 3 — аксобласт

(рис. 88). Він укритий війками, всередині має два світлозаломлюючих тільця з гуаніном, а також аксобласти. З сечею молюска інфузориформ виходить назовні, деякий час плаває поблизу дна, а потім інвазує молодого головоногого молюска. З аксобластів у тілі молюска розвиваються ламерівські личинки, які проникають у нирки, де перетворюються на нематогенів-засновників.

Одні дослідники вважають, що аксобласти — це агамети, тоді інфузориформ, нематоген і ромбоген — нестате-

ві покоління; на думку інших, аксобласти є партеногенетичними яйцями, тоді всі перелічені покоління — партеногенетичні. Остаточо це питання досі не з'ясоване. Не викликає сумнівів лише те, що інфузориген — статеве покоління.

Представник типу — *Дісуета*. Систематичне положення та походження диціємід так, як і ортонектид, є предметом дискусії вчених. Їх вважають спрощеними трематодами або навіть родичами інфузорій. Більш обґрунтованою є думка, що дицієміди, як і ортонектиди, — це нащадки мечниковської фагоцители.

РОЗДІЛ СПРАВЖНІ БАГАТОКЛІТІННІ (EUMETAZOA)

Справжні багатоклітинні характеризуються наявністю диференційованих тканин, появою у більшості з них органів і систем органів. У справжніх багатоклітинних з'являються кишечник (у деяких паразитичних форм він може редукуватися), нервова та статеві системи, органи чуття; у більшості виникає видільна система, у вищих тварин — кровоносна й дихальна. У процесі ембріонального розвитку в Eumetazoa утворюються два або три зародкових листки, з яких розвиваються тканини та органи дорослих тварин.

Справжні багатоклітинні мають різноманітні плани будови та різні рівні організації. Серед них на найнижчому щаблі стоять Кишководорожнинні (тип Cnidaria) та Реброплави (тип Ctenophora). У них ще немає справжніх органів і систем органів, є лише поліфункціональні пласти — *епідерма* та *гастродерма*, які утворюються відповідно з двох зародкових листків (*ектодерми* та *ентодерми*). У всіх інших Eumetazoa в ембріональному розвитку закладається ще третій зародковий листок — *мезодерма*, за рахунок якої розвивається значна частина внутрішніх органів.

Рівень організації тварин зумовлений наявністю та характером порожнини тіла. *Порожниною тіла* називають простір між стінкою тіла, що складається з шкірних покривів і прилеглої до них мускулатури, та кишечником. У Плоских черв'яків (тип Plathel — minthes), Немертин (тип Nemertini) та Камптозоїв (тип Kamptozoa) порожнини тіла немає, простір заповнений сполучною тканиною мезодермального походження — паренхімою. У Первиннопорожнинних (тип Nemethelminthes), Коловерток (тип Rotifera), Скреблянок (тип Acanthoscephala), Цефалоринхів (тип Cephalorhyncha) є порожнина тіла (вона називається *первинною*, або *схі-*

зоцелем), заповнена рідиною, що омиває внутрішні органи та виконує функцію гідроскелета, на який опирається мускулатура. Порожнина тіла відіграє також важливу фізіологічну роль у організмі — порожнинна рідина транспортує кисень, поживні речовини та продукти виділення.

У всіх інших тварин, починаючи з Кільчастих червів (тип Annelida), є *вторинна порожнина тіла*, або *целом*. Морфологічно целом відрізняється від схізоцелю наявністю власних стінок, які в онтогенезі завжди формуються з мезодерми. Вони складаються з одношарового епітелію, що називається *целомічним*, або *перитонеальним*. Целомічний епітелій вистилає зсередини стінку тіла й обгортає кишечник. За допомогою особливих каналів — *целомодуктів* — целом сполучається із зовнішнім середовищем. Таким чином, целом є не просто проміжком між внутрішніми органами, а й цілком сформованим органом, будова якого в різних груп тварин різна. Він виконує ряд важливих функцій у організмі. Перш за все дуже важливим є опорне значення целому. Під час скорочення м'язів стінок тіла тиск передається на целомічну рідину, яка виконує функцію гідроскелета. В целомі дозрівають статеві продукти. Він виконує, як і схізоцель, транспортну функцію. У деяких тварин має місце комбінація різних утворень. Так, у Молюсків (тип Mollusca) є целом, схізоцель і паренхіма, але в різних класах ці утворення розвинені по-різному. У Членистоногих (тип Arthropoda) целомічні мішечки закладаються під час ембріонального розвитку, але надалі руйнуються й їх порожнина зливається з первинною порожниною, утворюючи мішану порожнину — міксоцель.

Розділ Eumetazoa об'єднує багатоклітинних, до яких належить більшість сучасних типів тварин — від Cnidaria до Chordata.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННІ (CNIDARIA, АБО COELENTERATA)

Кишковопорожнинні — водні, переважно морські тварини, прикріплені до субстрату або плаваючі в товщі води. Це поодинокі або колоніальні форми, що мають розміри від кількох міліметрів до кількох метрів. Відомо близько 9 тис. видів, у прісних водоймах і морях України знайдено майже 40 видів.

Більшість кишковопорожнинних має *радіальну (променево) симетрію*. Це означає, що через їх тіло можна провести одну головну вісь, навколо якої радіально розміщуються окремі частини тіла, наприклад щупальця.

Для кишковопорожнинних характерний тканинний тип організації, тобто клітини в їх тілі об'єднані в тканини. Проте вони не мають складних органів, властивих більш високоорганізованим тваринам. Важливою прогресивною рисою кишковопорожнинних є поява в них нервової системи та м'язових (*епітеліально-м'язових*) клітин. За рахунок цього тварини сприймають різні подразнення та рухаються. Кишковопорожнинні — більш інтегровані тварини

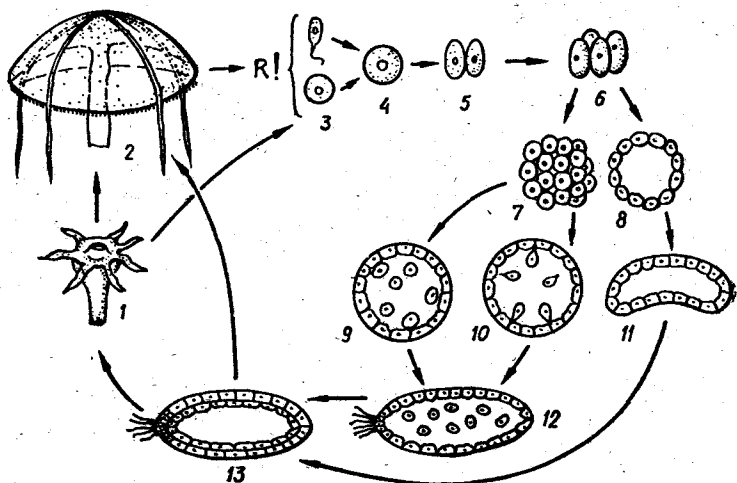


Рис. 89. Цикли розвитку Cnidaria:

- 1 — поліп; 2 — медуза; 3 — гамети; 4 — зигота; 5—6 — дробіння зиготи; 7 — морула; 8 — бластула; 9 — делямінація; 10 — імміграція; 11 — інвагінація; 12 — паренхімула; 13 — планула (R! — редукційний поділ)

порівняно з Prometazoa — у них з'являються загальноорганізмennі функції — живлення та рух. Живляться вони активно, а не пасивно, захоплюючи та вбиваючи здобич; переважна більшість їх — хижаки. Хижий спосіб життя сприяє інтеграції організму й подальшій еволюції.

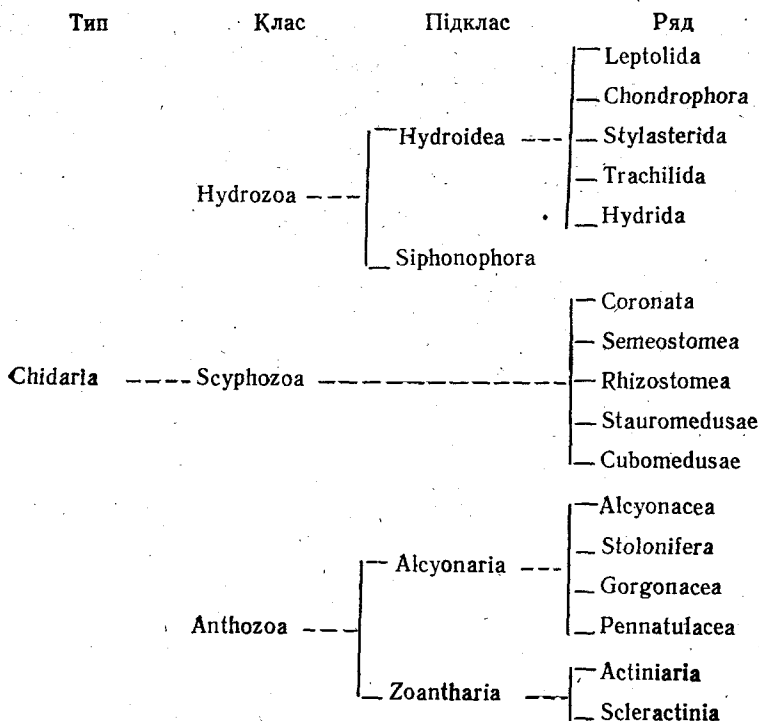
Кишковопорожнинні належать до двошарових тварин. У онтогенезі в них формуються лише два зародкових листки — екто- та ентодерма, з яких розвиваються два епітеліальні шари тіла — поверхневий — *епідерма* та внутрішній — *гастродерма*. Між ними залягає більш-менш розвинений неклітинний шар — *мезогля*. Це — драглиста проміжна речовина, продукт виділення обох шарів, в неї можуть мігрувати окремі клітини.

Кишковопорожнинні не мають порожнини тіла; єдина порожнина — *гастральна*, що вистелена гастродермою й відкривається назовні ротовим отвором.

Особливістю кишквопорожнинних є наявність у них *жалких клітин (кнідоцитів)*. Більшість видів має скелет, що виконує опорну та захисну функції. Для них характерне існування двох життєвих форм — *поліпа* та *медузи*. Поліпи ведуть прикріплений спосіб життя, розмножуються, як правило, нестатевим способом, часто утворюють колонії. Медузи — вільноплаваючі, поодинокі тварини, що розмножуються статевим шляхом. Часто в життєвому циклі кишквопорожнинних відбувається правильне чергування поколінь поліпів і медуз — *метагенез* або часткова редукція одного з цих поколінь — *гіпогенез*. Нерідко спостерігається повна відсутність одного з поколінь (рис. 89).

Характерною рисою кишквопорожнинних є здатність до *регенерації* — відновлення цілої тварини (поліпа) з окремих частин, навіть групи клітин.

Тип Кишквопорожнинні поділяється на три класи.



КЛАС ГІДРОЇДНІ (HYDROZOA)

Це переважно дрібні поодинокі та колоніальні організми, які мають форму поліпа або медузи. Серед поліпів поширена колоніальність. Колонії бувають *монормфними* — з однаковими поліпами та *поліморфними* — з різними поліпами. Кишкова (гастральна) порожнина поліпів має вигляд мішка й позбавлена перетинок; гонади розвиваються в ектодермі. Клас об'єднує близько 4 тис. переважно морських видів, лише кілька десятків з них мешкають у прісних водоймах.

Клас Гідроїдні поділяється на два підкласи: Гідроподібні (Hydroidea) та Сифонофори (Siphonophora).

Підклас Гідроподібні (Hydroidea)

До цього підкласу належать кишковопорожнинні, переважна більшість яких утворює монормфні колонії, прикріплені до субстрату. У деяких неколоніальних видів поліпи здатні плавати біля поверхні води. Найбільш поширені види мають життєві цикли з яскраво вираженим метагенезом.

Найпростіше побудовані поодинокі поліпи (ряд Hydrida). Їх тіло має вигляд циліндричного мішка, що прикріплюється подошвою до субстрату, на протилежному кінці міститься ротовий отвір, оточений віночком із 4—12 щупалець. Рот веде в гастральну, або кишкову, порожнину. Стінка тіла складається з епідерми та гастродерми, між якими замість мезоглеї залягає тонка *базальна перетинка* — безструктурна речовина, продукт виділення обох пластів (рис. 90).

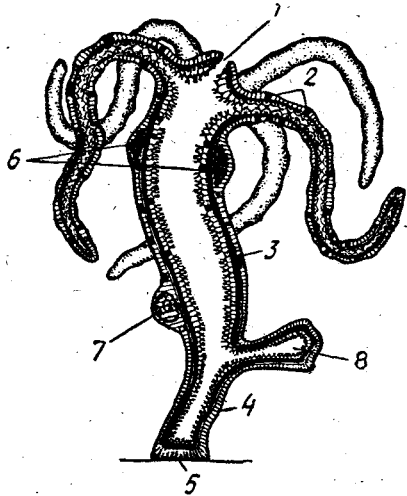


Рис. 90. Схема будови гідри:
1 — рот; 2 — щупальце; 3 — тулубний відділ; 4 — стебельце; 5 — подошва;
6 — чоловічі гонади; 7 — жіноча гонада; 8 — брунька

Епідерма складається з кількох типів клітин, що виконують різні функції (рис. 91). Більшість з них — епітеліально-м'язові клітини. Тіло такої клітини входить до складу епітелію, а на своєму базальному кінці має перпендикулярний до осі клітини м'язовий відросток, що містить

одне скоротливе волокно. Всі м'язові відростки в епідермі напрямлені паралельно поздовжній осі тіла. Деякі з цих клітин мають джгутики. В епідермі є також залозисті клітини, які виділяють клейкий секрет, особливо багато їх в

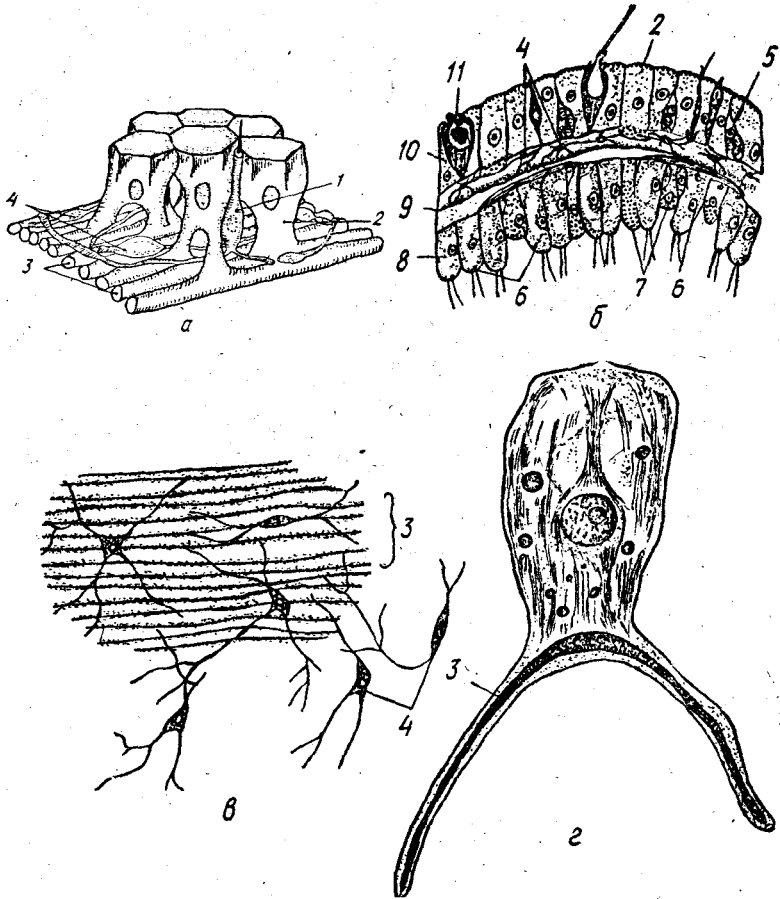


Рис. 91. Типи клітин гідри — схема просторового розміщення клітин епідерми (а), розріз через стінку тіла (б), нервовий плексус (в), епітеліально-м'язова клітина (г):

1 — чутлива клітина; 2 — епітеліально-м'язова клітина; 3 — скоротливі відростки епітеліально-м'язових клітин; 4 — нервові клітини; 5 — інтерстиціальні клітини; 6 — травні клітини; 7 — залозисті клітини; 8 — гастродерма; 9 — опорна пластинка; 10 — епідерма; 11 — жалка клітина

області підошви. До складу епідерми входять також нервові клітини (нейрони), які поділяють на три типи: чутливі, асоціативні та рухові. Чутливі клітини розташовані між епітеліальними, асоціативні та рухові — під епітелієм на

одному рівні з м'язовими відростками. Всі нейрони мають численні відростки, що контактують між собою, а рухові нейрони — також і з м'язовими відростками. Таким чином, усі нервові клітини з'єднані в плетиво, або *дифузний плексус*. Він утворює скупчення клітин навколо рота й підшви, однак справжніх нервових вузлів, або *гангліїв*, у кишковопорожнинних не утворюється. Але навіть ця примітивна структура забезпечує пристосувальні реакції тварини. Наприклад, гідра реагує на механічні подразнення скороченням тіла, причому спочатку скорочується ділянка, що прилягає до місця подразнення, а потім, у разі тривалішого подразнення, воно поширюється на інші ділянки. Такий характер реакції властивий саме дифузійній нервовій системі. Дифузний плексус проводить збудження у всіх напрямках; поширення збудження супроводжується хвилею м'язових скорочень.

Здатність гідроїдних реагувати на механічні подразнення пов'язана з розвинутим чуттям дотику. Це виявляється, зокрема, в тому, що гідри звичайно обирають жорсткий субстрат і активно переміщуються по ньому. Спеціалізованих органів для сприймання світла в поліпів немає, однак світло приваблює гідру, подразнюючи чутливі клітини епідерми. У гідри є й специфічні хеморецептори — чутливі клітини, які реагують на поживні речовини й керують її харчовою поведінкою. Вони містяться в епідермі та гастродермі.

У епідермі локалізовані також найбільш спеціалізовані жалкі клітини — *кнідоцити* (рис. 92). Вони є знаряддям нападу та захисту. В найбільш типовому випадку жалка клітина містить всередині овальну жалку капсулу, наповнену рідиною. На одному полюсі стінка капсули має впливання у вигляді порожнього, дуже тонкого відростка, який утворює закручену спіраллю жалку нитку. На зовнішній поверхні клітини розташований тонкий чутливий волосок — *кнідоциль*, ультраструктура якого нагадує довгий джгутик, оточений 18—22 тонкими виростами цитоплазми — мікроросинками. На відміну від справжніх джгутиків кнідоциль нерухомий. У разі найлегшого дотику до кнідоциля спостерігається стрімке, подібне до пострілу, вивертання жалкої нитки. Вона встромлюється в тіло жертви й впрорскує отруйний вміст капсули. Нитка вкрита напрямленими назад щипами, завдяки чому утримується в тілі жертви. Назад у капсулу жалка нитка не втягується, клітина висмикується з покриву й гине. Замість неї утворюються нові жалкі клітини. Жалкі клітини такого типу називаються *пенетрантами*. Інші — *вольвенти* — мають короткі, позбав-

лені шипів нитки, які обплутують здобич, у *глютинантів* є довгі липкі нитки, що утримують здобич. Найбільше жалких клітин міститься на щупальцях, де вони утворюють скупчення (батареї). Функціонування жалких клітин автономне й не пов'язане з нервовою системою. Є тварини (головляброві молюски, турбеллярії тощо), які, поїдаючи кишковопорожнинних, не перетравляють кнідоцити. Жалкі

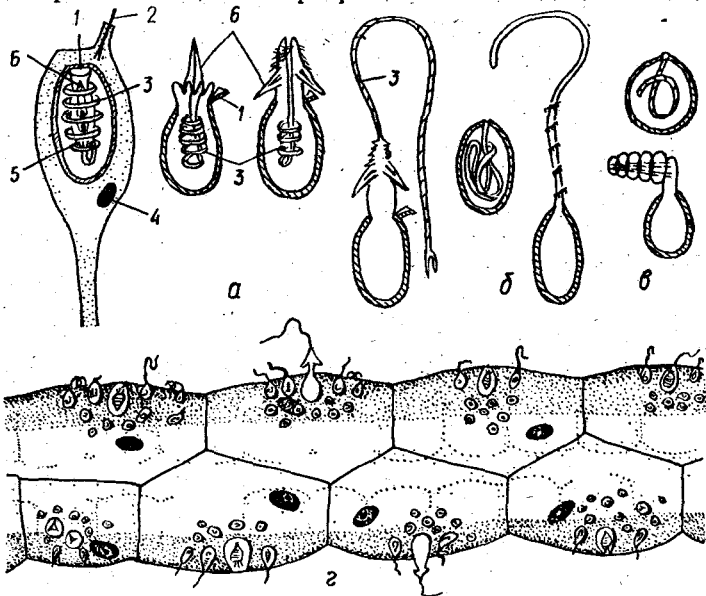


Рис. 92. Типи жалких клітин гідри — пенетранти на різних стадіях вистрілювання жалкої нитки (а), глютинанти (б), вольвенти (в), батареї жалких клітин на щупальцях (г): 1 — кришечка жалкої капсули; 2 — кнідоциль; 3 — жалка нитка; 4 — ядро; 5 — розширена основа жалкої нитки із щетинками, що прикриті зовні стилетами (б)

клітини мігрують до поверхні тіла і відіграють захисну роль.

Біля основи епітеліально-м'язових клітин епідерми містяться дрібні недиференційовані клітини, що називаються *інтерстиціальними* (і-клітини). Вони можуть перетворюватися на інші типи клітин екто- та ентодерми, замінюючи загіблі клітини.

Епітеліально-м'язові клітини розмножуються, започатковуючи такі ж клітини, а нервові, жалкі та залозисті клітини вже настільки спеціалізовані, що втратили здатність до поділу й утворюються лише за рахунок і-клітин. Із інтерстиціальних клітин розвиваються також статеві клітини.

Гастродерма складається з епітеліально-м'язових і залозистих клітин. Перші мають таку ж будову, як і епідермальні, але їх м'язові відростки спрямовані перпендикулярно до поздовжньої осі тіла й діють як антагоністи м'язових відростків епідерми. Епітеліальні частини епітеліально-м'язових клітин мають два-п'ять джгутиків і можуть утворювати псевдоподії, тобто здатні до фагоцитозу.

Завдяки скороченню м'язових шарів поліп може видовжуватися, скорочуватися, вигинатися. Його щупальця підтягують до рота здобич, яка заковтується за рахунок координованої роботи м'язів епідерми та гастродерми.

Залозисті клітини виділяють у гастральну порожнину травний сік із ферментами. Іжею гідроїдів є дрібні планктонні організми, переважно ракоподібні та їх личинки, інколи — ікра й личинки риб.

Вбита або паралізована жалкими клітинами здобич, потрапивши в гастральну порожнину, під дією травних ферментів частково перетравлюється, подрібнюється до стану маленьких часточок, які фагоцитуються епітеліально-м'язовими клітинами. Завдяки руху джгутиків вміст гастральної порожнини (вода, продукти травлення, дрібні часточки їжі) переміщується, що сприяє контакту харчових часток із клітинами фагоцитуючого епітелію. Неперетравлені рештки викидаються з гастральної порожнини через рот. Отже, в кишковопорожнинних має місце порожнинне та внутрішньоклітинне травлення.

У складі гастродерми є також нервові клітини, які лежать поодинокі або утворюють ентодермальний плексус, але більш рідкий, ніж у епідермі.

Видільної системи в кишковопорожнинних немає. Кінцеві продукти обміну речовин накопичуються в гастродермі, звідки виводяться в гастральну порожнину, а звідти через рот назовні.

Поліпи дихають усією поверхнею епідерми та гастродерми. У разі відсутності їжі в шлунку гастральна порожнина заповнюється водою, яка переміщується завдяки роботі джгутиків, що сприяє більш інтенсивному газд-обміну.

Більшість видів морських гідроїдних поліпів (ряд *Lep-
tolida*) утворює колонії, що складаються з величезної кількості особин. Колонії можуть бути різними за формою, найчастіше кущоподібними або деревоподібними. Вони прикріплюються до субстрату особливими відростками, які нагадують коріння. Стовбур колонії розгалужується, на кінцях гілок сидять окремі особини, схожі на гідру, які звуться *гідрантами*. Загальний стовбур і розгалуження, які

територіально не належать до жодного поліпа, називаються *ценосарком* (рис. 93).

Навколо ценосарка утворюється зовнішня органічна оболонка з хітиноподібної речовини — *тека*, що виділяється клітинами епідерми й виконує захисну та опорну функції. У деяких груп тека просякається вапном. Тека в деяких видів досягає основи гідрантів (підряд *Athescata*), у

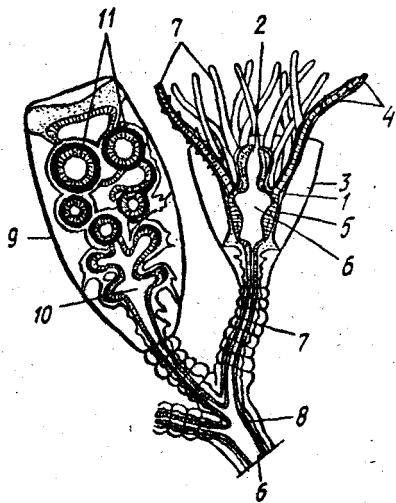


Рис. 93. Будова ділянки колонії *Obelia geniculata*:

1 — епідерма; 2 — рот; 3 — гідротека; 4 — щупальця; 5 — гастродерма; 6 — гастральна порожнина; 7 — тека; 8 — стовбур колонії (ценосарк); 9 — гонотека (ділянка теки, що вкриває бластостиль); 10 — бластостиль; 11 — медузи, що відбруньковуються

інших вкриває їх тіло, утворюючи захисну чашечку, або гідротеку, навколо кожного гідранта (підряд *Thecaphora*). У деяких видів колонії можуть досягати великих розмірів, при цьому окремі гідранти залишаються мікроскопічними.

Гідранти мають таку ж гістологічну будову, як і гідра, але їх гастральні порожнини продовжуються в загальний стовбур колонії й таким чином гастральні порожнини всіх гідрантів сполучаються між собою. Внутрішній канал ценосарка заповнений рідиною — *гідроплазмою*. Це — своєрідна розподільна система колонії.

Рідина весь час рухається, і за її допомогою відбуваються перенесення та розподіл між окремими частинами колонії.

Рідина весь час рухається, і за її допомогою відбуваються перенесення та розподіл між окремими частинами колонії часточок їжі, поживних речовин і навіть окремих клітин. У останні роки вчені навчилися утримувати колонії гідроїдів у лабораторних умовах і спостерігати за їх життєдіяльністю. Завдяки цьому виявлено, що в різних видів рух гідроплазми відбувається двома різними способами. Перший спосіб — це рух за рахунок роботи джгутиків клітин гастродерми (наприклад, у *Tubulagia*). При цьому порожнина ценосарка поділяється поздовжньою перетинкою (мезентерієм) на два паралельних канали, якими гідроплазма переміщується з постійною швидкістю в двох протилежних напрямках.

У інших гідроїдів порожнина ценосарка позбавлена мезентерію, й гідроплазма рухається в ній почергово то в

одному, то в протилежному напрямку завдяки пульсації (скороченню та розслабленню) верхівок росту (молоді бруньки), гідрантів і ценосарка колонії. Робота розподільної системи забезпечує фізіологічну інтеграцію колонії.

Отже, колонія гідроїдів — це не просто сукупність фізіологічно самостійних індивідів, а інтегрована в єдине ціле індивідуальність вищого порядку. Її розподільна система забезпечує не рівномірний розподіл їжі по всій колонії, а її концентрацію в певних, найбільш важливих для існування колонії місцях. Наприклад, якщо в лабораторних умовах годувати лише окремі гідранти, їжа буде транспортуватися в місця утворення молодих гідрантів незалежно від того, де знаходяться поліпи, що одержали їжу.

Гідроїдні розмножуються нестатевим і статевим способами. Нестатеве розмноження найчастіше відбувається шляхом брунькування, рідше — поперечного або поздовжнього поділу, а також лацерації, коли від поліпа (найчастіше від його базальної частини) відокремлюється шматочок або група клітин, з якої розвивається нова особина. У процесі брунькування поодиноких поліпів на тілі утворюється горбок, у який заходить гастральна порожнина, а стінки є продовженням стінок тіла (епідерми та гастродерми). Утворюється брунька, яка росте, набуває циліндричної форми, на вільному її кінці виростають щупальця, проривається ротовий отвір. Брунька ще деякий час утримується на материнській особині, нарешті відривається й переходить до самостійного життя, прикріплюючись до субстрату. Інколи на одній гідрі тримаються кілька дочірніх особин, утворюючи тимчасову колонію.

У колоніальних гідроїдних особини, що утворилися шляхом брунькування, не відриваються від материнської особини, а продовжують жити на її тілі, розмножуючись брунькуванням. Так утворюється колонія, розміри якої збільшуються шляхом появи нових особин.

Статеве розмноження переважної більшості гідроїдних здійснюється спеціальними статевими особинами — медузами. Вони утворюються на колонії поліпів шляхом брунькування на особливих видозмінених безщупальцевих поліпах — бластостилиях (див. 93), відриваються від них і переходять до вільноплаваючого життя.

Медуза за будовою відрізняється від поліпа. Вона має вигляд дзвона або парасольки. Зовнішній опуклий її бік називається *ексумбрелою*, внутрішній, увігнутий — *субумбрелою*. По внутрішньому краю дзвона проходить подвійна складка епідерми, що має форму кільця — *парус*. Це — характерна риса гідроїдних медуз, яка відрізняє їх від

сцифомедуз. Парус, скорочуючись, зменшує діаметр вустя дзвона, й медуза рухається за реактивним принципом, виштовхуючи воду з-під дзвона (рис. 94).

По краю дзвона розташовані щупальця, кількість яких найчастіше кратна чотирьом. У центрі субумбрели розташоване довге ротове стебельце, на кінці якого міститься ротовий отвір. Рот веде в гастральну порожнину, вистелену гастродермою. На відміну від поліпа гастральна порожнина медузи має більш складну будову. Вона складається з невеликого центрального шлунка й радіальних каналів,

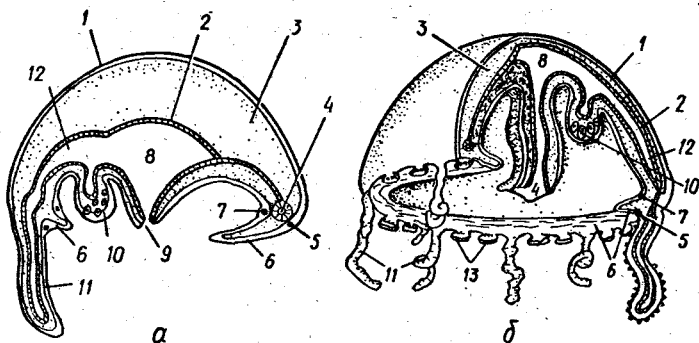


Рис. 94 Схема будови гідроїдної медузи — поздовжній розріз (а), медуза з відрізаною чвертю дзвона (б):

1 — епідерма; 2 — гастродерма; 3 — мезоглея; 4 — кільцевий канал; 5 — зовнішнє нервовє кільце; 6 — парус; 7 — внутрішнє нервовє кільце; 8 — шлунок; 9 — рот; 10 — гонада; 11 — щупальце; 12 — радіальний канал; 13 — статоцисти

які розходяться від нього до країв дзвона та об'єднуються там у кільцевий канал. Це — *гастроваскулярна система* — все, що залишається від гастральної порожнини. Решта гастродерми між каналами зростається й утворює суцільну подвійну гастродермальну пластинку. Медузи — хижаки, живляться дрібними планктонними організмами.

У медузи на відміну від поліпа між епідермою та гастродермою замість тонкої базальної перетинки міститься товстий шар мезоглеї. Мезоглея бере участь у русі медузи: під час скорочення паруса дзвін звужується, а його розширення відбувається завдяки пружності мезоглеї.

За рахунок вільноплаваючого способу життя нервова система гідромедуз дещо складніша, ніж у поліпів. Крім дифузного плексуса, в медузи на краю дзвона міститься подвійне нервовє кільце (внутрішнє та зовнішнє), яке складається з нервових клітин та їх відростків. Нервовє кільце інервує м'язові волокна паруса, а також органи

чуття, розташовані поблизу. У медуз є органи рівноваги — *статоцисти* та органи зору — *вічка*, яких немає в поліпів (рис. 95).

Статоцисти найчастіше мають вигляд ямки або міхурця, всередині якого містяться кристалики карбонату кальцію — *статоліти*, а стінки вкриті нервовими клітинами, що мають чутливі волоски. Ці клітини відростками зв'язані з нервовим кільцем. Зміна в положенні тіла медузи приводить до подразнення статолітами відповідних чутливих во-

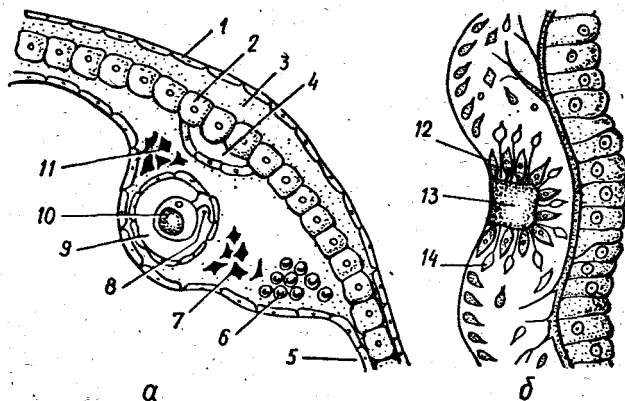


Рис. 95. Органи чуття гідроїдних медуз — поздовжній розріз через статоцист, що розташований при основі щупальця медузи *Obelia* (а), вічко гідроїдної медузи (б):

1 — епідерма ексумбrellи; 2 — гастродерма; 3 — мезоглея; 4 — кільцевий канал; 5 — щупальце; 6 — інтерстиціальні клітини; 7 — зовнішнє нервове кільце; 8 — чутливий відросток статоциста; 9 — статоцист; 10 — статоліт; 11 — внутрішнє нервове кільце; 12 — пігментна клітина; 13 — кришталик; 14 — чутлива клітина

лосків, збудження передається в нервове кільце, що спричинює скорочення паруса. Статоцисти забезпечують також ритмічність роботи м'язів паруса. Під час коливань води перед штормом статоліти вібрують, що є сигналом для занурення медуз у глибинні шари води.

Очі гідромедуз мають різну будову. Вони розташовані біля основи щупальця у вигляді очних плям або очних ямок. До складу ока входять світлочутливі та пігментні клітини. Світлове подразнення сприймається світлочутливими клітинами та передається їх відростками у нервове кільце. Завдяки наявності пігментних клітин світло потрапляє на чутливі клітини тільки з одного боку. В очах більш складної будови світлочутливі та пігментні клітини лежать на дні невеликого впинання — ямки, порожнина якої заповнена прозорим виділенням епідерми — кришта-

ликом, що концентрує світлові промені на чутливих клітинах. Незважаючи на складність будови вічок, медуза не може сприймати форму предмета, а реагує лише на інтенсивність освітлення. За рахунок цього гідромедузи можуть здійснювати вертикальні міграції — від освітлених верхніх шарів води в глибину й навпаки.

Переважає більшість гідроїдних медуз дуже дрібні, найчастіше їх діаметр становить 1—2 мм, рідше — кілька сантиметрів. Вони є хижачками, живляться найдрібнішими планктонними організмами — рачками, личинками різних безхребетних.

Медузи розмножуються за деякими винятками лише статевим шляхом; вони роздільностатеві. Статеві органи (гонади — це групи статевих клітин, які містяться між епідермою та мезоглеєю на нижньому боці дзвона під радіальними каналами або на ротовому стебельці. Статеві клітини — яйцеклітини та сперматозоїди — утворюються з клітин ектодерми.

Статеві клітини (гамети) після дозрівання виходять назовні крізь розрив стінки тіла. У воді сперматозоїди запліднюють яйцеклітини. Запліднена яйцеклітина проходить повне та рівномірне дробіння, яке в кишковопорожнинних ще не має сталої характеристики; воно дуже мінливе навіть у одного виду. В результаті дробіння утворюється суцільна багатоклітинна кулька — *морула* або кулька з одним поверхневим шаром і порожниною всередині — *бластула*. Гастрюляція відбувається шляхом *деламінації* (у морули) або *імміграції* (у бластули). Внаслідок цього утворюється личинка *паренхімула*, поверхневий шар клітин якої має джгутики та є ектодермою, а внутрішня аморфна маса клітин — ентодермою (див. рис. 89).

Паренхімула, яка нагадує личинку губок, виходить з яйця у воду й плаває за допомогою джгутиків. Пізніше частина ентодермальних клітин личинки руйнується й на їхньому місці виникає порожнина. На цій стадії личинка називається *планулою*. Планула деякий час (від кількох годин до двох діб) плаває, потім прикріплюється до субстрату переднім кінцем. На цьому місці утворюється підшва, на протилежному кінці проривається ротовий отвір, навколо нього виростають щупальця, й таким чином утворюється поліп. Ектодерма личинки диференціюється та перетворюється на епідерму поліпа, ентодерма утворює відповідно гастродерму. У поодиноких видів поліп виростає в дорослу особину й починає розмножуватися брунькуванням. У колоніальних видів шляхом брунькування з первинного поліпа утворюється колонія.

Отже, життя гідроїдних поліпів складається з правильного чергування двох поколінь, що відрізняються за будовою та способом розмноження (рис. 96). Одне покоління — поліпоїдне — веде сидячий спосіб життя, розмножується лише нестатевим способом, утворюючи поліпи та медузи. Друге покоління — медузоїдне — утворюється

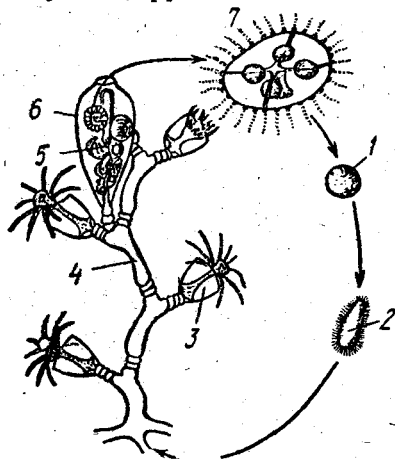


Рис. 96. Життєвий цикл *Obelia*:
1 — яйце; 2 — планула; 3 — гідрант;
4 — цівосарк; 5 — бластостиль; 6 — гонопортка; 7 — медуза

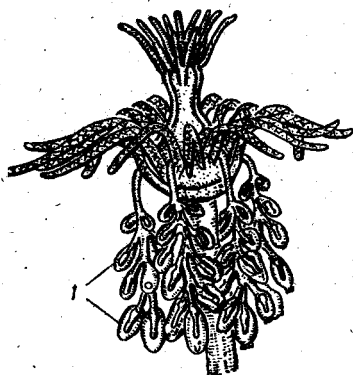


Рис. 97. *Tubularia laguncula* — окремий гідрант з гонофорами (1)

на колонії поліпів, веде вільнорухливе життя й розмножується статевим шляхом. Оскільки таке правильне чергування нестатевого та статевого поколінь називається *метагенезом*, медузи, які утворюються на колоніях поліпів, є *метагенетичними*. Медузи за рахунок активного руху, а також пасивно, за допомогою течій, розносяться на велику відстань від сидячої колонії й виконують функцію розселення виду. В цьому полягає біологічне значення стадії медузи.

Описаний цикл розвитку є типовим, проте в деяких гідроїдних має місце пригнічення одного з поколінь — медузоїдного або поліпоїдного — *гіпогенез*. У разі гіпогенезу медузи, які утворюються на колонії, не відриваються від неї, а залишаються жити й розмножуватися, перебуваючи в прикріпленому стані. У таких медуз недорозвинені щупальця, рот і органи чуття. Вони називаються *медузоїдами*. В інших видів редукція медуз продовжується й може доходити до того, що вони стають схожими на мішечки із статевими клітинами. Такі утвори називаються *гонофорами*, або *споросаками* (рис. 97). У кінці цього ряду можна

поставити гідр (ряд Hydrida), в яких від медузи не залишається нічого, крім гонад. На тілі гідри під епідермою утворюються чоловічі та жіночі гонади (див. рис. 90). Більшість гідр — гермафродити. Сперматозоїди крізь розрив стінки тіла виходять у воду, проникають у іншу особину й запліднюють її яйцеклітини.

Із заплідненої яйцеклітини розвиваються молоді гідри. Отже, гідра — це поліп, що втратив медузоїдне покоління та став розмножуватися нестатевим і статевим шляхами. Разом із цим гідра втратила й метаморфоз — вона не має вільноплаваючої планктонної личинки. Імовірно, що це — наслідок переходу її предків до мешкання в прісних водоймах. Інший вияв гіпогенезу — повна втрата поліпоїдного покоління. Є група видів (ряд Trachilida), у яких існує лише покоління медуз. Вони розмножуються статевим способом, а з запліднених яєць утворюються планули, які відразу ж перетворюються на медуз. До підкласу Гідро-подібні (Hydroidea) належить кілька рядів.

Ряд Лептолїди (Leptolida)

Це переважно морські форми, іноді трапляються й прісноводні. Найчастіше вони є колоніальними організмами. Колонії мають куцоподібну або деревоподібну форму. Для них характерний різною мірою виражений метабіогенез. Це найбільш численна група гідроїдних. У північноєвропейських морях (Баренцовому, Білому) найпоширенішими є *Obelia geniculata*, *Tubularia*, *Coelone*. У арктичних та помірних водах північної півкулі, зокрема в Чорному морі, часто трапляється вид *Rathkea octopunctata*. В опріснених водах оселяється *Bougainvillia megas* — масовий вид, поліпи якого беруть участь у обростанні суден і портових споруд. Поширена в морях обох півкуль *Obelia longissima*. Жителям Приморського краю, Курільських островів та Японії добре відомі невеличкі медузки (діаметром 25 мм) *Gonionemus*, дотик шупалець яких викликає у людини відчуття сильного опіку, після чого утруднюється дихання та виникає загальна слабкість. Людина, яка перебуває у воді далеко від берега, може потонути (рис. 98).

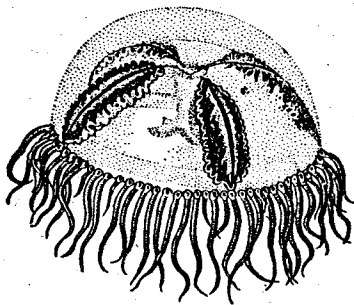


Рис. 98. Ряд Leptolida: *Gonionemus*

Жителям Приморського краю, Курільських островів та Японії добре відомі невеличкі медузки (діаметром 25 мм) *Gonionemus*, дотик шупалець яких викликає у людини відчуття сильного опіку, після чого утруднюється дихання та виникає загальна слабкість. Людина, яка перебуває у воді далеко від берега, може потонути (рис. 98).

Ряд Хондрофори (Chondrophora)

Це морські плаваючі, яскраво забарвлені поодинокі поліпи, що живуть на поверхні води тропічних морів. Їх тіло сплюснене, рот і щупальця спрямовані донизу. На верхньому боці особин утворюється хітиноїдна пластинка, яка виступає з води й є парусом. На нижньому боці утворюються гонофори, на яких відбруньковуються медузи (рис. 99).

Існує й інша думка щодо природи цих організмів. Деякі вчені вважають, що це — колонія, яка складається з



Рис. 99. Ряд Chondrophora — Verella:

а — молода особина, що захопила малька риби; б — схема будови

одного великого поліпа та кількох недорозвинених, прикріплених знизу поліпів. Найбільш відомий представник ряду — парусник (Verella). Парусники живуть у субтропічних водах Світового океану. Ці досить великі поліпи (довжина паруса — до 12 см) можуть збиратися у величезні зграї, що тягнуться на десятки кілометрів.

Ряд Гідрокорали (Stylasterida)

Представники ряду є колоніальні гідроїдні поліпи, зовнішня оболонка яких (тека) має вигляд добре розвиненого вапнякового скелета. Медузоїдне покоління в них редуване, медузи не відриваються від колонії. Гідрокорали, зокрема фіолетова дістіхопора (*Distichopora violacea*), беруть участь у побудові рифів.

Ряд Трахімедузи (Trachilida)

До цього ряду належать винятково морські гідроїди, що мають форму медузи. Поліпів у них немає. По всьому Світовому океану трапляються медузи роду *Aglantha* (рис. 100). На медузах ряду *Leptolida* паразитують види роду *Cupipa*.

Ряд Гідри (Hydrida)

Це переважно прісноводні, рідше морські поодинокі поліпи, які не мають медузоїдного покоління. Найпоширенішою в прісних водах України є *Hydra oligactis*.

Більшість гідроїдів мешкає на невеликих глибинах — від літоралі до 200—250 м. Вони прикріплюються до кам'янистого ґрунту, різних підводних предметів, вкриваючи

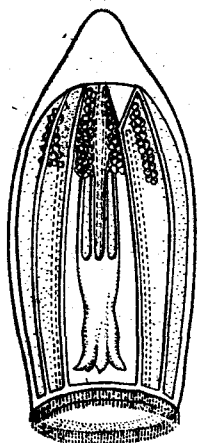


Рис. 100. Ряд Trachilida: *Ag-lantha*

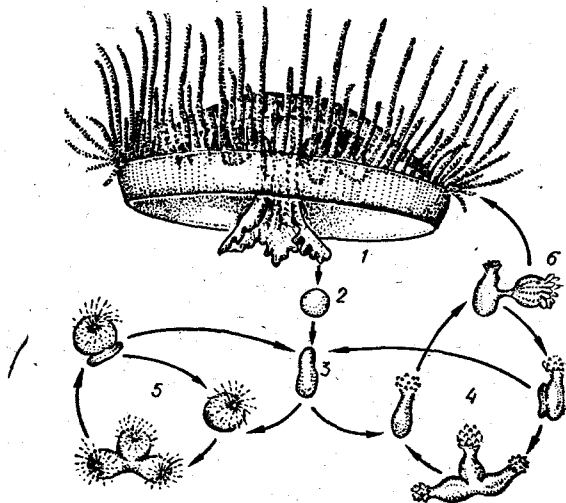


Рис. 101. Життєвий цикл краспедокусти:
1 — медуза; 2 — яйце; 3 — планула; 4 — безщупальцеві поліпи; 5 — щупальцеві поліпи; 6 — відбрунькування медузи

морське дно густими заростями. Гідроїди не бояться прибою, тому що їх колонії захищені текою, гілки гнучкі й вигинаються під дією хвиль, не ламаючись.

Зарості гідроїдних поліпів разом із бурими водоростями є особливим угрупованням, яке заселяють черви, молюски, ракоподібні, голкошкірі, що знаходять тут притулок та їжу. Вони оселяються на підводних частинах суден, вкриваючи їх суцільним волохатим шаром. Цим гідроїди завдають значної шкоди судноплавству, знижуючи швидкість суден. Вони можуть оселятися на різних спорудах і в трубах морського водопроводу, закриваючи його просвіт і перешкоджаючи надходженню води. Гідрокорали разом із справжніми коралами беруть участь в утворенні рифів.

Гідроїди є джерелом біологічно активних речовин — простагландинів, які використовуються в сучасній медицині. З гідроїдів *Obelia* виділено препарат обелін — індика-

тор фізіологічного стану клітин, що використовується для ранньої діагностики різних захворювань людини.

Гідроїдні медузи, незважаючи на малі розміри, дуже зажерливі. Вони поїдають безліч рачків і тому вважаються конкурентами планктонічних риб.

У прісних водоймах мешкає лише близько двох десятків видів кишковопорожнинних. Усі вони належать до підкласу Hydroidea. Серед них є кілька видів гідр ряду Hydrida. Перший дослідник гідр — французький вчений Трамбле ще в середині XVIII ст. дослідив будову гідри, її поведінку, розмноження та регенерацію. Розрізаючи гідру вздовж або впоперек, він спостерігав відновлення цілої тварини з окремих шматочків. Багаторазово оперуючи одного з піддослідних поліпів, Трамбле одержав «семиголового» поліпа. Відрізавши всі його «голови», дослідник спостерігав їх відновлення подібно до того, як відростали голови в міфічної потвори — Лернейської гідри.

Гідра — ненажерливий хижак. Вона живиться інфузоріями, планктонними ракоподібними, малощетинковими червами, нападає на мальків риб. Гідри — надзвичайно зручний об'єкт для різноманітних досліджень — фізіологічних, біохімічних, генетичних тощо.

Крім гідр, у прісноводних акваріумах трапляється прісноводна медуза краспедакуста (*Craspedacusta*, ряд *Leptotida*) — невеличка (діаметр близько 2 см) прозора медуза, по краю якої розташовані широкий парус та близько 100 тонких щупалець. Тривалий час було невідомо, як ці медузи потрапляють у акваріуми. Виявилося, що краспедакуста має досить складний і цікавий життєвий цикл. З яйця формується червоподібна личинка, що деякий час повзає по субстрату, прикріплюється до нього та перетворюється на малесенького безщупальцевого поліпа, який нагадує білу краплину на зелених водних рослинах. Поліп може розмножуватися брунькуванням. У разі підвищення температури на поліпах з'являються медузоїдні бруньки й відокремлюються медузки. Іноді з яєць формуються також щупальцеві поліпи, але на них медузоїдне покоління не розвивається (рис. 101). Вважають, що цю медузу занесено до Європи з тропічними рослинами та акваріумними рибками.

Серед кишковопорожнинних трапляється дуже мало паразитів. Відомо кілька видів гідроїдних медуз (ряд *Leptotida*), які паразитують на інших видах медуз. Але найцікавішим прикладом паразитизму є *Polypodium hydriforme* — паразит ікри осетрових риб (рис. 102). Поліпи живуть усередині ікринок, живлячись їх жовтком, ікринки

при цьому не розвиваються та втрачають поживні якості. В одній інкринці утворюється нерозгалужений стовбур — столон — із 20—60 поліпами. Цікаво, що поліпи всередині ікри вивернуті назовні, тобто зверху в них міститься гастродерма, а всередині — епідерма. Це пов'язано з тим, що поживні речовини вони одержують іззовні — з жовтка ік-

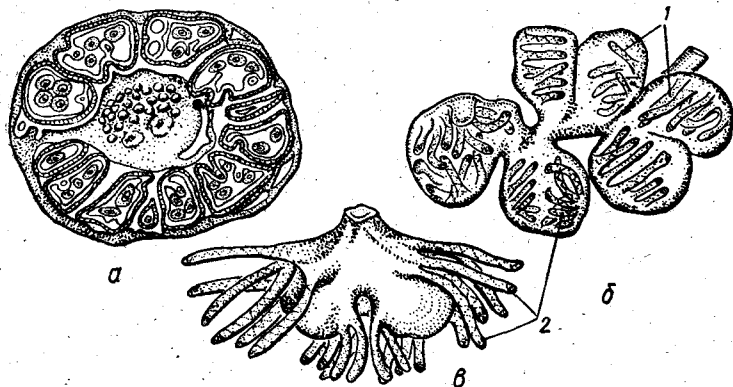


Рис. 102. *Polypodium hydriforme* — паразит всередині ікри (а), фрагмент столону (б), медузоподібна стадія (в):
1 — окремий поліп; 2 — щупальця

ри, що їх оточує. Перед виходом із ікри у воду вони вивертаються, й шари їх тіла набувають нормального положення.

У воді розвиваються вільноживучі стадії — столон із поліпами швидко розпадається на фрагменти, з кількох особин, а потім — на поодинокі особини, медузоподібні організми з редукованим дзвоном і органами чуття. Вони малорухливі, тримаються біля дна, в них розвиваються гонади. Шляхи враження риб паразитами остаточно ще не з'ясовані, але відомо, що ембріональний розвиток і формування личинки відбувається вже в організмі риби й триває кілька років. Розвиток паразитичних стадій *P. hydriforme* узгоджений із розвитком і розмноженням його хазяїна — осетрової риби.

Систематичне положення *P. hydriforme* остаточно не встановлене. Обговорюється необхідність виділення для цього виду нового класу — *Polypodiozoa*.

Підклас Сифонофори (*Siphonophora*)

Це виключно морські плаваючі поліморфні колонії, до складу яких входять особини поліпоїдного та медузоїдного походження. Розміри колоній становлять від 1 см до 20 м.

Колонії сифонофор складаються з головного стовбура, на якому сидять різні за будовою та функціями особини (рис. 103). На верхівці стовбура міститься повітряний пухирець, що називається *пневматофором*. Дно його вистелене залозистим епітелієм, що виділяє газ, близький за складом до повітря. На верхньому кінці пневматофора є отвір, оточений м'язом-замикачем. Завдяки заповненому повітрям пневматофору колонія плаває біля поверхні води, а під час шторму газ із пневматофора витискується, й колонія занурюється на більшу глибину.

Під пневматофором містяться плавальні дзвони, або *нектофори*. Це недорозвинені медузоїдні особини, які не мають щупалець і рота. Вони прикріплені ексумбрелою до стовбура. Колонія пересувається завдяки їх скороченням.

У нижній частині стовбура містяться інші особини колонії. Серед них розрізняють годуючі поліпи — *гастрозоїди*, що мають великий рот

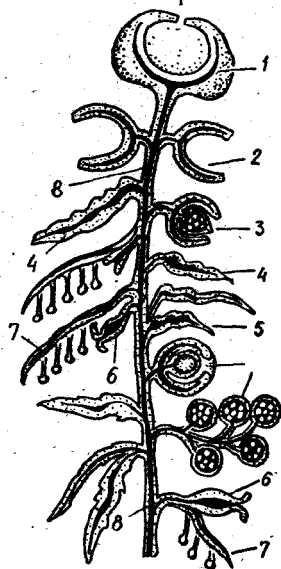


Рис. 103. Схема будови сифонофори:

1 — пневматофор; 2 — плавальний дзвін (нектофор); 3 — статеві особини (гонофор); 4 — покривна пластинка; 5 — пальпи; 6 — годуючий поліп (гастрозоїд); 7 — арканчик; 8 — стовбур колонії

і одне довге щупальце — арканчик, що відходить від основи гастрозоїда. Часто арканчик галузиться й на його гілках розташовуються численні жалкі клітини. Крім гастрозоїдів, у багатьох сифонофор є інші поліпи — *пальпони* та *цистозоїди*. Їх будова набагато простіша — вони не мають рота, їх арканчики хоча й містять жалкі клітини, однак ніколи не галузяться. Вважають, що цистозоїди, які мають термінальну пору, виконують видільну функцію. Функцію пальпонів остаточно не визначено.

Статеві медузоїди, або *гонофори*, мають вигляд прикріплених ексумбрелою медуз або мішків із гонадами й виконують функцію статевого розмноження. На одній колонії є чоловічі та жіночі гонофори. У процесі статевого розмноження з яєць, які формуються в жіночих медузоїдах, виходять личинки планули. Планула перетворюється на личинку складнішої будови, на якій окремі особини утворюються шляхом брунькування.

У найбільш складно побудованих сифонофор частина зазначених особин розташована на стовбурі невеликими групами, що називаються *кормідіями*. В кожний кормідій обов'язково входять гастрозоїди та гонофори. Кормідії можуть відриватися від основної колонії та деякий час жити самостійно.

Сифонофори поширені в тропічних і субтропічних морях. Це плаваючі (пелагічні) тварини. Більшість із них живе та рухається під безпосереднім впливом не лише водного, а й повітряного середовища. Таких тварин називають *плейстонними*.

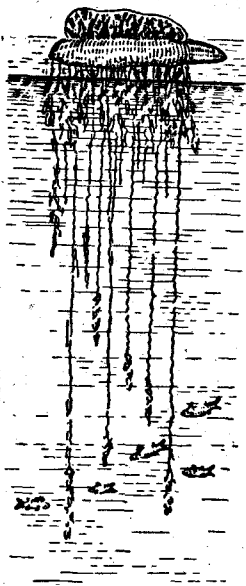


Рис. 104. Сифонофора «португальський кораблик» (*Physalia arethusa*)

Серед сифонофор найбільш відомою є фізалія, або португальський кораблик — дуже гарна сифонофора, яка має великий, до 20 см завдовжки, пневматофор блакитного, фіолетового та пурпурного кольорів; занурені у воду частини колонії мають ультрамаринове забарвлення. Фізалія пересувається за допомогою вітру. Верхня частина її пневматофора має гребінь, розташований по діагоналі й s-подібно вигнутий. Якби не було такого гребеня, фізалія пересувалася б під дією вітру по прямій, і її решті-решт викинуло б на берег. Косий і вигнутий гребінь змушує фізалію плавати під кутом до вітру й час від часу обертатися навколо своєї осі проти вітру. Тому вона весь час то наближається до берега, то повільно від нього відпливає. Яскравим забарвленням і маневруванням фізалія нагадує стародавні португальські кораблі — галіони.

Сифонофорами цікавляться не лише біологи, а й інженерно-технічні працівники. Їх «конструктивні» особливості, пристосування до пелагічного способу життя враховують при конструюванні морських дослідницьких приладів і апаратів, наприклад автоматичних буйкових станцій для прогнозування погоди. Фізалії добре відомі морякам і мешканцям узбережжя тропічних вод. Їх шупальця озброєні отруйними жалкими клітинами. Контакт із ними небезпечний для людини, оскільки загрожує сильним опіком і загальним тяжким отруєнням (рис. 104).

КЛАС СЦИФОЇДНІ, АБО СЦИФОМЕДУЗИ (SCYPHOZOA)

До цього класу належать морські кишковопорожнинні, більша частина життєвого циклу яких припадає на стадію медузи. Поліпоїдне покоління живе недовго й не утворює постійних колоній. Клас налічує близько 200 видів, у Чорному морі трапляються всього три види, з них один — у Азовському.

Сцифоїдні медузи відрізняються від гідромедуз значно більшими розмірами, відсутністю паруса, ускладненою

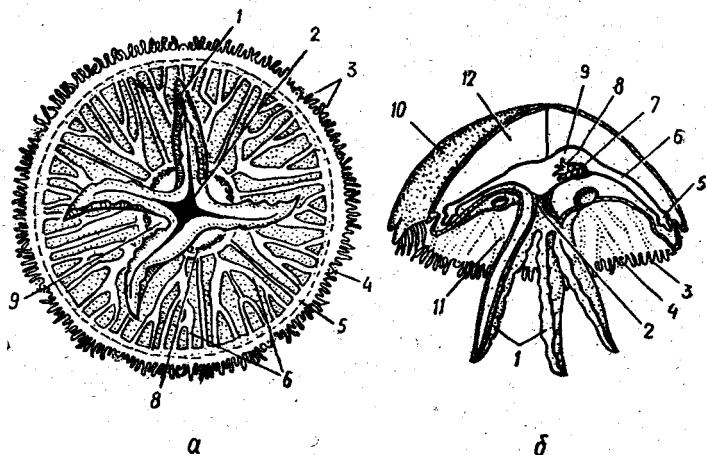


Рис. 105. Схема будови сцифомедузи *Aurelia aurita* — вигляд з орального боку (а), розріз через середину тіла (б):
 1 — ротові лопаті; 2 — ротовий отвір; 3 — щупальця; 4 — ропалій;
 5 — кільцевий канал; 6 — радіальний канал; 7 — гонада; 8 — гастральні нитки; 9 — шлунок; 10 — ексумбрела; 11 — субумбрела; 12 — мезоглея

гастро-васкулярною системою. Статеві продукти в сцифоїдних розвиваються з ентодерми.

Тіло сцифоїдної медузи має форму більш-менш високого дзвона або парасольки. Посередині увігнутої сторони дзвона (субумбрели) міститься чотирикутний ротовий отвір. Краї рота витягнуті в чотири жолобовидні лопаті, які слугують для захоплення здобичі (рачків, личинок різних тварин, навіть дрібних риб). У деяких медуз, що називаються коренеротами (ряд *Rhizostomea*), ротові лопаті розростаються, утворюють згортки, а ротовий отвір заростає, й його роль виконують численні дрібні пори в згортках ротових лопастей. Такі медузи перейшли до живлення найдрібнішими планктонними організмами, засмок-

туючи їх разом із водою до шлунка. Край дзвона облямований щупальцями з жалкими клітинами, які містяться також і на ротових лопатях (рис. 105).

Внутрішня будова сцифоїдних медуз складніша, ніж у гідроїдних. Між епідермою та гастродермою міститься товстий шар мезоглеї, яка надає медузам драглистої консистенції. Мезоглея на 98 % складається з води, тому питома маса медуз майже така, як і у води. Завдяки цьому досить великі медузи зависають у товщі води.

У мезоглеї є численні клітини, здатні до фагоцитозу. У молодих медуз ці клітини інтенсивно розмножуються, в дорослих вони втрачають таку здатність. Вважають, що клітини мезоглеї беруть участь у захисних реакціях організму, фагоцитуючи чужорідні тіла (наприклад, бактерії).

Рот веде до ендотермального шлунка, що міститься в центральній частині дзвона. Шлунок утворює чотири неглибоких кишечеподібних виступи, на дні яких розташовані гастральні нитки. Це валики на стінках шлунка, які є скупченням залозистих і здатних до фагоцитозу епітеліальних клітин. Від шлунка відходять радіальні канали, які впадають у кільцевий канал на краю дзвона. Наприклад, у звичайної в Чорному морі аурелії (*Aurelia aurita*) є вісім розгалужених і вісім нерозгалужених каналів. Стінки каналів вистелені плоскими епітеліальними клітинами з джгутиками. Їжа потрапляє до шлунка, де відбуваються основні процеси порожнинного та внутрішньоклітинного травлення.

Завдяки биттю джгутиків продукти травлення рухаються по нерозгалужених радіальних каналах до кільцевого каналу. Поживні речовини використовуються для живлення тканин на периферії дзвона (нервова система, м'язові волокна тощо). Неперетравлені рештки їжі, а також продукти виділення по розгалужених каналах транспортуються до шлунка й через рот викидаються назовні. Отже, у сцифомедуз на відміну від гідроїдних поліпів та медуз гастральна порожнина диференціюється на центральний травний відділ (шлунок), а також периферійний транспортний (радіальні та кільцевий канали). Відповідно до цього диференціюється й гастродерма: в шлунку зосереджені переважно залозисті та травні клітини (гастральні нитки), в стінках каналів — плоский джгутиковий епітелій, що виконує в основному транспортну (розподільну) функцію.

Нервова система у сцифоїдних медуз дещо складніша, ніж у гідроїдних. Крім дифузного плексуса, в їх епідермі

та гастродермі є два нервових кільця по краю дзвона: одне — зовнішнє, друге — внутрішнє, і крайові ганглії, що є скупченням нервових клітин біля органів чуття — *ропаліїв* (рис. 106). Ропаліїв найчастіше налічується вісім, розміщені вони по краю дзвона радіально-симетрично. Це вкорочені щупальця, всередині яких містяться один статоцист і кілька вічок. Результати фізіологічних досліджень свідчать, що ропалії — не лише органи чуття, а й органи, які забезпечують ритмічне скорочення м'язів дзвона.

Сцифомедузи є роздільностатевими організмами. Їх гонади мають ентодермальне походження й утворюються з гастродерми кишень шлунка. Під час розмноження статеві клітини виходять крізь розрив стінки шлунка в його порожнину й через рот — назовні. У більшості медуз запліднення відбувається у воді, у деяких (*Aurelia*) запліднення та розвиток яєць здійснюються в особливих кишеньках ротових лопатей. Після повного рівномірного дробіння утворюються бластула, а потім шляхом інвагінації — гастрала. Поверхневі клітини гастрали, як правило, утворюють джгутики, личинка (планула) виходить із яйця, деякий час плаває, потім прикріплюється переднім кінцем до субстрату й перетворюється на поодинокого поліпа — *сцифістома*. Нижня частина поліпа витягується в стебельце, а верхня розширюється у вигляді чашечки, в центрі якої утворюються рот і щупальця навколо нього. Сцифістома живиться, росте та розмножується нестатевим — брунькуванням, а пізніше — *стробіляцією*. При цьому її тіло витягується та поділяється поперечним поділом на ряд дисків, які нагадують купку тарілок, складених одна на одну. Така стадія називається *стробілою*. З дисків формуються личинки медуз — *ефіри*, які поодинокі відриваються від стробіли та плавають. Ефіра має форму восьмипроменевої зірочки,

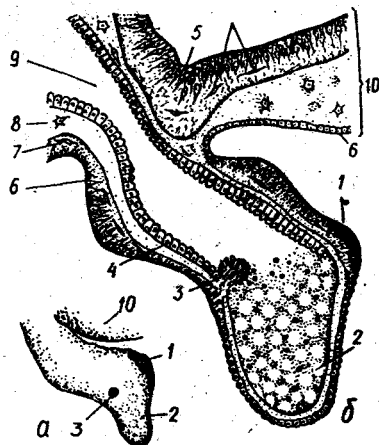


Рис. 106. Ропалії сцифоїдної медузи — вигляд збоку (а), поздовжній розріз (б):

1 — очна пляма; 2 — статоліт; 3 — калолоподібне око; 4 — гастродерма; 5 — «яюхальна ямка»; 6 — епідерма; 7 — нервовий плексус; 8 — мезоглея; 9 — гастральна порожнина; 10 — покривна лопать.

краї диска в неї глибоко вирізані. Поступово край тіла вирівнюється, й ефіра перетворюється на медузу. Таким чином, у сцифомедуз спостерігається типовий метагенез, тобто правильне чергування статевого (медузи) і нестат

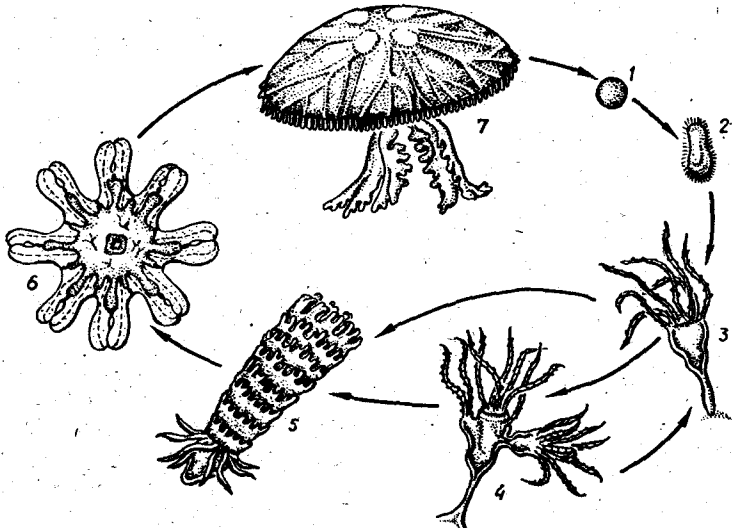


Рис. 107. Життєвий цикл сцифомедузи *Aurelia*:

1 — яйце; 2 — планула; 3 — сцифістома; 4 — сцифістома, що брунькується; 5 — стробіляція; 6 — ефіра; 7 — доросла медуза

тевого (поліпи) поколінь, але на відміну від більшості гідроїдних у них переважає покоління медуз (рис. 107).

До класу Scyphozoa належать ряди: Корономедузи (*Coronata*), Дискомедузи (*Semeostomea*), Коренепоті медузи (*Rhizostomea*), Ставромедузи (*Stauromedusae*) та Кубомедузи (*Cubomedusae*).

Ряд Корономедузи (*Coronata*)

Це невеликий за кількістю видів ряд переважно глибоководних медуз. Їх дзвін поділяється перетяжкою на диск і периферійну «корону». Ропалії та шупальця сидять на особливих драглистих цоколях. Поліпоїдне покоління утворює навколо себе хітиноїдну трубочку. Найбільш відомий рід корономедуз — *Atolla*.

Ряд Дискомедузи (*Semeostomea*)

Це найбільш поширені медузи, дзвін яких дископодібно сплющений і облямований по краю численними шупальцями. Одним із найпоширеніших видів є вухаста медуза,

або аурелія (*Aurelia aurita*), яка мешкає майже в усіх помірних і тропічних морях й трапляється в арктичних областях. Діаметр її плоского дзвона досягає 40 см, найчастіше — 10—20 см. Ротові лопаті довгі, нагадують вуха віслюка, звідті й походить її назва (див. рис. 105). Незважаючи на великі розміри, ця медуза живиться дрібними планктонними організмами.

Ряд Коренероті медузи (*Rhizostomea*)

Представники ряду трапляються в теплих морях. У Чорному та Азовському морях мешкає звичайна ризостома, або коренерот (*Rhizostoma pulmo*). Це велика медуза (діаметр до 5 см) з напівсферичним дзвоном і ротовими лопатями, що коренеподібно розрослися (рис. 108). Щупалець у неї немає, а жалкі клітини розташовані на поверхні дзвона. У людини вони викликають досить сильні опіки.

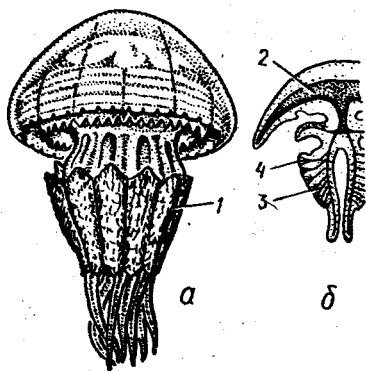


Рис. 108. Ряд *Rhizostomea*: *Rhizostoma* (вигляд збоку (а) та поздовжній розріз (б)): 1 — ротові лопаті; 2 — шлунок; 3 — канали, що ведуть до шлунок; 4 — пори

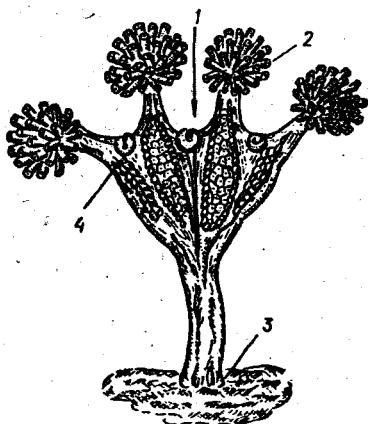


Рис. 109. Ряд *Stauromedusae*: *Haliclystus*:

1 — оральний полюс; 2 — щупальця; 3 — аборальний полюс; 4 — ропалоїди

Ряд Ставромедузи (*Stauromedusae*)

Це сидячі медузи, прикріплені до субстрату. Їх тіло розділене на чашечку та ніжку. В середині чашечки міститься ротовий отвір. Краї чашечки витягнуті й утворюють вісім «рук». На кінці кожної «руки» є пучок ма-

леньких головчастих щупалець. У північних і помірних морях трапляються люцернарії (рис. 109). Один вид (*Lucerpagia pulmo*) мешкає в Чорному морі.

Ставромедузи мають своєрідний життєвий цикл. Із яєць розвиваються не планули, а червоподібні, позбавлені війок личинки. Вони деякий час повзають по дну, а потім збираються групами по 3—20 особин, і кожна з них прикріплюється до субстрату переднім кінцем. Ці медузи колективно полюють, усі разом можуть спіймати та убити досить велику здобич. Через деякий час кожна личинка відбруньковує від себе по чотири повзаючих личинки, що перетворюються на маленьких поліпчиків, з яких поступово виростають дорослі тварини. Таким чином, чергування поліпоїдного та медузоїдного поколінь у життєвому циклі ставромедуз немає. Будова дорослих ставромедуз має ознаки поліпа та медузи.

Ряд Кубомедузи (*Subomedusae*)

Це глибоководні тропічні медузи. Кубічної форми дзвін має всього чотири щупальця. На відміну від інших сцифомедуз у них немає радіальних каналів; їх функцію виконують дуже великі кишені шлунка. Відрізняються кубомедузи й метаморфозом. Поліп, що утворився з планули, відбруньковує велику кількість дочірніх особин, кожна з яких повністю перетворюється на медузу (рис. 110).

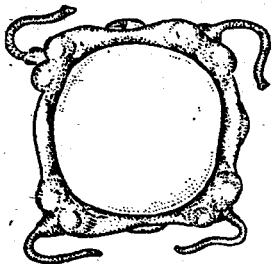


Рис. 110. Ряд *Subomedusae*: *Charybdea turgayana*

КЛАС КОРАЛОВІ ПОЛІПИ (*ANTHOZOA*)

Коралові поліпи — найбільш численний клас кишковопорожнинних, до якого належать морські теплолюбні тварини. Описано близько 6 тис. їх видів, із них у Чорному морі знайдено всього чотири, в Азовському — один.

Це поодинокі або здебільшого колоніальні організми. В їх життєвому циклі є лише поліпоїдне покоління, стадія медузи не утворюється. Будова коралових поліпів складніша, ніж гідроїдних. Вони мають ектодермальну глотку, гастральна порожнина в них поділена на камери радіальними перетинками (*септами*). Замість епітеліаль-

но-м'язових є справжні епітеліальні та м'язові клітини. Статеві продукти розвиваються з гастродерми. Більшість коралів містить вапняковий або роговий скелет.

Тіло окремої особини має форму циліндра (рис. 111). Нижній кінець поодинокого поліпа утворює пласку *підшову*, якою він прикріплюється до субстрату, у колоніальних форм він занурений у загальне тіло колонії — *ценосарк*. На протилежному кінці міститься *ротовий диск*, оточений віночком порожнистих щупалець. У одних поліпів (підклас Альціонарії, або Восьмипроменеві — *Alcyonaria*, або *Ostocorallia*) їх налічується вісім, у інших (підклас Зоантарії — *Zoantharia*) кількість кратна шести або чотирьом. У центрі ротового диска міститься рот, що має форму щілини.

Стінка тіла коралового поліпа товстіша, ніж у гідроїда, за рахунок більш розвиненої мезоглеї. Під шаром епідерми, що складається із справжніх епітеліальних клітин, містяться самостійні поздовжні й кільцеві м'язові клітини. Такі ж клітини є й під шаром гастродерми. Рот веде спочатку в довгу трубку — *глотку*, яка вдається в гастральну порожнину. Глотка утворюється шляхом впинання всередину стінки тіла навколо рота, тому має ектодермальне походження й вистелена епідермальним епітелієм, що є продовженням зовнішнього покриву. Глотка не циліндрична, а сплющена, її просвіт має вигляд щілини. У більшості поліпів на одному чи обох боках цієї щілини розташовані ротові жолобки — *сифоноглифи*, клітини яких мають дуже довгі війки. За допомогою цих війок всередину гастральної порожнини постійно надходить свіжа вода, а у поліпів, які живляться найдрібнішими планктонними організмами, разом з нею й їжа. З гастральної порожнини вода з неперетравленими рештками їжі виводиться назовні через іншу частину глотки. Таким чином відбувається дихання тварин, а в деяких — і живлення.

Гастральна порожнина в коралових поліпів не суцільна, а поділена на камери перетинками, або септами, які відходять від внутрішньої поверхні стінки тіла. У верхній частині поліпа септи зростаються зі стінками глотки, в нижній — вільно звисають у гастральну порожнину, залишаючи центральну її частину — «шлунок» — неподіленою. Септи побудовані з двох шарів гастродерми з мезоглеєю між ними. Крім того, в кожній септі є поздовжній м'язовий валок. Клітини гастродерми в різних ділянках септ неоднакові. Більша їх частина, як і внутрішня стінка тіла, складається з джгутикових епітеліальних клітин, які виконують переважно транспортну функцію, але здатні й до

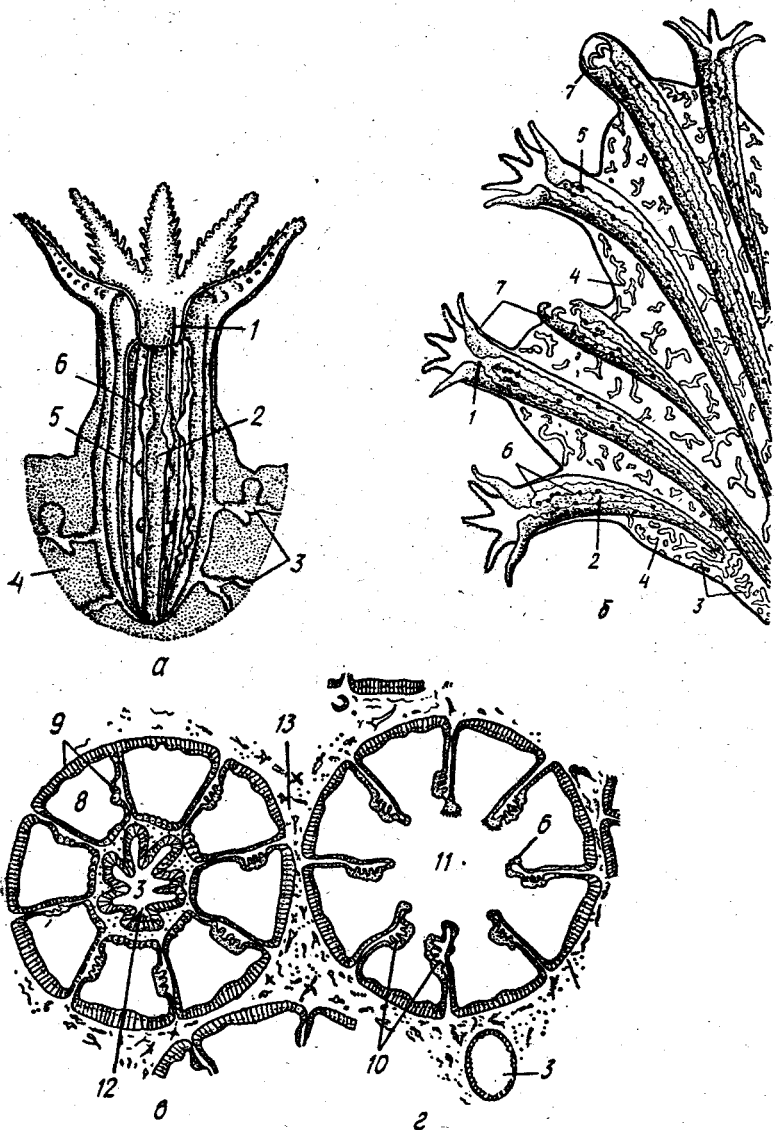


Рис. III. Схема будови *Alcyonium* — окремий поліп (а), ділянка колонії (б), поперечний розріз ділянки колонії на рівні глотки (в) та шлунка (г):

1 — глотка; 2 — гастральна порожнина; 3 — вистелені гастродермою канали, що з'єднують порожнини поліпів між собою; 4 — ценосарк; 5 — гонади; 6 — мезентеріальні нитки; 7 — поліп; 8 — камера; 9 — гастродерма; 10 — мускульний валок; 11 — шлунок; 12 — сифоногліф; 13 — мезоглея зі спікулами

фагоцитозу. Вільні краї септ, що вдаються в гастральну порожнину, утворюють потовщення — *мезентеріальні нитки*, які складаються із залозистих і фагоцитуючих клітин. У багатьох видів у нижній частині поліпа вони продовжуються в довгі тонкі внутрішні щупальця, *аконції*, на яких, крім зазначених типів клітин, є ще й жалкі клітини. У деяких видів аконції викидаються через рот або спеціальні отвори й виконують функції захисту та травлення (рис. 112).

Вивчення механізмів травлення актиній свідчить, що здобич, яку тварина проковтує, через глотку потрапляє в центральну частину гастральної порожнини — «шлунок». Мезентеріальні нитки змикаються навколо їжі, аконції обплутують її, утворюється тимчасово замкнена порожнина, де й відбувається травлення. Перша фаза травлення проходить в «шлунку» під дією травних ферментів, що виділяються залозистими клітинами, а друга — в фагоцитуючих клітинах епітелію мезентеріальних ниток. Після цього краї септ розходяться, між ними з'являються щілини, й поживні речовини, що утворилися в результаті травлення, розносяться за допомогою джгутикового епітелію стінок септ на периферію гастральної порожнини. Отже, в коралів, як і у сцифоїдних медуз, має місце диференціювання гастродерми на травний відділ (клітини мезентеріальних ниток) і транспортний (стілки септ і внутрішні стінки тіла поліпа).

Коралові поліпи живляться всіма способами, характерними для сидячих донних безхребетних. Серед коралів є активні фільтратори й високоспеціалізовані хижаки, яким властиві унікальні механізми захоплення та проковтування здобичі. Багато з них поєднують обидва типи живлення. Крім того, всі вони поглинають розчинені у воді органічні речовини клітинами епідерми за рахунок спеціальних механізмів активного транспорту. І, нарешті, вони здатні до живлення за рахунок симбіотичних водоростей.

Нервова система коралових поліпів, як і гідроїдних, має вигляд дифузного плексуса. Органів чуття на відміну від вільноплаваючих медуз у них немає. Проте корали реагують на хімічні подразнення, що виявляється у їх вибірковому ставленні до їстівних і неїстівних речовин. Шматочки їжі проковтуються актинією, а індиферентні предмети (наприклад, скляні кульки) відкидаються. Очевидно, поодинокі чутливі клітини реагують на хімічні речовини їжі.

Лише деякі групи коралових поліпів, наприклад актинії, не мають скелета. Восьмипроменеві коралові поліпи

(підклас *Alcyonaria*) мають внутрішній скелет, який міститься в мезоглеї. Вапняковий скелет складається з окремих мікроскопічних тілець — *склеритів* або голок — *спікул*, які утворюються всередині особливих клітин — *склеробластів*. У деяких видів спікул так багато, що вони зливаються, утворюючи суцільне мереживо (див. рис. 111).

Роговий скелет скріплює окремі спікули або утворює

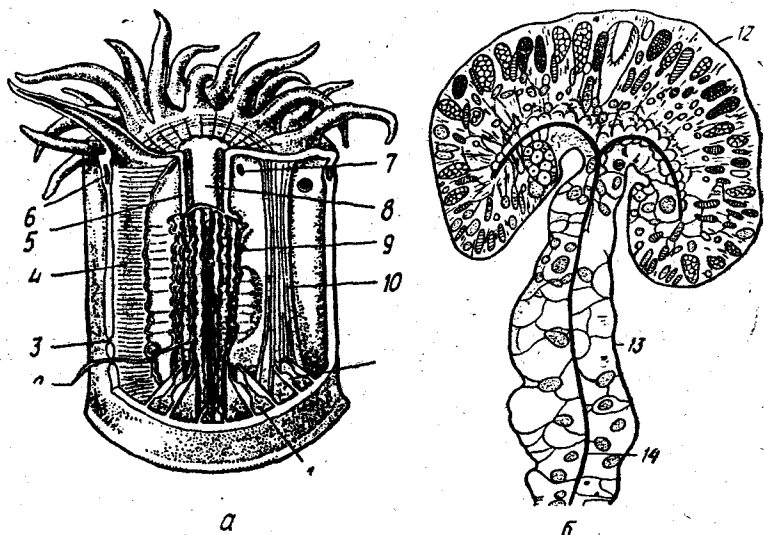


Рис. 112. Схема внутрішньої будови актинії (а) та поперечного розрізу через її септу (б):

1 — камери гастральної порожнини; 2 — аконції; 3 — отвори для виходу аконцій; 4 — радіальні м'язи; 5 — сифоніальні; 6 — кільцеві м'язи; 7 — отвори в стінках септ; 8 — глотка; 9 — мезентеріальні нитки; 10 — поздовжні м'язи; 11 — септи з мускульними валиками; 12 — мезентеріальні нитки з травними і жалькими клітинами; 13 — стінка септи з транспортним епітелієм; 14 — мезоглея

суцільний стрижень у мезоглеї. Хоча скелет у восьмипроменевих поліпів міститься в мезоглеї, за походженням він ектодермальний, оскільки склеробласти мігрують із епідерми до мезоглеї, там розмножуються й продукують скелетні елементи.

У склерактиній (підклас *Zoantharia* ряд *Scleractinia*) скелет зовнішній, вапняковий; він утворюється клітинами епідерми та має вигляд чашечки (*склеротеки*) навколо кожного поліпа. Від склеротеки всередину тіла врастають скелетні перетинки (*склеросепти*), які проходять всередині м'яких септ, що підрозділяють гастральну порожнину на камери. Склеросепти глибоко впинають стінки тіла поліпа в його гастральну порожнину (див. рис. 118). Скелет у

склерактиній суцільний. У багатьох видів чашечки сусідніх поліпів зливаються, утворюючи масивний скелет із отворами, де розташовані окремі особини. У деяких видів (наприклад, мозковик) поліпи зливаються до купи, і вся колонія набуває вигляду масивного утворення в формі півкулі, по поверхні якої проходять звивисті борозни, що надає коралу вигляду мозку. У центрі борозен проходить суцільна щілина, утворена із злитих ротів поліпів; з її боків рядами розташовані численні щупальця. У мозкови-ка неможливо встановити межі окремих поліпів — вся колонія є єдиним «надорганізмом» (див. рис. 119).

Коралові поліпи розмножуються нестатевим і статевим шляхами: Нестатеве розмноження відбувається різними способами. Найпоширеніші — брунькування, поперечний чи поздовжній поділ окремих поліпів, лацерація, що призводять до збільшення кількості особин. Крім того, колоніальні склерактинії здатні до розмноження, подібного до вегетативного розмноження рослин — фрагментація колонії та приживлення її уламків; вихід окремих голих поліпів із екзоскелета в товщу води з наступним їх осіданням, за рахунок чого починає розвиватися нова колонія; відбрунькування окремих поліпів із наступним їх відокремленням і утворенням нових колоній; просторовий розділ колоній; відокремлення кінців гілок колоній схоже на *автономію* (самокалічення).

Найчастіше в розгалужених колоній (наприклад, Асгорога) під час шторму або внаслідок порушення цілісності свердльчими організмами (губками, молюсками тощо) відбувається їх фрагментація. В результаті утворюються уламки колоній, які містять живі поліпи. Такі фрагменти переміщуються під дією прибою та течій, врешті-решт потрапляють на твердий субстрат і приживаються.

У склерактиній з родин *Sargophyllidae* і *Dendrophyllidae* утворюються бруньки, з'єднані з краєм материнської колонії вузькою перетинкою; такі бруньки періодично відпадають і, потрапляючи на придатний субстрат, започатковують нові колонії.

За несприятливих умов (висихання, надмірне або недостатнє освітлення) у деяких склерактиній (наприклад, *Seriatoroga histris*) окремі поліпи ізолюються від ценосарка, випадають із своїх скелетних чашечок у воду і розносяться течіями. На новому місці вони знаходять придатний субстрат, осідають і започатковують нові колонії.

Під час статевого розмноження в гастродермі септ утворюються гонади. Корали можуть бути роздільностатевими або гермафродитами. Статеві продукти більшості

коралів через рот викидаються назовні; запліднення відбувається у воді. Із заплідненого яйця виходить личинка — планула. Личинка вкрита війками, має рот (на вегетативному полюсі) та гастральну порожнину. На протилежному (анімальному) полюсі міститься група чутливих клітин із довгими війками. Така личинка плаває, живиться дрібними планктонними організмами, потім опускається на субстрат анімальним полюсом (на цьому місці утворюється подошва) й перетворюється на поліпа. У деяких видів виходить більш пізня личинка, що нагадує поліпа та має щупальця (актинула). Колонії утворюються шляхом брунькування первинного поліпа.

Клас Anthozoa поділяється на два підкласи: Альціонарії (Alcyonaria) та Зоантарії (Zooantharia).

Підклас Альціонарії, або Восьмипроменеві корали (Alcyonaria, або Octocorallia)

Це колоніальні корали. Поліп має вісім пірчастих щупалець і вісім септ у гастральній порожнині. Його внутрішній скелет залягає в мезоглеї. Підклас поділяється на багато рядів, з яких найважливішими є Альціонацеї (Alcyonacea), Рогові корали, або Горгонацеї (Gorgonacea), Морські пера (Pennatulacea) та Столоніфери (Stolonifera).

Ряд Столоніфери (Stolonifera)

Це м'які корали, скелет яких складається з дрібних зкиданих у мезоглеї вапнякових голок — спікул. Центральний (осьовий) скелет у них ніколи не утворюється,

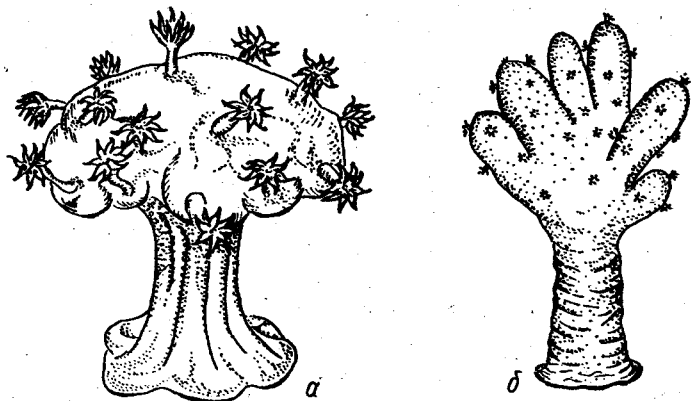


Рис. 113. Ряд Alcyonacea:

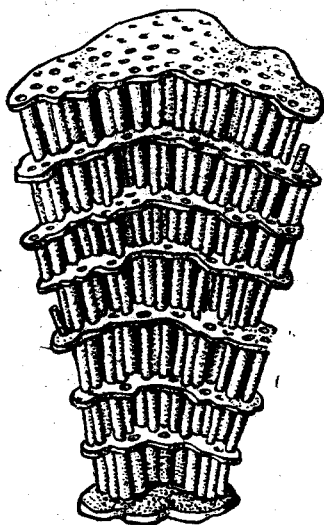
а — грибоподібна колонія м'яких коралів Anthomastus; б — Alcyonium digitatum

тому їх колонії стеляться або мають вигляд куль і грибів, які широкою основою прикріплюються до субстрату (рис. 113). Альціонацеї — найбагатший у видовому відношенні ряд восьмипроменевих коралів, вони поширені в морях і океанах, проте найбільша кількість видів мешкає на мілководді тропічних морів.

У більшості альціонацей сильно розвинена мезоглея, тому колонії мають масивний вигляд. До цього ряду належить широковідомий *Alcyonium digitatum*, колонія якого нагадує кисть руки, та яскраво забарвлені деревоподібно розгалужені колонії *Gersemia fruticosa*.

Ряд Столоніфери (Stolonifera)

Це корали, в яких скелетні спікули в мезоглеї зливаються й утворюють трубочки, зв'язані між собою поперечними пластинками. У живих колоніях у трубочках містяться гастральні порожнини поліпів.



У тропічному поясі часто трапляється «органчик» — *Tubipora musica* (рис. 114), колонії якого нагадують музичний інструмент — орган. У розправленому стані поліпи, які виступають з трубочок, мають яскраво-зелене забарвлення. Коли вони скорочуються і втягуються у трубочки, колонія набуває малинового кольору, в який забарвлений скелет.

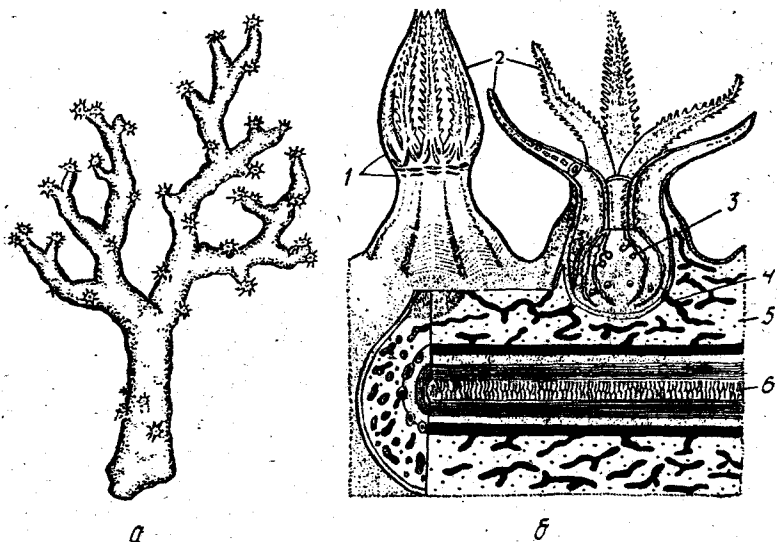
Рис. 114. Ряд Stolonifera: скелет *Tubipora musica*

Ряд Горгонарії, або Рогові корали (Gorgonacea)

До цього ряду належать корали, які утворюють розгалужені деревоподібні або бичоподібні гнучкі колонії. Для горгонарій характерна наявність щільного осьового скелета, який пронизує стовбур і гілки колонії (рис. 115). Він складається зі з'єднаних вапном або роговою речовиною спікул чи рогових пластинок. Крім осьового скелета, в ме-

зоглеї містяться окремі спікули у вигляді голочок, паличок, веретен, густо вкритих горбками, відростками, лусочками тощо.

Колонії горгонарій міцно прикріплюються до твердого субстрату розширеною основою. Це переважно мілководні тварини, найбільше їх мешкає в тропіках. Серед них



Ряд 115. Ряд *Gorgonasea* — *Corallium rubrum* (а), схема будови колонії (б):

1 — спікули; 2 — щупальця; 3 — гонади; 4 — канали ценосарка; 5 — мезоглея; 6 — осьовий скелет

відомий червоний, або благородний, корал (*Corallium rubrum*), твердий скелет якого використовується для виготовлення прикрас.

Осьовий скелет більшості видів горгонарій складається з рогової речовини, просякненої вапном, він дуже міцний і разом з тим пружний. Наприклад, різні види *Gorgonia* мають вигляд широкої ажурної пластини до 2 м завдовжки та до 1,5 м завширшки. Вони оселяються в зоні прибою, але їх роговий скелет має таку гнучкість, що велетенські віяла витримують могутні удари хвиль. Ці витончені колонії надзвичайно яскраво забарвлені. Разом з іншими горгонаріями вони утворюють на невеликій глибині цілі підводні «ліси», забарвлені в жовті, червоні, коричневі, фіолетові кольори.

Ряд Морські пера (Pennatulacea)

Колонії морських пер нерозгалужені, часто дуже великі і яскраво забарвлені. Вони складаються з м'ясистого стовбура, утвореного первинним поліпом, на якому розташовані дрібні вторинні особини (рис. 116). Морські пе-

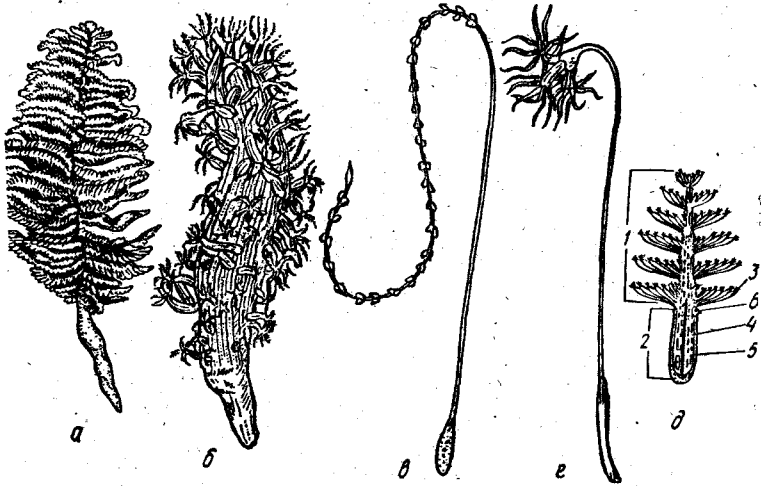


Рис. 116. Ряд Pennatulacea — *Pennatula* sp. (а), *Veretillum* (б), *Virgularia* (в), *Umbellula* (г), схема будови колонії морського пера (д): 1 — поліпідна частина колонії; 2 — стебло; 3 — аутозоїд; 4 — осьовий скелетний стрижень; 5 — гастродермальний канал; 6 — сифонозоїд

ра не прирастають до субстрату. Нижній здутий кінець їх колонії вільно проникає в м'який ґрунт і закорюється в ньому.

Колонія поділяється на два відділи: нижній — стебло та верхній — рахіс, на якому ростуть вторинні поліпи. Цим коралам властивий диморфізм вторинних поліпів. Серед поліпів є годуючі особини — аутозоїди з щупальцями та сифонозоїди — дуже дрібні поліпи без щупалець, але з добре розвиненими сифоногліфами. Функція сифонозоїдів полягає в тому, що вони за допомогою биття війок сифоногліфів створюють течію води в системі каналів, що з'єднують між собою окремі частини колонії. Це полегшує транспорт поживних речовин і кисню.

У деяких видів, наприклад з роду *Pennatula*, вторинні поліпи зливаються основами, утворюючи подібність широким виростів, схожих на листя. Такі колонії нагадують пір'я птахів, звідси походить і назва ряду.

Скелет представників ряду складається з окремих спікул, у деяких видів є осьовий стрижень. Морські пера мають добре розвинену м'язову систему, за рахунок чого колонія вигинається, роздувається або витончує кінцеву частину стебла, закопуючись у ґрунт або переповзаючи на інше місце. Для цих тварин характерна також наявність складної загальноколоніальної нервової системи, яка з'єднує між собою усі відділи колонії.

Окремі види здатні витримувати значне опріснення води, наприклад *Virgularia mirabilis*, що поширена в північній Атлантиці й трапляється в Чорному морі.

Деякі види морських пер, наприклад, *Peppatula phosphorea*, здатні до світіння. Вночі такі колонії світяться фіолетовим, жовтуватим або зеленим світлом. У відповідь на сильне подразнення по всій колонії починають пробігати хвилі світлових сполохів.

Підклас Зоантарії (*Zoantharia*)

Це поодинокі або колоніальні корали, більшість яких має зовнішній вапняковий (карбонатний) скелет. Відомі також безскелетні форми. Кількість щупалець і септ у гастральній порожнині, як правило, кратна шести. Щупальця нерозгалужені. Мезоглея тонка.

До цього підкласу належать кілька сучасних рядів, серед яких найбільш відомі: Склерактинії, або Мадрепорові корали (*Scleractinia*, або *Madreporaria*), Актинії (*Actiniaria*), а також вимерлі форми; найбільш численні у викопних рештках представники рядів Табуляти (*Tabulata*) та Ругози, або Чотирипроменеві корали (*Rugosa*).

Серед усіх рядів зоантарій особливе значення мають склерактинії, або мадрепорові корали (*Scleractinia*), які є основними будівниками коралових рифів завдяки своєму масивному вапняковому скелету.

Ряд Актинії (*Actiniaria*)

Це переважно поодинокі безскелетні поліпи, які нагадують фантастичні квіти й тому називаються ще морськими анемонами. Вони мають циліндричну форму з добре розвиненим ротовим диском на одному кінці й розширеною основою (підшовою) на протилежному (рис. 117). Епідерма підшови виділяє слиз, яким актинії тимчасово прикріплюються до субстрату. Навколо ротового диска концентричними колами розташовані 16—1 000 щупалець. На щупальцях містяться батареї жалких клітин. Рот має

вигляд щілини, глотка сплющена й містить два сифоногліфи, биттям їх війок створюються два токи води: один спрямований всередину гастральної порожнини, другий — із гастральної порожнини назовні.

У більшості актиній число септ у гастральній порожнині кратно шести, рідше — восьми або дев'яти.

Більшість актиній — хижаки, живляться ракоподібними, молюсками, навіть дрібними рибами, вбиваючи їх жалкими калцулами щупалець. Але є й види, які живляться

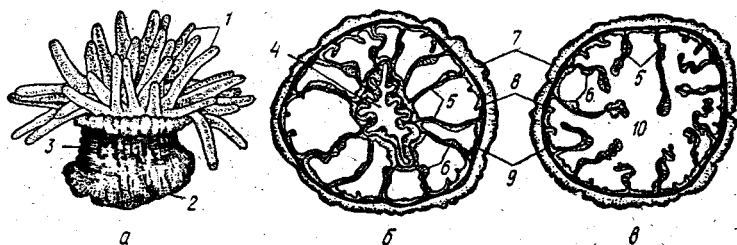


Рис. 117. Ряд Actiniaria — загальний вигляд (а), поперечний розріз на рівні глотки (б) та гастральної порожнини (в):

1 — щупальці; 2 — підшва; 3 — тулуб; 4 — глотка; 5 — септи; 6 — мускульні валки; 7 — епідерма; 8 — гастродерма; 9 — мезогля; 10 — шлунок

найдрібнішими організмами планктону (бактеріями, водоростями, найпростішими), заганяючи їх війками, що містяться на клітинах епідерми щупалець і ротового диска, до травної порожнини.

Розмножуються актинії нестатевим і статевим способами. Нестатеве розмноження рідко відбувається шляхом брунькування. Найчастіше це поздовжній поділ. При цьому спочатку розділяється рот, потім ротовий диск і, нарешті, все тіло актинії. Рідше відбувається поперечний поділ — посередині тіла актинії виростає віночок щупалець, потім верхня частина відшнуровується й відділяється від нижньої. У верхньої частини відновлюється підшва, а у нижньої — утворюються ротовий диск і глотка.

Крім згаданих способів нестатевого розмноження, є ще один — *лацерація*, внаслідок якої одразу утворюється кілька дрібних особин. Від підшви дорослої актинії відокремлюється невеличка її ділянка, з якої потім розвиваються нові актинії. Актинії, як і гідри, здатні до регенерації.

Під час статевого розмноження в стінках септ визрівають статеві клітини, що мають ендотермальне походження. Актинії, як правило, роздільностатеві, але трапляються й гермафродити. Запліднення може відбуватися у

воді або в гастральній порожнині материнського організму. Плаваючі личинки — планули — розносяться морськими течіями на значні відстані.

Актинії трапляються в усіх морях і океанах — від Арктики до антарктичних вод, але найрізноманітніші вони в тропіках. У Чорному морі мешкає лише два види: *Actinophthoe clavata* та *Actinia equina*, останній вид знайдено й у Азовському морі.

Більшість видів мешкає в прибережному мілководді, але є й глибоководні форми, деякі з них живуть на максимальних глибинах Світового океану (до 11 км).

Окремі види актиній вступають у мутуалістичні відносини з іншими тваринами. Класичний приклад — це співіснування раків-самітників і актиній *Adamsia*. Актинія оселяється на черепашці молюска, в якій живе рак-самітник. Така асоціація є корисною для обох видів. Актинія одержує залишки їжі рака-самітника, набуває рухливості, а рак-самітник перебуває під надійним захистом щупалець актинії.

Один із середземноморських крабів постійно тримає в клешнях двох актиній для захисту від ворогів і захоплення їжі, яку актинії ловлять своїми щупальцями, а краб відбирає.

Має місце також симбіоз велетенських актиній *Stoichactis*, що живуть на західному узбережжі Австралії, з рибками-амфіпріонами, які перебувають серед щупалець актинії, ховаючись від ворогів. У щупальцях виробляється особлива речовина, що гальмує вистрілювання жалких капсул. Ця речовина поступово накопичується в слизі, що вкриває тіло рибок, тому вони після перших, дуже обережних контактів із актинією поступово стають несприйнятливими до її отрути. Актинії одержують залишки їжі рибок, крім того, риби постійним биттям плавців сприяють поліпшенню газообміну актинії.

Ряд Склерактинії, або Мадрепорові корали (Scleractinia, або Madreporaria)

Склерактинії — найчисленніша група коралів, яка налічує, за сучасними відомостями, близько 550 видів. Це переважно колоніальні, рідше поодинокі корали, що мають вапняковий скелет ектодермального походження. Скелет у склерактиній суцільний, масивний.

У поодиноких поліпів скелет утворюється спочатку на підшві, епідерма якої складається з особливих клітин — *калікобластів (склеробластів)*. На поверхні цих клітин

виділяються найтонші хітинові ниточки, які, переплітаючись між собою, утворюють дуже ніжну щільну сіточку. На ній і відкладаються кристалики вапна (CaCO_3), які зливаються потім у суцільний скелет, що постійно наростає. Таким чином утворюється підшовна пластинка, з якої розвиваються скелетні перетинки — склеросепти, що вростають у м'які тканини поліпа. У периферійній області поліпа від підшови відходить невисока чашечка-тека, яка

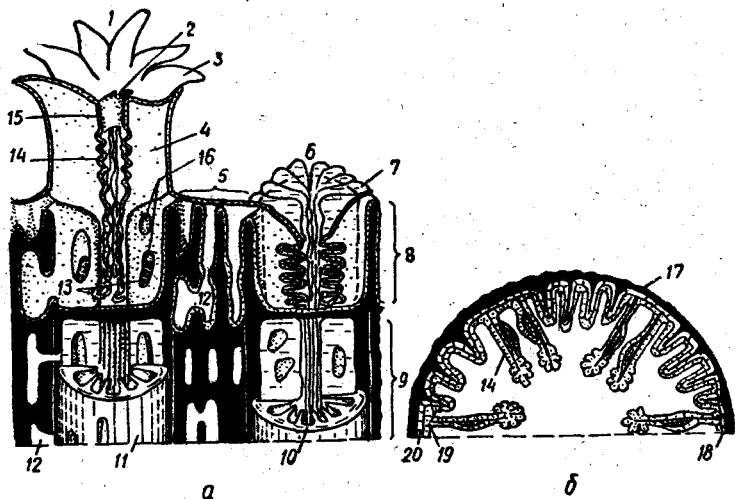


Рис. 118. Схема будови склерактиній — ділянка колонії (а), поперечний зріз окремого поліпа (б):

1 — розправлений поліп; 2 — рот; 3 — щупальця; 4 — м'яка септа; 5 — ценосарк; 6 — втягнутий поліп; 7 — склеросепта; 8 — м'яке тіло; 9 — відмерлі поліпи (голий скелет); 10 — денце; 11 — кораліт; 12 — порожнина ценосарки; 13 — аконції; 14 — мезентеріальні нитки; 15 — глотка; 16 — отвори у склеросептах; 17 — склеротека; 18 — мезогля; 19 — гастродерма; 20 — епідерма

оточує його нижню частину. Так виникає *кораліт* — скелет окремого поліпа. М'які тканини опиняються всередині кораліта, вони щільно прилягають до нього та повторюють його рельєф (рис. 118).

У колонії склерактиній розрізняють окремі поліпи (*зооїди*) та ценосарк. Тіло зооїда складається з нижньої, зануреної в скелетну чашечку кораліта частини, та верхньої, що піднімається над коралітом. Під час подразнення корала верхня частина поліпа вгортається всередину нижньої. Верхня частина тіла поліпа розправляється за рахунок нагнітання води через рот. Сифоногліфів у склерактиній немає. Рот і глотка в них виконують функцію клапача, що запобігає відтоку води з гастральної порожнини,

в результаті чого тіло поліпа опирається на замкнену всередині нього воду — своєрідний гідроскелет.

На підшві в зоодів колонії утворюються *скелетні денця*, що відокремлюють скелети живих поліпів від скелетів попередніх поколінь, які лежать під ними.

М'яке тіло колонії розташоване на поверхні загально-го скелета — *поліпняка*. Набуваючи його форми, воно вкриває скелет у вигляді сплющеного мішка, стінки якого складаються з епідерми, тонкої мезоглеї та гастродерми. Нижній бік мішка щільно обгортає поверхню скелета, заходячи вглиб його порожнин. Підшви окремих поліпів з'єднані між собою в суцільний покрив, епідерма (каліко-бласти) якого на нижньому боці виділяє вапно, що заповнює простір між поліпами й утворює скелет ценосарка. Порожнини ценосарка сполучаються одна з одною та з гастральними порожнинами отворами або трубочками; всі порожнини вистелені гастродермою (див. рис. 118).

Отже, живі поліпи містяться лише в поверхневому шарі колонії, а вся товща поліпняка утворена скелетами минулих поколінь. Під час росту колонії в процесі поновлення поліпів вони створюють над старими днищами нові, причому м'які тканини залишаються лише в поверхневій частині кораліта, а стовпчик із днищ тягнеться вглиб скелета. За об'ємом і масою скелет багаторазово переважає живі тканини, які ніби розтікаються тоненьким шаром по поверхні масивного поліпняка.

За формою колонії склерактиній надзвичайно різноманітні, причому будова колонії залежить переважно від характеру руху водних мас. Один і той же вид коралів у більш спокійній воді буде кулястий поліпняк, в менш спокійній — гіллястий, в бурхливій — плескатий, що стелеться по дну (рис. 119).

Тривалий час особливості живлення, дихання та процесу, що зумовлюють утворення могутнього скелета, не вивчалися. За аналогією з іншими кишковопорожнинними склерактиній вважали хижакими. Нині з'ясовано, що живлення склерактиній відбувається трьома способами.

1. Склерактинії використовують ту їжу, яку приносять їм морські течії: дрібні планктонні організми, яйця, цисти, органічні часточки тваринного та рослинного походження (псевдопланктон). Важливу роль в уловлюванні та поглинанні їжі відіграють війки, що вкривають оральний диск, а також слиз. Поліпи випускають з рота слизисті тяжі, які витягуються між щупальцями. Під дією сильних токів води, що виникають внаслідок биття війок, слиз розпушується, утворюючи сітку клейких ниток, до якої прили-

пають харчові часточки. Періодично слиз разом із осілими на ньому часточками їжі втягується до рота. Цей механізм поліпи використовують не тільки для фільтрації, а й для хижого живлення. Рухлива здобич вбивається жалкими клітинами щупалець, потрапляє в слизові сітки, приклеюється до них і заковтується разом із слизом.

Нещодавно відкрито ще один спосіб живлення склерактиній — перетравлення осілих на поверхні тіла харчових часточок ферментами, що секретуються всією поверхнею епідерми. Її клітини здатні також захоплювати бактерій, що осідають на їх поверхні. Проте тропічні води

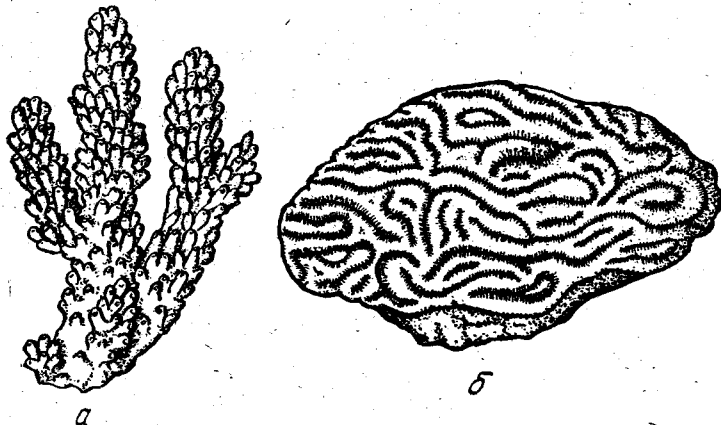


Рис. 119. Ряд Scleractinia:
а — Aeropore; б — Leptoria

бідні на планктон, тому склерактинії в такий спосіб свої потреби не задовольняють.

2. Результати дослідів із радіоізотопами свідчать, що склерактинії здатні засвоювати з води через покриви органічні речовини (амінокислоти, пептиди тощо), вилучаючи їх із навколишнього середовища. Епідерма поліпів має надзвичайно складну будову. Вона вкрита мікрроворсинками, впинаннями мембрани, що збільшує контакт поверхні епідермальних клітин із зовнішнім середовищем, полегшуючи засвоєння з води молекул розчинених у ній органічних речовин. Великі колоїдні частки їжі засвоюються шляхом піноцитозу, а дрібні молекули — шляхом активного ферментного транспорту. Це було доведено в дослідах з коралами роду *Pocillopora*.

3. Склерактинії одержують поживні речовини також за допомогою симбіонтів — зооксантел. Це вид динофлагелат *Symbiodinium microadriaticum*.

Симбіодініум не трапляється у вільному стані, проте він здатний вступати в симбіотичні відносини з багатьма безхребетними — кораловими поліпами, губками, медузами, вільчастими червами, молюсками і навіть найпростішими (інфузоріями, радіоляріями, форамініферами). Симбіодініуми містяться в клітинах гастродерми або в міжклітинниках. Вирости клітин гастродерми хазяїна утворюють своєрідну капсулу навколо зооксанти. Від клітини хазяїна її відокремлює складної будови тришарова оболонка, що містить клітковину. Ця оболонка надійно ізолює симбіонта від атаки лізосом хазяїна, запобігаючи його перетравленню. Разом із тим вона проникна для метаболітів у процесі обміну симбіонта з його клітинами.

За допомогою мічених за C^{14} молекул CO_2 виявлено, що зооксанти синтезують органічні речовини, які засвоюють корали. У процесі фотосинтезу в зооксантах утворюються переважно жири, але вони не накопичуються в зооксантах, а переходять у клітини поліпа. Жир — це основний енергетичний матеріал поліпів, який є також основною запасною речовиною. Зворотний рух метаболітів із клітин хазяїна в клітини симбіонта полягає перш за все у споживанні зооксантами біогенних речовин — солей азоту та фосфору. Зооксанти можуть також засвоювати з клітин хазяїна складні органічні молекули типу нуклеотидів і поліпептидів.

Склерактинії дихають киснем, розчиненим у воді, але види поліпів, що мають симбіотичні водорості, одержують його безпосередньо в товщі тканин.

Симбіодініум знаходить у коралах притулок і захист від ворогів. Він використовує для фотосинтезу вуглекислий газ, який виділяють поліпи в результаті дихання, а також утилізує азот і фосфор, що містяться в продуктах метаболізму коралів.

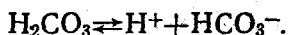
Ті види коралів, які мають симбіотичні водорості, називаються *герматипними*, а ті, що не мають, — *агерматипними*. Герматипні корали можуть довго жити в чистій воді без усякої їжі, лише за рахунок симбіонтів. Якщо їх штучно позбавити водоростей (утримуючи деякий час у темряві), вони припиняють ріст і розмноження, а потім, незважаючи на достатню кількість їжі, гинуть.

Крім зазначених переваг у живленні та диханні, герматипні корали значно швидше (майже в десять разів), ніж агерматипні, можуть нарощувати свій скелет. Тому серед рифоутворювачів переважають саме герматипні види. Механізм нарощування вапнякового скелета такий. У воді завжди є невеличка кількість CO_2 та іонів

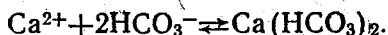
Ca²⁺. Під час розчинення CO₂ у воді незначна його частина (близько 1 %) вступає в реакцію з водою, утворюючи вугільну кислоту:



Вугільна кислота — нестійка сполука, вона може існувати лише у водному розчині, причому розпадається на іони:



Під час взаємодії іонів Ca²⁺ і HCO₃⁻ утворюється вуглекальцієва сіль (гідрокарбонат кальцію):



Ця речовина розчинна у воді, але нестійка й легко перетворюється на нерозчинну сіль — карбонат кальцію (вапно):



У разі надлишку CO₂ реакція зсувається ліворуч, тобто в бік утворення розчинного гідрокарбонату, а внаслідок нестачі CO₂ — праворуч, що супроводжується випадінням осаду вапна. Протягом світлого часу доби симбіодініуми в процесі фотосинтезу безперервно поглинають із тканин коралів CO₂, завдяки цьому вміст його у внутрішньому середовищі організму коралів знижується, що сприяє зсуванню хімічної реакції в бік осадження вапна.

Фотосинтез у симбіодініума відбувається найбільш ефективно в умовах інтенсивного освітлення. Тому герма-типні корали оселяються на незначній глибині, що не перевищує 50 м, утворюючи рясні зарості — рифи. *Кораловими рифами* називаються масові поселення морських організмів, що мають твердий вапняковий скелет. Основу такого рифу становлять мадрепорові корали (склерактинії), але існує багато організмів, які теж мають вапняковий скелет і беруть участь в утворенні рифу — вапнякові водорості, гідрокорали, сидячі поліхети, що живуть у вапнякових трубках, молюски, вусоні раки. Проте чільну роль в утворенні рифу відіграють все ж таки склерактинії.

Корали-рифотворювачі потребують досить високої й постійної температури води (не нижче 20 °С), нормальної океанічної солоності (35 ‰) і освітлення. Тому коралові рифи поширені винятково в тропіках.

Розрізняють *берегові рифи*, що оточують береги островів або материків, *бар'єрні рифи*, які тягнуться вздовж

берега на деякій відстані від нього, *атоли* — кільцеподібні коралові острови. Є також коралові *банки*, що виникають на мілинах, і густі коралові поселення в лагунах і бухтах.

Походження коралових споруд здавна цікавило зоологів і геологів. У різні часи було висунуто багато гіпотез, але найбільш переконливою залишається теорія, створена ще Ч. Дарвіном у 1842 р. На його думку, першою стадією утворення коралових островів є облямовуючий береговий риф. Корали використовують у цьому випадку береги островів як субстрат для будівництва рифу. Якщо в результаті тектонічних явищ у земній корі дно моря починає опускатися, й острів поступово занурюється у воду, береговий риф, який облямовує, з тією ж швидкістю росте вгору та вздовж зовнішнього краю, де більш чиста й багата на кисень вода. Корали внутрішнього краю, оберненого в бік острова, поступово відмирають, і береговий риф перетворюється на бар'єрний, який все далі відступає від берега. Коли острів повністю заглиблюється під воду, на його місці утворюється лагуна, а бар'єрний риф перетворюється на атол.

У Індійському та Тихому океанах розкидані сотні таких атолів діаметром від 1 до 160 км, але більшість з них має діаметр 3—30 км. Загальна площа сучасних рифів становить близько 600 тис. км².

Кораловий риф — це своєрідна екосистема, до складу якої входять не тільки організми-рифоутворювачі, а й величезна кількість інших тварин і рослин. Автотрофні організми (в основному симбіодініум) синтезують органічну речовину, тварини її споживають, поїдаючи м'які тканини поліпів. Серед них переважають молюски, поліхети, морські зірки, краби, риби. Багато тварин, такі, як сидячі в трубках поліхети, вусоногі раки, голотурії, знаходять тут притулок, а живляться завислими у воді органічними рештками; інші, такі як нематоди, морські їжаки, офіури, живляться детритом. Є й хижакі, які вживають в їжу інших мешканців рифів.

Характерна особливість коралових рифів полягає в їх надзвичайно високій біологічній продуктивності. Автотрофна фотосинтетична продукція в екосистемі рифу становить від 50 до 300 г сирової біомаси на 1 м² за добу.

Отже, екосистеми коралових рифів — одні з найбільш зрілих і ефективно функціонуючих біогеоценозів нашої планети. Завдяки надзвичайно високій продуктивності й здатності до біофільтрації сучасні рифи відіграють важливу роль у глобальних біогеохімічних процесах, а також у динаміці Світового океану.

Протягом тисячоліть коралові рифи становили основу життя цілих народів, мешканців островів Океанії. Ці острови складаються з коралового вапняка. Завдяки багатовіковому досвіду полінезійці, меланезійці та мікронезійці користувалися всіма багатствами рифу, не завдаючи шкоди його існуванню.

Для коралових рифів згубними є опріснення (наприклад, тропічні зливи під час відливу), осушення, урагани — після таких катастроф риф відновлюється протягом десятків років. Коралами живляться деякі риби, краби, морські зірки та інші організми, але їх кількість регулюється іншими хижими тваринами. У разі порушення біологічної рівноваги внаслідок забруднення води або посиленого вилову окремих видів тварин можуть надмірно розмножитися певні види хижаків, які живляться коралами, що призводить до загибелі цілих масивів коралів. Така катастрофа загрожувала в останні роки Великому Бар'єрному Рифу, що розташований біля берегів Австралії, через надмірне розмноження морської зірки «терновий вінець» (*Acanthaster planci*), якої не своєчасні заходи уряду. Отже, екосистема коралового рифу дуже своєрідна й уразлива, вона здатна існувати лише в дуже обмеженому діапазоні зовнішніх умов, тому потребує захисту.

ВИКОПНІ КИШКОВОПОРОЖНИННІ

Найстародавніші кишквопорожнинні, що відомі науці, — це безскелетні медузоподібні організми, залишки яких знайшли у відкладах кінця протерозойської ери (венд.). Палеонтологи віднесли їх до класу Cyclozoa (рис. 120). Ці організми досягали кількох сантиметрів у діаметрі, вели переважно прикріплений спосіб життя, мали добре розвинений шар мезоглеї, що виконувала опорну функцію. Цикломедузи прикріплювалися аборальним полюсом до субстрату. Їх гастральна порожнина не мала поділу на шлунок і гастроваскулярні канали, як у сучасних медуз, а була суцільною, досить великою й простягалася до периферії дзвона. Більшість цикломедуз мала досить виражені циклічні структури на аборальному боці дзвона. У деяких з них концентрична покресленість комбінувалася з радіальними елементами (є припущення, що це були радіальні канали).

Серед вендських медуз траплялися також радіально-симетричні форми, але їх радіальна симетрія мала незначений порядок, який змінювався навіть у онтогенезі — у процесі розвитку організму виростали нові гілки раді-

альних каналів, щупальця тощо. Ці організми палеонтологи об'єднали в клас Inordozoa.

Рідше траплялися медузи з трипроменевою симетрією, що охоплювала кишені шлунка, радіальні канали гастро-

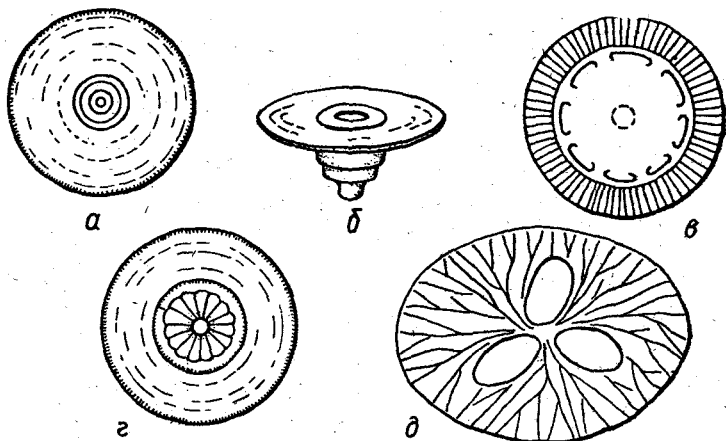


Рис. 120. Реконструкція будови вендських кишковопорожнинних:

а, б — *Cyclomedusa plana* (Cyclozoa); в — *Armillifera parva*; г — *Botanata septata* (Inordozoa); д — *Albumares brunsae* (Trilobozoa)

васкулярної системи, ротові лопаті, гонади. Їх віднесли до класу Trilobozoa.

Були також і медузи з чотирипроменевою симетрією, яка властива сучасним сцифоїдним медузам, ці організми умовно віднесли до класу Scyphozoa.

У вендській фауні знайдено також перших гідроїдних. Це були поодинокі безскелетні організми, близькі до сучасних хондрофор (клас Hydrozoa, ряд Chondrophora). Вони мали форму диска, на верхньому боці якого містився кінь, подібний до паруса сучасних *Velella*. На відміну від більшості сидячих цикломедуз вони плавали на поверхні океану.

Вважають, що вендська фауна існувала порівняно недовго й майже вся вимерла ще до початку кембрійського періоду.

Початок кембрію ознаменувався появою тварин, що утворювали скелет, але серед кишковопорожнинних таких ще не існувало. Перші скелетні корали з'явилися всередині ордовіка. Найстародавніші корали відрізнялися від сучасних тим, що мали вигляд невеличких келихів, на внут-

рішніх стінках яких ще не було справжніх септ, а лише невеличкі реберця. Вони не утворювали великих колоній, а стелилися по субстрату. Ці організми віднесли до класу Anthozoa, підкласу Tabulata (рис. 121). Деякі з них уже були рифоутворювачами.

Пізніше виникла ще одна група коралів, які мали справжні септи в гастральній порожнині, причому в них закладалися шість первинних склеросепт, а наступні септи утворювалися не в шести, а в чотирьох секторах, тому їх вважають чотирипроменевими коралами (підклас Rugosa).

Ще одна група викопних коралів — геліолітоїдеї (підклас Heliolithoidea) утворювала масивні колонії з добре

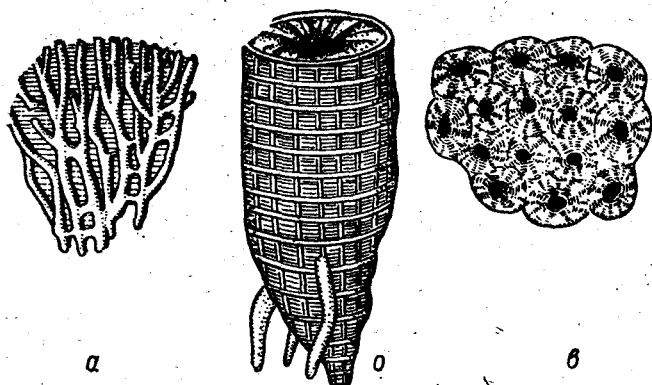


Рис. 121. Викопні корали:

a — колонія коралів Tabulata; *б* — поодинокий чотирипроменевий корал Omphium; *в* — колонія Heliolithoidea.

розвиненим ценосарком, їх кораліти характеризувалися наявністю дванадцяти склеросепт.

Але жодна згадана група коралів не збереглася до наших днів. Протягом геологічної історії кілька разів масово вимирали одні групи й виникали інші. Коралові комплекси вимирали тричі — наприкінці середнього девону (палеозой), на межі пермського та тріасового періодів, на початку крейдяного періоду (кінець мезозойської ери). Перші справжні восьмипроменеві корали з'явилися в силурійському періоді палеозойської ери, а склерактинії — в середньому тріасі (початок мезозойської ери). Близькі до сучасних гідроїдні (гідрокорали) відомі з ордовіка. Вони були представлені колоніями з хітиноїдним і вапняковим скелетами.

ТИП РЕБРОПЛАВИ (СТЕНОФОРА)

До цього типу належать винятково морські тварини. Відомо близько 120 видів реброплавів, більшість яких трапляється в тропічних морях; в полярних регіонах окремі види утворюють великі скупчення. У Чорному та Азовському морях живе лише один вид *Pleurobrachia chodopis*, що з'явився тут нещодавно. Реброплав — переважно вільноплаваючі хижакі, однак ще відомі повзаючі, а також сидячі детритоїдні види. Розміри реброплавів коливаються від 2—3 мм (наприклад, блакитний тинерфе — *Tinerge suapea*) до 2,5 м (венерин пояс — *Cestus veneris*).

Реброплав — радіально-симетричні двошарові тварини (з зачатковою мезодермою), в яких на відміну від *Spidagia*, немає жалких клітин, поліпоїдної фази розвитку та метабенезу. План будови реброплавів характеризується поєднанням восьми- та двопроменевої симетрії. На відміну від *Spidagia* реброплавів рухаються за допомогою видозмінених війок — гребних пластинок. Вони є гермафродитами — запліднення зовнішнє, розвиток прямиий. До цього типу належить один клас Реброплавів (*Stenophora*).

КЛАС РЕБРОПЛАВИ (СТЕНОФОРА)

Тіло реброплавів має мішкоподібну овальну, округлу або грушоподібну форму. На одному його полюсі — *оральному* міститься ротовий отвір, на протилежному — *аборальному* — аборальний орган. Головна вісь тіла проходить через обидва полюси (рис. 122).

На поверхні тіла реброплавів у меридіональному напрямку (від орального до аборального полюса) розміщені вісім валків, або ребер (звідси українська назва типу та класу), на яких розташовані поперечні *гребні пластинки*, утворені з'єднаними війками. Це найдовші в тваринному царстві війки (довжина — кілька міліметрів), які до того ж в центрі мають не дві, а три мікротрубочки. Гребні пластинки під час биття розкладають світло, тому при русі вздовж них пробігають райдужні переливи. Гребні пластинки — основні органи руху, завдяки їх роботі тварина рухається оральним полюсом уперед.

Більшість реброплавів має два шупальця, інколи значно довші за тіло, що втягуються в спеціальні шупальцеві кишені. На одній з поверхонь шупальця розгалужені та вкриті специфічними *клейкими клітинами*, які є лише в реброплавів (рис. 123).

Кожна клітина має напівсферичну форму та приєднується до щупальця еластичним прямим тяжем (видозмінене ядро) й тяжем, спіралью закрученим навколо прямого (видозмінений джгутик). Клітина продукує клейку речовину, за допомогою якої на неї налипають планктонні організми, й щупальце підтягує здобич до рота. Якщо здобич намагається вирватися, тяжі пом'якшують струси, що відчувають при цьому реброплави.

Тіло реброплавів, як і кишковопорожнинних, складається з епідерми (ектодерми) та гастродерми (ентодерми),

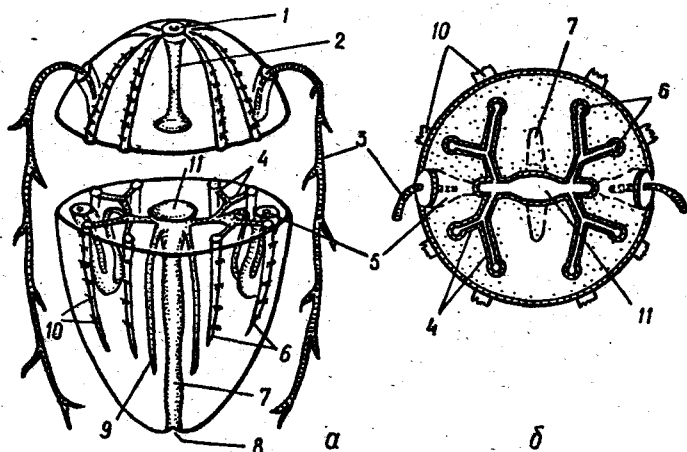


Рис. 122. Схема будови реброплава — загальна схема (а), поперечний зріз на рівні шлунка (б):

1 — аборальний орган; 2 — аборальний канал (акрогастер); 3 — щупальце; 4 — екваторіальні канали; 5 — піхва щупальця; 6 — меридіональні канали; 7 — глотка; 8 — рот; 9 — глотковий канал; 10 — гребні пластинки; 11 — шлунок

розділених добре розвинутою мезоглеєю. Часто вона кришталєво прозора, тому тварину не помітно у воді. Такі види важко добувати, бо ніжне тіло тварин руйнується. Проте є деякі глибоководні реброплави з щільною мезоглеєю. Більшість повзаючих форм яскраво забарвлена.

М'язова система реброплавів добре розвинена, особливо у форм, що повзають. Мускулатура реброплавів складається з самостійних м'язових клітин, як і в коралових поліпів. Вона розташована в товщі мезоглеї й складається з поздовжніх і кільцевих волокон під епідермою, подібних до них волокон навколо глотки та шлунка, а також радіальних волокон, що йдуть від шлунка до покривів. Найбільше розвинена мускулатура щупалець. Мускулатура

забезпечує захоплення їжі ротом або щупальцями та виконує захисну функцію — м'язи, скорочуючись, прикривають аборальний орган. У деяких реброплавів мускулатура виконує ще й локомоторну функцію, особливо у форм, що ведуть повзаючий спосіб життя або плавають завдяки змієподібним рухам стрічковидного тіла чи за допомогою ротових лопатей.

Травна система починається рухливим ротовим отвором, що веде в об'ємну ектодермальну *глотку*, де на відміну від інших тварин за рахунок ферментів, що виділяються її стінками, в основному перетравлюється їжа. У деяких реброплавів глотка може вивертатися назовні.

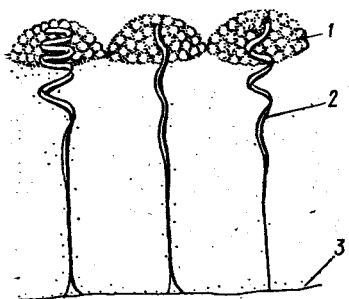


Рис. 123. Будова клейких клітин реброплава:

1 — півкулі з краплинами липкого секрету; 2 — спіральна нитка; 3 — мускульний тяж щупальця

Вона відкривається в ентодермальний *шлунок*, від якого відходять три яруси каналів *гастроваскулярної системи*. Перший (*акрогастер*) підходить до аборального полюса у вигляді одного каналу, що розгалужується на чотири коротенькі гілки. Дві з них закінчуються сліпо, а дві відкриваються порами назовні. Другий ярус складається з двох каналів, які розташовані біля екватора перпендикулярно до осі шлунка. Вони двічі розгалужуються, утворюючи вісім *екваторіальних каналів*,

що впадають у вісім меридіональних. Меридіональні канали розташовані під гребними пластинками. Третій ярус утворений двома *глотковими каналами*, які відходять від шлунка й тягнуться вздовж глотки до орального полюса. Залежно від форми тіла та розвитку додаткових каналів, їх відгалужень і переплетень будова гастроваскулярної системи може значно відрізнитися від описаної.

Глотка в реброплавів має вигляд сплющеної трубки, площа, в якій вона сплющена, називається глотковою. Шлунок тварин теж сплющений, але в площині, перпендикулярній до глоткової, у цій же площині розташовані два щупальця (якщо вони є), тому вона називається щупальцевою.

Через тіло реброплава можна провести дві взаємно перпендикулярні площини — глоткову та щупальцеву, тобто реброплави побудовані за двоприменовим типом симетрії. Проте більшість органів (ряди гребних пластинок,

радіальні канали, гонади) розташована навколо головної осі. Реброплави мають по вісім таких органів. Отже, загальний план будови реброплавів характеризується поєднанням двох типів симетрії — двопроменевого та восьмипроменевого.

Живляться реброплави різними дрібними планктонними організмами, особливо рачками, полюють на салп, дрібних риб, інших реброплавів. Деякі види — коменсали (від фр. *commensal* — співтрапезник), тобто тварини, що живуть за рахунок інших, не завдаючи їм шкоди. Вони мешкають на поверхні морських зірок, коралів, губок.

Нервова система має вигляд плетива, з невеликими скупченнями нервових клітин навколо рота, уздовж гребних пластинок. Найбільше нервових клітин міститься на аборальному полюсі, де є своєрідний орган чуття — аборальний орган (рис. 124).

Він складається з *статоліта* — кульки з вапнякових зерен, що розташований на чотирьох вигнутих еластичних дужках, утворених злитими джгутиками. Клітини, до яких вони належать, сприймають зміну тиску статоліта у разі зміни положення тіла реброплава. Над статолітом є своєрідний ковпачок із війок, що склеєні разом. Від дужок відходять чотири війчасті борозенки, які розгалужуються й підходять до кінців гребних пластинок. Під аборальним органом міститься згущення нервового плетива. Аборальний орган виконує функції органа рівноваги та регулює рух гребних пластинок. Реброплави реагують на світло. Наприклад, забарвлення морських огірків (ряд *Beroidea*) на світлі змінюється від молочно-білого до рожево-фіолетового завдяки дії особливих клітин-хроматофорів у епідермі.

Багато реброплавів мають здатність до флюоресценції, яка пов'язана з наявністю особливих клітин-фотоцитів, локалізованих у гастродермі меридіональних каналів. Серед них найвідомішими є венерин пояс (*Cestus veneris*), мнеміопсис (*Mnemioopsis*), берое (*Beroe*) та плевробрахія (*Pleurobrachia*). Найсильніше світиться берое — світла однієї особини достатньо для читання. Світіння ребропла-

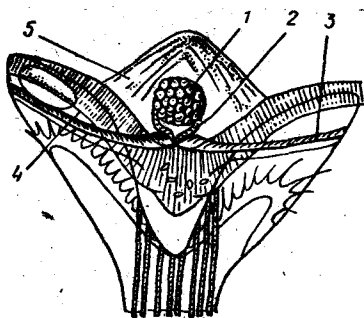


Рис. 124. Будова аборального органа реброплава:

1 — статоліт; 2 — пружні дужки; 3 — війчасті борозенки; 4 — епідермальна подушечка; 5 — ковпачок з війок

вів, як і інших тварин, зумовлене взаємодією субстрату люциферину з ферментом люциферазою, в результаті якого випромінюється світло. Світіння в реброплавів координоване з рухово-захисною реакцією. У разі сильного механічного подразнення спостерігаються зупинка биття вішок, різке скорочення тіла й світловий сполох.

Реброплавів — гермафродити. Гонади утворюються за рахунок ентодерми по боках меридіональних каналів гастроваскулярної системи, причому з одного боку каналу

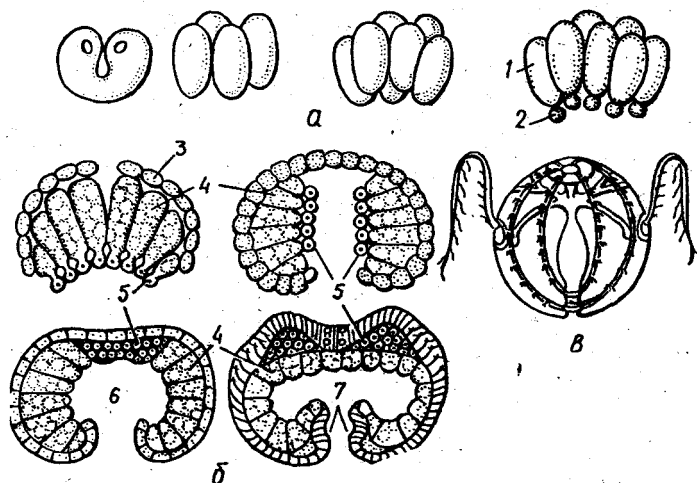


Рис. 125. Ембріональний розвиток реброплавів — дробіння яйцеклітини (а), гастрюляція і початок органогенезу (б), личинка (в):

1 — макромери; 2 — мікромери; 3 — ектодерма; 4 — ентодерма; 5 — мезодермальний зачаток; 6 — гастральна порожнина; 7 — глотка

заягає ковбасоподібний яечник, з другого — такий же сім'яник. Статеві клітини виводяться у воду через рот або розриви та тілі, рідше — через спеціальні протоки. Можливе самозапліднення, тоді перші стадії розвитку відбуваються в гастральній порожнині.

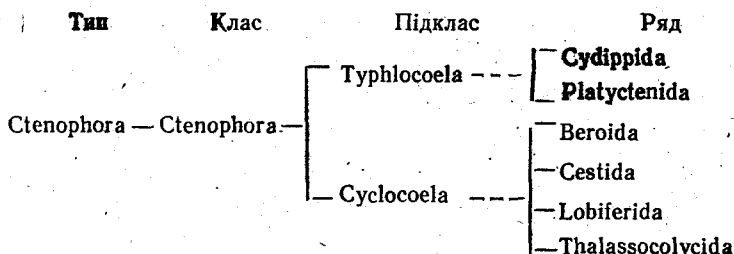
Життєвий цикл у реброплавів простий, без метаморфозу. Запліднена яйцеклітина зазнає повного, але нерівномірного дробіння, внаслідок чого на одному полюсі зародка (анімальному) утворюються дрібні клітини (мікромери), а на другому (вегетативному) — великі (макромери). З мікромерів розвивається ектодерма, з макромерів — ентодерма. Гастрюляція відбувається шляхом обростання макромерів мікромерами (епіболія). Частина клітин ентодерми заходить у проміжок між ектодермою та ентодермою. Ці клітини вчені розцінюють як третій зарод-

ковий листок — мезодерму, але у реброплавів з нього формуються не основні тканини, а м'язи щупалець і клітини мезоглеї, які рідко розсіяні в ній. З яйця виходить молода особина, що за будовою нагадує реброплава найпростішої будови з ряду *Cydippida*, тому вона називається *цідипідною личинкою*. Далі будова ускладнюється до рівня дорослих тварин (рис. 125).

У деяких плаваючих видів описане явище *дисогонії* — своєрідного розмноження на стадії личинки (неотенія), коли після виходу з яйця вона починає продукувати дрібні яйця, з яких виходять подібні личинки, що ростуть і перетворюються на тварин нормальних розмірів. Деякі повзаючі форми турбуються про нащадків. У материнському організмі утворюються виводкові камери, де розвиваються яйця.

Нестатевого розмноження в більшості реброплавів немає. Виняток становлять деякі повзаючі форми (*Coeloplana*, *Planostena*, *Vallicula*), які розмножуються шляхом лацерациї подібно до кишковопорожнинних.

В основу сучасної системи реброплавів покладено будову гастральних каналів у оральній частині тіла. Ця система має такий вигляд:



Підклас Сліпоканальні (*Typhlocoela*)

Підклас об'єднує реброплавів, що не мають анастомозів (з'єднань) між каналами гастроваскулярної системи біля орального кінця тіла.

Ряд Цідипіди (*Cydippida*)

Вважається, що цідипіди — це найдавніший ряд реброплавів. За рівнем організації цідипіди схожі на початкову стадію розвитку всіх інших реброплавів. Типовий представник ряду *Pleurobrachia pileus* трапляється в усіх морях Світового океану, часто масово (рис. 126, а).

Ряд Повзаючі реброплави (Platyctenida)

Деякі види зберегли здатність плавати, наприклад реброплави роду *Stenoplana*, проте більшість втратила в дорослому стані гребні пластинки й перейшла до повзаючого (рід *Coeloplana*) або навіть сидячого (рід *Tjalffiella*) способу життя. Представники ряду, що повзають, перетворюються на плоскі істоти, сплюснені в орально-аборальному напрямку. Вони можуть сильно вивертати глотку, яка стає повзаючою поверхнею тіла. Часто повзаючі реброплави трапляються на коралах, де поїдають їх м'які тканини (рис. 126, б, в).

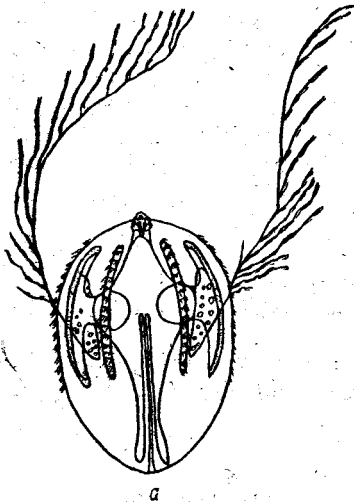
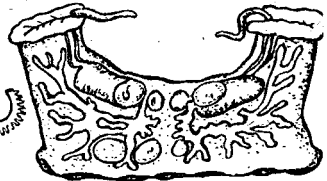
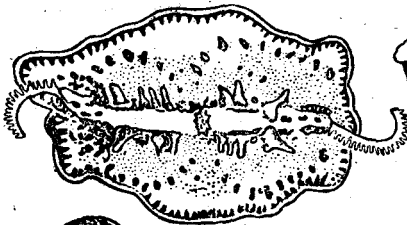


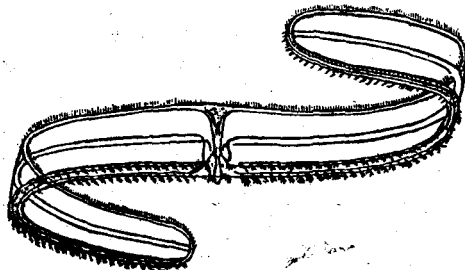
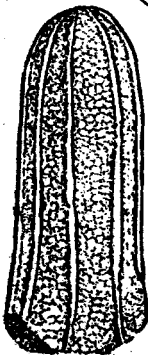
Рис. 126. Реброплави:

а — *Pleurobrachia rhodopsis* (Cydippida);
 б — *Coeloplana*; в — *Tjalffiella* (Platyctenida);
 г — *Beroe cucumis* (Beroidea); д — *Cestus veneris* (Cestida)



б

в



г

д

Підклас Петлеканальні (Cyclocoela)

Для представників цього підкласу характерна наявність системи перемичок — анастомозів — між гастральними каналами поблизу орального полюса.

Ряд Морські огірки (Beroidea)

У представників ряду на відміну від інших реброплавів немає щупалець на всіх стадіях життєвого циклу. Більшу частину тіла займає велика дзвоноподібна глотка, до неї веде величезний ротовий отвір, на внутрішньому краї якого розташовані війкові утвори — *макроцилії*, які утримують здобич, зокрема великих сальп, медуз, інших реброплавів (рис. 126, з).

Найбільші розміри мають арктичні та антарктичні види. Морські огірки є кормом для промислових риб, наприклад пікші та тріски.

Ряд Стрічкоподібні реброплави (Cestida)

Щупальця в представників ряду є, проте в дорослому стані вони містяться всередині щупальцевих кишень. Тіло їх сплющене, але не по орально-аборальній осі, як у повзаючих реброплавів, а з боків. Плавають ці реброплави завдяки синусоїдальним рухам стрічкоподібного тіла, що зумовлені по черговим скороченням мускульних стрічок, які тягнуться вздовж боків тіла. Робота гребних пластинок спрямована лише на підтримку горизонтального положення головної осі тіла. Найбільший за розмірами представник ряду — венерин пояс (*Cestus veneris*). Живляться стрічкоподібні реброплави планктонними рачками (рис. 126, д).

Ряд Лопатеносні реброплави (Lobiferida)

Назва ряду пов'язана з наявністю навколо ротового отвору або по всьому тілу лопатей різної форми та розміру, які беруть участь у вловлюванні здобичі — планктонних мешканців. Вони мають ніжну консистенцію, проте є ненажерливими хижаками. Наприклад, мускулястий *Осугоріс кристаліна* швидко плаває в товщі води, рухаючи ротовими лопатями як крилами; він здатний наздоганяти та заковтувати навіть невеликих риб.

Ряд Морські ковпаки (Thalassocolycaida)

Це дуже ніжні істоти, що нещодавно були знайдені в Саргасовому морі. Своїм куполоподібним тілом вони нагадують медуз; живляться пасивно, збираючи ротом планктонні організми, що прилипають до внутрішньої поверхні купола. Рот міститься на особливому вирості, й до нього підтягуються різні ділянки купола.

Реброплави за рівнем організації близькі до кишковопорожнинних і раніше об'єднувалися з ними в один тип. Але вони істотно відрізняються від кишковопорожнинних тим, що мають аборальний орган, рухаються переважно за допомогою війчастих утворень, не мають прикріпленої стадії в життєвому циклі, замість жалких мають клейкі клітини. Реброплави — єдина група багатоклітинних, яка зберегла первиннопланктонний спосіб життя й походить від вільноплаваючих предків. Кишковопорожнинні, навпаки, перейшли до прикріпленого способу життя, втратили аборальний орган і здатність до вільного руху, що залишилася тільки в личинок. Отже, реброплави та кишковопорожнинні хоча й мають спільних предків, розвивалися різними еволюційними шляхами.

Реброплави заслуговують на особливу увагу дослідників у зв'язку з тим, що принцип їх будови часто використовується для вирішення важливих еволюційних питань. Наприкінці минулого століття швейцарський зоолог А. Ланг обгрунтував ктенофорну гіпотезу походження плоских червів, яка базувалася на подібності будови турбеларій і повзаючих реброплавів. На його думку, сучасні війчасті черви походять від найдавніших ктенофороподібних тварин. У наш час ця гіпотеза має лише історичне значення. Вітчизняний дослідник І. І. Мечников звернув увагу на риси подібності реброплавів, личинки напівхордових — торнарії та личинки голкошкірих — диплеврули й висловив думку про походження вторинноротих (голкошкірих, напівхордових, хордових) від найдавніших ктенофороподібних предків.

ТИП ПЛОСКІ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Переважає більшість плоских червів веде паразитичний спосіб життя. Вільноживучі черви трапляються в морських і прісних водоймах і значно рідше на суходолі, у вологому ґрунті. Розміри плоских червів значно варіюють. Дрібні види досягають 0,5 мм, але відомі й тридцятимет-

рові паразити кишечника китів. Відомо близько 12 тис. видів плоских червів.

Плоскі черви — білатерально-симетричні тварини з чітко визначеним головним кінцем. У них розрізняють черевну (*вентральну*) та спинну (*дорзальну*) сторони. Їх тіло, як правило, сплющене в дорзовентральному напрямку, що відображає назва типу.

За рівнем організації плоскі черви стоять дещо вище кишковопорожнинних і реброплавів. У процесі ембріонального розвитку в них закладаються не два, а три зародкових листки — екто-, енто- та мезодерма. За рахунок

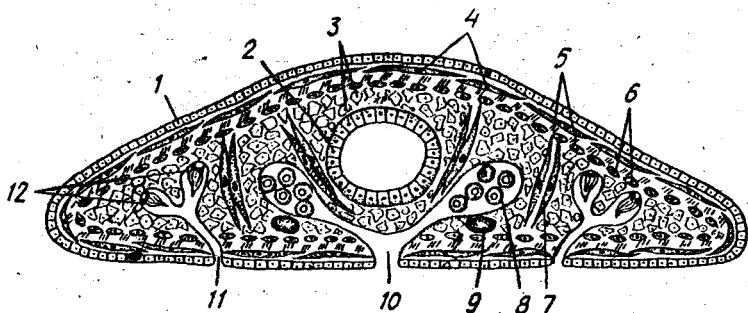


Рис. 127. Схема поперечного розрізу плоского черва:

1 — ектодерма; 2 — ентодерма (середня кишка); 3 — паренхіма; 4 — кільцеві м'язи; 5 — діагональні м'язи; 6 — поздовжні м'язи; 7 — дорзо-вентральні м'язи; 8 — гонада; 9 — нервовий стовбур; 10 — статевий отвір; 11 — видільна пора; 12 — протонефрид.

мезодерми формуються мускулатура, статеві системи, а також недиференційована сполучна тканина — *паренхіма* (*мезенхіма*), що заповнює всі проміжки між внутрішніми органами.

Характерною ознакою плоских червів є наявність у них *шкірно-м'язового* мішка. Він складається з одношарового шкірного епітелію, що має різну будову в представників різних класів, і кількох шарів м'язів — кільцевих, косих або діагональних й поздовжніх. Скороченням різних груп м'язів шкірно-м'язового мішка зумовлений червоподібний рух плоских червів. Паренхіму пронизують пучки дорзовентральних м'язів. Крім них, є ще м'язи, що пов'язані з глоткою, органами прикріплення, статевією системою тощо.

Безпосередньо під шкірно-м'язовим мішком залягає *паренхіма*, що заповнює проміжки між внутрішніми органами (рис. 127). Плоскі черви належать до паренхімних

тварин і не мають порожнини тіла. Паренхіма відіграє важливу роль у житті організму. Її розглядають перш за все як опорну тканину. Електронно-мікроскопічні дослідження свідчать, що в ній інтенсивно розвинена міжклітинна речовина, пронизана численними фібрилами, які мають значення опорних утворів. Клітини паренхіми розташовані рихло, між ними залишаються щілиноподібні та лакунарні простори, заповнені рідиною. Завдяки такій будові паренхіма може виконувати роль посередника в передачі продуктів травлення між кишечником і внутрішніми органами. Водночас здійснюється й транспорт продуктів обміну з міжклітинної рідини до видільної (екскреторної) системи. Останнім часом це підтверджено результатами електронно-мікроскопічних досліджень. Виявилося, що клітини паренхіми мають нерухомі вирости, які проникають у шкірно-м'язовий мішок, епітелій кишечника і видільні канали. В такий спосіб здійснюється контакт між паренхімними клітинами та внутрішніми органами. Паренхіма також є місцем накопичення поживних речовин (глікогену, ліпідів тощо). Нарешті, в паренхімі є особливі рухомі клітини, здатні до фагоцитозу, одні з них можуть виконувати захисну функцію, поглинаючи бактерії, сторонні частки, інші — екскреторну, накопичуючи тверді екскрети. Отже, паренхіма — це багатофункціональна тканина.

Травна система багатьох примітивних вільноживучих видів сформована не повністю, а в деяких паразитичних зовсім редукована. У більшості плоских червів вона складається з рота, ектодермальної передньої кишки — глотки та ентодермальної сліпо замкненої середньої кишки. Часто середня кишка розгалужена, її відростки пронизують усе тіло. Таким чином, цей відділ травної системи забезпечує не лише перетравлення їжі, а й її транспорт до всіх частин тіла. Існує пряма залежність між розмірами тварини та ступенем розгалуження середньої кишки.

У плоских червів уперше з'являється спеціальна *видільна система протонефридального типу*. У більшості груп є два деревоподібно розгалужених протонефридальних канали з двома окремими або однією загальною порою, через які ця система каналів сполучається із зовнішнім середовищем. Внутрішні кінцеві ділянки каналів закінчуються спеціальними клітинами *циртоцитами*, що мають також назву *зірчастих*, або *миготливих* клітин.

Спеціальних органів дихання у плоских червів немає, як немає й кровоносної системи.

Нервова система має різну будову, але у більшості представників вона ортогонального типу — від мозкового ганглію, що розташований на передньому кінці тіла, відходять поздовжні стовбури, що з'єднуються між собою кільцевими перемичками — комісурами. Кількість поздовжніх і кільцевих нервових стовбурів варіює. У більшості плоских червів нервова система розташована не під шкірним епітелієм, а занурена вглиб тіла.

Органи чуття представлені переважно шкірними *сенсилами*, до складу яких входять нервові чутливі клітини з однією або кількома війками. Сенсили сприймають механічні та хімічні подразнення. Деякі плоскі черви мають очі та статоцисти — органи рівноваги. Місцем концентрації різних рецепторів є передній кінець тіла, де розташований *мозковий ганглій*, який керує їх діяльністю.

Плоскі черви за незначними винятками — гермафродити. У примітивних представників цього типу (нижчих турбеларій) немає оформлених гонад, статеві клітини розкидані в паренхімі; запліднення — внутрішнє. У більш високорозвинених форм є справжні гонади — яєчники та сім'яники, протоки для виведення сперми й зрілих яєць, а також ціла низка органів, що забезпечують внутрішнє запліднення й зберігання сперми іншої особини; формування шкаралупки яєць тощо. Деталі будови статевої системи у представників різних класів дуже різноманітні.

Характерною особливістю ембріонального розвитку плоских червів є *спіральне дробіння*, часто вторинно змінене.

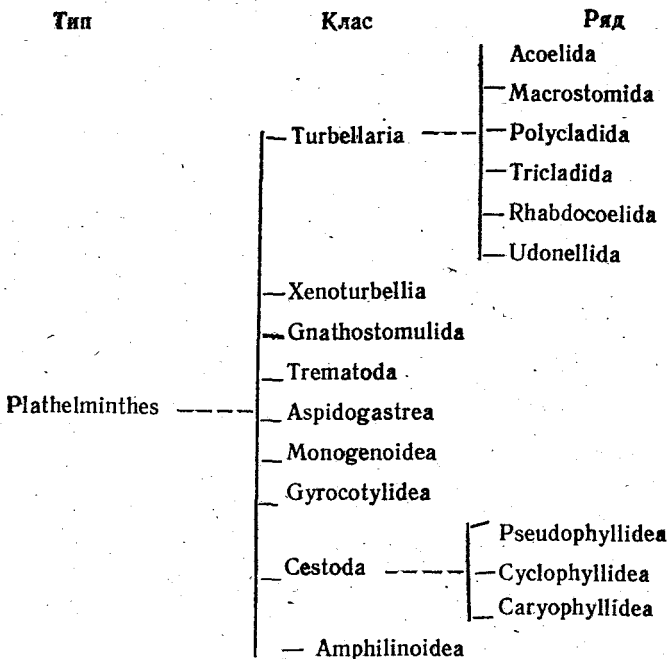
У більшості вільноживучих турбеларій розвиток прямий, з яйця виходить особина, що відрізняється від дорослих лише за розмірами та недорозвинутою статевою системою.

Деякі морські полікладіди розвиваються з метаморфозом, у них є планктонна личинка.

У паразитичних форм, як правило, життєвий цикл дуже складний, він включає кілька поколінь, що мають різну будову. При цьому одне покоління утворюється внаслідок статевого, а друге — партеногенетичного (з незапліднених яйцеклітин) розмноження. Таке чергування поколінь називається *гетерогонією*.

Поряд із статевим розмноженням у деяких груп існує нестатеве.

Тип Плоскі черви об'єднує дев'ять класів:



До останніх шести класів належать тварини, що ведуть виключно паразитичний спосіб життя.

КЛАС ВІЙЧАСТІ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

Війчасті черви — це переважно вільноживучі хижаки, що мешкають у воді й лише зрідка трапляються у вологому ґрунті. Частина турбелярій перейшла до різних симбіотичних відносин з голкошкірими, ракоподібними, сипункулідами, кільчастими червами, членистоногими та рибами, є й справжні паразити. Відомо близько 3 тис. видів війчастих червів.

У прісних водоймах України знайдено близько ста видів турбелярій, приблизно стільки ж відомо з Чорного та Азовського морів, хоча морські види вивчено гірше.

Форма тіла турбелярій листовидна, стьожкоподібна або веретенподібна. Більшість із них не має ніяких придатків, лише в деяких розвинені щупальцеподібні вирости на головному кінці. Розміри тіла війчастих червів переважно не перевищують 1 сантиметра, великі форми мають розмір 5—6 см, а наземні представники тропічних турбелярій, наприклад *Viralium*, можуть досягати навіть 60 см

завдовжки. У більшості турбеларій, перш за все морських, тіло яскраво забарвлене.

Зовні тіло турбеларій вкрите одношаровим війчастим епітелієм, що й зумовило назву класу. У примітивних безкишкових турбеларій (ряд Acoelida) війчастий епітелій не має базальної мембрани й складається переважно з епітеліально-м'язових клітин, подібних до клітин кишковопорожнинних. Замість справжніх м'язів у них розвинені

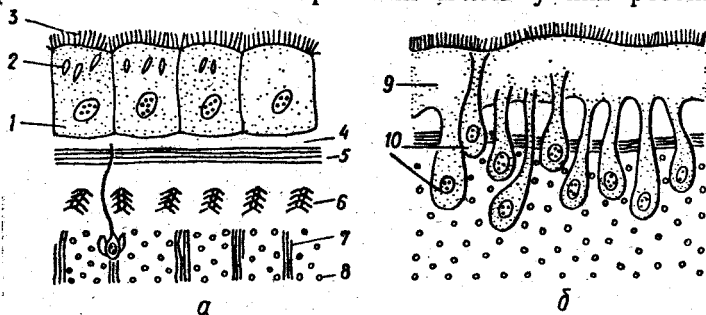


Рис. 128. Схема будови шкірно-м'язового мішка турбеларій — з типовим війчастим (а) та зануреним епітелієм (б):

1 — клітини епітелію; 2 — рабдіти; 3 — війки; 4 — базальна мембрана; 5 — кільцеві, 6 — діагональні, 7 — дорзовентральні м'язи; 8 — поздовжні м'язи; 9 — цитоплазматична пластинка; 10 — занурені ділянки цитоплазми з ядрами

міофібрили — кільцеві та поздовжні. Базальні кінці епітеліально-м'язових клітин розхристані й занурені в паренхіму. У представників ряду Udonellida, що ведуть паразитичний спосіб життя, всі епітеліальні клітини зливаються та перетворюються на суцільну цитоплазматичну пластинку, вкриту війками. Ділянки цитоплазми з ядрами глибоко занурюються під шари м'язів. Такий тип епітелію називається *зануреним*. У інших представників класу епітеліальні клітини циліндричні, їх базальні кінці містяться на *базальній мембрані*, а вільні поверхні мають війки (рис. 128).

Базальна мембрана — продукт виділення епітеліальних клітин. Вона надає тілу певної форми та є місцем прикріплення м'язів.

В епітелії або під ним міститься багато шкірних залоз. Вони виробляють слиз, що змащує тіло турбеларій. За допомогою слизу турбеларії щільно прилягають до субстрату. У деяких видів слиз використовується для здобування їжі — до тонких слизових ниток, як до павутиння, прилипає здобич. Деякі види підвішуються до поверхневої плівки води на тонкій ніжці, що утворилася із слизо-

вих виділень. Однією з різновидностей шкірних залоз є *рабдитні клітини*, які виробляють *рабдиту* — блискучі палички секрету, що розташовані в епітелії перпендикулярно до його поверхні. Внаслідок подразнення тварини вони викидаються назовні, набрякають у воді й перетворюються на клейку масу. Вважають, що рабдита виконують захисну функцію та використовуються під час нападу на здобич, позбавляючи її можливості рухатися.

У деяких видів у епідермісі є спеціалізовані знаряддя нападу та захисту: гострі довгі голки, отруйні залози, секрет яких у вигляді слизу або голок чи ниток виконує захисну функцію.

Під базальною мембраною містяться три шари гладеньких м'язів (кільцеві, поздовжні та косі, або діагональні). Сукупність цих м'язів разом із епітелієм утворює шкірно-м'язовий мішок. Крім того, у всіх турбеларій є характерні для них спинно-черевні, або дорзовентральні м'язи. Їх пучки прикріплюються до базальної мембрани на спинній та черевній сторонах. Таким чином тварина може сплющувати тіло в дорзо-вентральному напрямку.

Рух турбеларій може здійснюватися двома способами: завдяки биттю війок вони плавають, а за допомогою м'язів — повзають по субстрату та плавають, хвилеподібно вигинаючи тіло або його бічні краї. Крім того, тварина може скорочуватися й витягуватися, повертаючи тіло в різних напрямках, використовуючи при цьому різні шари м'язів шкірно-м'язового мішка. Часто турбеларії опираються на субстрат заднім кінцем і витягують тіло в поздовжньому напрямку, потім закріплюються на субстраті переднім кінцем тіла й скорочуються. Такому руху сприяє скупчення залоз з клейким секретом на передньому та задньому кінцях тіла.

Будова травної системи у представників різних рядів неоднакова (рис. 129). У безкишкових турбеларій травної системи немає. Травлення в них відбувається в паренхімі центральної частини тіла. Під ротовим отвором є скупчення спеціальних клітин — *фагоцитів*, у яких відбувається травлення. У більшості турбеларій є добре розвинена травна система. Починається вона ротовим отвором, що міститься на черевній стороні. Ротовий отвір веде в глотку. Іноді глоток буває дві або більше (див. рис. 129). Вони відкриваються в ентодермальний кишечник різної будови. У найбільших за розміром багатогіллястих турбеларій глотка впадає у так званий шлунок, від якого в усі боки відходять розгалужені канали, сліпо замкнені на кінцях. У тригіллястих турбеларій від глотки відходять

три розгалужені гілки кишечника, одна з яких йде вперед, а дві інші — по боках глотки — назад.

У багатьох турбеларій середня кишка має вигляд мішка, а в найдрібніших прямокишкових — прямої, замкненої на кінці трубки. У турбеларій, як і в інших плоских черв'яків, ступінь розгалуженості кишечника значною мірою залежить від розмірів тіла. Цей зв'язок пояснюється тим, що кишечник із його гілками, крім травлення, виконує

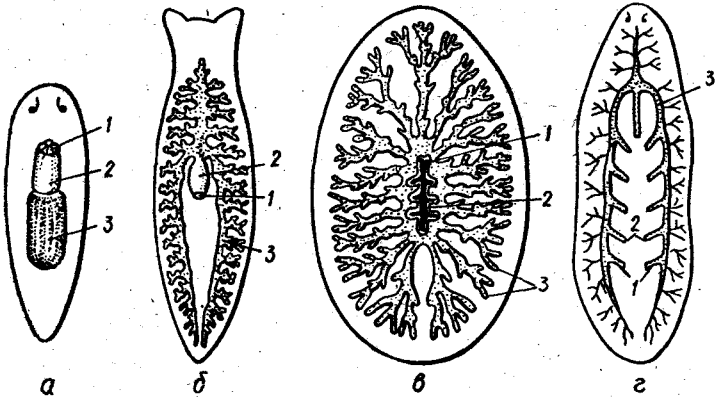


Рис. 129. Будова травної системи різних рядів турбеларій — *Rhabdocoelida* (а); *Tricladida* — *Dendrocoelum lacteum* (б), *Polycladida* (в); *Phagocata gracilis* (з):

1 — ротовий отвір; 2 — глотка; 3 — середня кишка

функцію транспорту поживних речовин у віддалені ділянки тіла. Після надходження їжі у середню кишку паралельно з її позаклітинним травленням починається фагоцитоз часток їжі клітинами кишкового епітелію. Неперетравлені частки їжі виштовхуються в порожнину кишечника, де з'єднуються із залишками позаклітинного травлення й разом з ними викидаються назовні через ротовий отвір. При цьому турбеларія поглинає воду через рот, проганяє її через усі закутки травної системи, а потім швидким скороченням м'язів стінки тіла вимиває залишки їжі назовні.

Серед турбеларій є багато хижаків, причому вони нападають на досить велику здобич — гідр, різних черв'яків, зокрема турбеларій інших видів, личинок комах, рачків. Часто турбеларія не проковтує жертву, а довгою глоткою проникає під покриви жертви. В її тканини виділяється спеціальний секрет глоткових залоз, що їх руйнує, після чого їжа висмоктується. Від жертви залишається тільки порожня оболонка.

Окремі види турбеларій живляться одноклітинними діатомовими водоростями, а в деяких видів у паренхімі є одноклітинні симбіотичні водорості, які синтезують необхідні турбеларіям поживні речовини.

У всіх турбеларій, крім безкишкових, є типова *протонефридіальна видільна система* (рис. 130). Вона складається з розгалужених каналців, що починаються в паренхімі тоненькими сліпо замкненими капілярами всередині

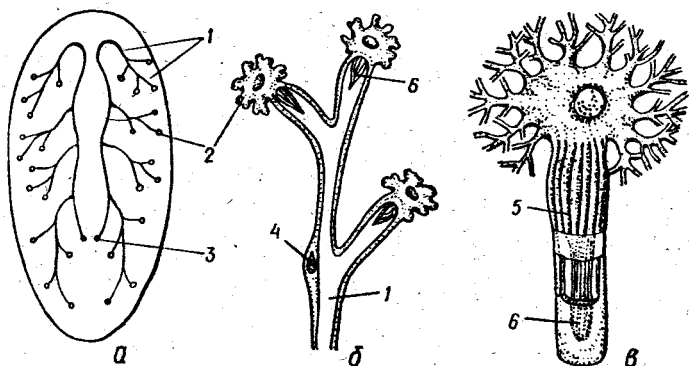


Рис. 130. Протонефридіальна система — схема загальної будови (а), ділянка видільної системи з циртоцитами (б), циртоцит (в):

1 — видільні каналці; 2 — окремі циртоцити; 3 — видільні пори; 4 — ядро епітеліальної клітини; 5 — зона адсорбції (цитоплазматичні тяжі); 6 — миготливе полум'я

особливих зірчастих клітин — *циртоцитів*. У порожнину капіляра вдається пучок війок, які весь час рухаються, ніби полум'я свічки, що коливається вітром, тому такі клітини називаються *миготливими*, а пучок війок всередині них — *миготливим полум'ям*. Капіляри від різних миготливих клітин зливаються в більші каналці, потім — у головні канали (найчастіше їх два), що відкриваються назовні порами.

Електронно-мікроскопічні дослідження свідчать, що найбільш важливим у функціональному відношенні елементом протонефридіальної системи є циртоцит із капіляром. Початкова ділянка стінки капіляра має численні поздовжні щілини, зтягнуті тонкою плівкою. Саме в цій ділянці міжклітинна рідина просочується до каналців. Завдяки биттю війок рідина женеться по каналах до екскреторних пор. Основна функція протонефридіїв — осморегуляція, тобто підтримання необхідної концентрації іонів у міжклітинній рідині — циртоцити виводять зайву воду.

У багатьох турбеларій до цієї функції додається ще видільна. В паренхімі є спеціалізовані клітини — *атроцити*, в яких накопичуються кінцеві продукти обміну. Атроцити з'єднуються з каналами протоцефридіальної системи, через які й виділяються накопичені екскрети і, таким чином, вона функціонує як осморегулююча та як видільна система. Поряд з цим наповнені продуктами обміну атроцити можуть також все життя лишатися в паренхімі або виво-

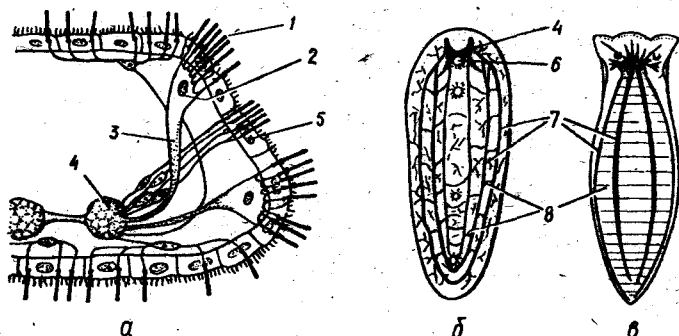


Рис. 131. Будова нервової системи турбеларій — схема поперечного розрізу головного кінця турбеларії (а), ортогон із ендонним мозком *Convoluta* (б), ортогон *Dendrocoelum* (в):

1 — чутливі війки, що зв'язані з нервовими клітинами; 2 — нервові клітини; 3 — відросток нервової клітини; 4 — мозковий ганглії; 5 — війчастий епітелій; 6 — статочист; 7 — поздовжні стовбури; 8 — поперечні нерви

дитися назовні крізь стінку кишечника в його порожнину й через рот — назовні.

Нервова система турбеларій характеризується різноманітністю будови (рис. 131). У безкишкових (ряд *Acoelida*) вона зберігає дифузну будову, але й у них дифузний плексус на передньому кінці зв'язаний із зануреним у паренхіму мозковим ганглієм, що утворився зі скупчення нервових клітин навколо органа рівноваги — статочиста. Такий мозковий ганглії, пов'язаний зі статочистом, називається *ендонним*. У більшості турбеларій спостерігається концентрація нервової системи — нервові клітини збираються переважно в кілька пар поздовжніх стовбурів, з'єднаних численними поперечними перемичками (*комісурами*). Утворюється більш-менш правильна нервова решітка — *ортогон*, пов'язана на передньому кінці з ендонним мозком.

Подальша концентрація нервової системи призводить до того, що кількість поздовжніх і поперечних стовбурів зменшується до трьох-чотирьох пар. Лише в найпримі-

тивніших представників ряду безкишкових і гнатостомулід. нервова система розташована серед клітин епітелію, як і в кишковопорожнинних. У більшості видів вона занурюється під покриви, в товщі епітелію залишаються лише чутливі нервові клітини.

У деяких турбеляцій ендонний мозок не розвивається, замість нього утворюється так званий ортогонний мозок із розширених передніх кінців стовбурів ортогону та потовщеної передньої кільцевої комісури.

Мозковий ганглій турбелярій стає інтегруючим центром нервової системи, який координує роботу всієї нервової

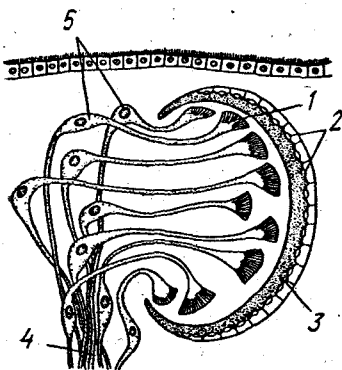


Рис. 132. Схема будови ока турбелярій:

1 — світлочутлива частина рецепторних клітин; 2 — ядра клітин пігментного бокала; 3 — пігментні клітин; 4 — нервові відростки рецепторних клітин, що утворюють зоровий нерв; 5 — ядра рецепторних клітин

системи, обробляє інформацію від рецепторів і здійснює взаємодію між організмом і зовнішнім середовищем.

У турбелярій добре розвинені органи чуття. Механо- та хеморецептори представлені поодинокими або зібраними до купи *сенсилами* — чутливими клітинами, які мають довгі нерухомі війки або джгутики й відростки, що йдуть до мозкового ганглію. Хеморецептори концентруються в аурикулярних органах — ямках на передньому кінці тіла, вистелених миготливим епітелієм і сенсилами (див. рис. 131).

У багатьох турбелярій є зв'язаний із мозком орган рівноваги — *статоцист*, що має вигляд пухирця, всередині якого знаходиться одне або кілька вапнякових тілець — *статолітів*.

Очі турбелярій мають різну будову та розташування. Як правило, в турбелярій є пара очей, що містяться поблизу мозкового ганглію. Однак у деяких великих за розміром триклад і поліклад налічується до кількох сотень очей, розташованих по краях або на спинній стороні тіла. Очі містяться в паренхімі, рідше — в шкірному епітелії. Око найчастіше складається з пігментованого бокала, зверненого увігнутих боком до поверхні тіла (рис. 132). У порожнину бокала входять світлочутливі частини рецепторних клітин, тіла яких лежать перед входом до бокала, а їх

протилежні кінці утворюють довгі відростки, що з'єднуються в пучок (зоровий нерв), який іде до мозку. Отже, світлові промені спочатку проходять через тіла рецепторних клітин і лише потім потрапляють на їх світлочутливі ділянки. Таке око називається *оберненим*, або *інвертованим*.

Гермафродитна статева система турбеларій має різну будову. У багатьох безкишкових є дифузна, розкидана в паренхімі гермафродитна залоза, що формує яйцеклітини та сперматозоїди, в інших є відокремлені яєчники та сім'яники.

У вищих турбеларій жіночі статеві залози диференціюються на *яєчники* та *жовтківники*, що виробляють *жовткові клітини* — відозмінені ооцити, які втратили здатність до запліднення й розвитку, а спеціалізуються на утворенні жовтка. Вони входять до складу складного яйця й призначені для живлення

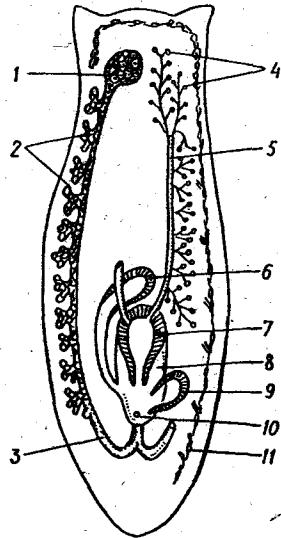


Рис. 133. Схема будови статеві системи турбеларій (Tricladida):

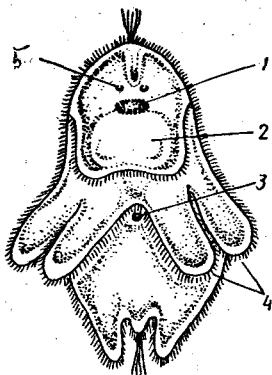
1 — яєчник; 2 — жовтківники; 3 — яйцепровід; 4 — сім'яники; 5 — сім'япровід; 6 — копулятивна сумка; 7 — копулятивний орган; 8 — статевий клоака; 9 — залозистий орган; 10 — статевий отвір; 11 — видільна система

зародка, що розвивається. Від яєчників відходять *яйцепроводи*, в які впадають протоки жовтківників. Яйцепроводи зливаються позаду глотки в одну трубку — *піхву*, з нею часто зв'язана *копулятивна сумка*, в яку під час копуляції надходять сперматозоїди (рис. 133).

Чоловіча статева система теж має складну будову. Вона включає велику кількість *сім'яників*, розсіяних у паренхімі, від яких відходять *сім'явивідні канали*, що з кожного боку тіла впадають у один поздовжній *сім'япровід*. Обидва сім'япроводи ззаду зливаються, утворюючи *сім'явипорскувальний канал* всередині *копулятивного органа*, який відкривається в *статеву клоаку*.

Запліднення турбеларій звичайно перехресне, для них характерний спіральний тип дробіння яйцеклітини.

Розвиток турбеларій прямий або з метаморфозом. У морських полікладід з яйця виходить так звана *мюллерівська личинка*. Вона має мішкоподібне тіло, на середині якого є вісім лопатей, облямованих війками; її кишечник



не розгалужений (рис. 134). Личинка веде планктонний спосіб життя й лише після перетворення опускається на дно.

У переважній більшості війчастих черв'яків спостерігається лише статеве розмноження. Разом із тим багато прісноводних трикладід, ка-

Рис. 134. Мюллерівська личинка:

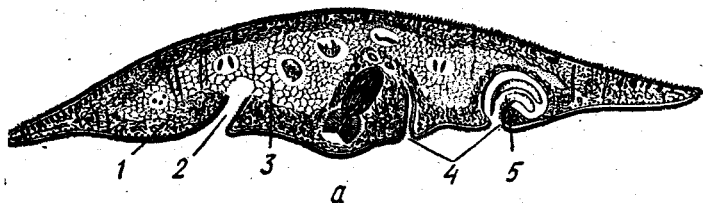
1 — мозковий ганглії; 2 — мішкоподібний кишечник; 3 — рот; 4 — біляротові лопаті; 5 — очі

тенулід, макростомід розмножуються ще й вегетативно, шляхом поперечного поділу.

У класі турбеларій виділяють більше десяти рядів. Розглянемо основні з них.

Ряд Безкишкові турбеларії (Acoelida)

Представники ряду — винятково морські тварини міліметрових розмірів, які звичайно населяють літораль і сублітораль (рис. 135). Вони характеризуються такими риса-



ми: відсутністю кишечника, роль якого виконує травна паренхіма, та протонефридіїв, поверхневим розташуванням нервового плексуса, примітивною будовою статеві системи. Безкишкові турбеларії мають статоцист. Багато видів живиться діатомовими водоростями, інші є хижаками. До хижаків належить широковідомий вид *Convoluta convoluta*, що мешкає у водоростях на північноатлантично-

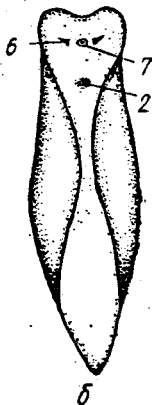


Рис. 135. Ряд Acoelida (*Convoluta convoluta*) — поздовжній розріз (а), загальний вигляд (б):

1 — паренхіма; 2 — рот; 3 — травна паренхіма; 4 — статеві отвори; 5 — чоловічий копулятивний орган; 6 — очі; 7 — статоцист.

му узбережжі Європи. Конволюти живуть великими скупченнями, виділяючи слизові нитки, що утворюють складну мережу. До неї прилипають різні дрібні тварини, які стають жертвами конволют. Для цього та інших видів роду *Convoluta* характерна наявність симбіотичних одноклітинних водоростей, які використовують продукти обміну червів (вуглекислий газ і сполуки азоту), віддаючи їм продукти фотосинтезу — кисень і органічні речовини. Деякі види зовсім не живляться, а все необхідне для життєдіяльності одержують від симбіотичних водоростей. Молоді особини, що позбавлені симбіонтів, заковтують їх як їжу. У інших видів симбіонти проникають із материнського організму в цитоплазму яйця й у такий спосіб передаються потомству.

Ряд Макростоміди (Macrostomida)

Представники ряду поширені в морях та прісних водах. Кишечник у них мішкоподібний, ротовий отвір міститься на передньому кінці тіла, статева система примітивна — немає відокремлених жовтківників (рис. 136).

Видам роду *Microstomum* властиве нестатеве розмноження шляхом поперечного поділу. Так, у прісних водоймах Європи часто трапляються *Microstomum einaeae*, в яких у теплі місяці року в результаті незавершеного поперечного поділу утворюються ланцюжки з 8—16 особин. Восени мікростомуми переходять до статевого розмноження.

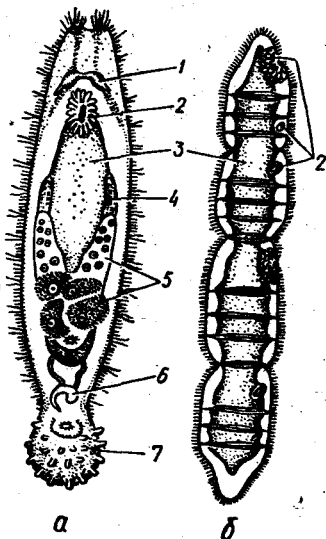


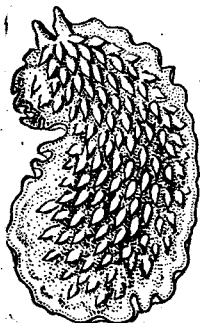
Рис. 136. Ряд Macrostomida — *Macrostomum appendiculatum* (а), *Microstomum einaeae*, ланцюжок з кількох особин (б):

1 — мозок; 2 — глотка; 3 — кишка; 4 — сім'яник; 5 — яєчник; 6 — копулятивний орган; 7 — прикріпна лопать

Ряд Багатогіллястокишкові (Polycladida)

За винятком одного прісноводного виду з острова Борнео всі полікладіди є морськими видами, часто яскраво забарвленими, досить великими за розміром (до кількох сантиметрів).

Вони мають листовидну форму тіла. Деякі полікладіди містять присосок, розташований позаду жіночого статевого отвору. Серед полікладід з черевним присоском дуже цікавим видом є *Thysanozoon brochii* (рис. 137). На спинній стороні цієї турбеларії містяться численні шкірні сосочкоподібні вирости, в них заходять і розгалуження кишечника; на головному кінці тіла є два схожі на вуха вирости. У багатьох видів на передньому кінці тіла міститься пара великих щупалець.



Кишечник тварин сильно розгалужений (див. рис. 129). У будові статевої системи є деякі примітивні риси — статеві залози численні, немає відокремле-

Рис. 137. Ряд Polycladida (*Thysanozoon brochii*)

них жовтівників, а в деяких полікладід — і статевих протоків.

На відміну від інших турбеларій розвиток багатьох полікладід відбувається з метаморфозом.

Ряд Тригіллястокишкові, або планарії (Tricladida)

Трикладіди — це переважно великі за розміром (до 50 см) тварини, що населяють моря, прісні водойми та ґрунт. Їх тіло має листовидну або стрічкоподібну форму, для статевої системи характерна наявність численних сім'яників, двох яєчників і багатьох жовтівників. Збільшення розмірів тіла зумовлює сильний розвиток м'язів, ускладнення мережі протонефридальної системи, збільшення кількості екскреторних пор, а також розгалуження трьох основних гілок травної системи.

Морські трикладіди трапляються переважно на літоралі (узбережній зоні морського дна, що звільняється від води під час відпливу) на кам'янистому ґрунті. Найбільш поширений вид — *Bdellouga candida*. Відомі також паразитичні форми, що живуть у зябрових сумках крабів.

Більше поширені прісноводні трикладіди, що вивчені значно краще за інших турбеларій. У різних водоймах Європи можна легко знайти молочно-білу планарію (*Dendrocoelum lacteum*) та чорну багатоочку — *Polycelis nigra* (рис. 138).

Планарії живляться малощетинковими червами, дрібними молюсками та членистоногими. Розшукувати здобич їм допомагають хеморецептори, зокрема *аурикулярні* органи. У планарій виникають прості умовні рефлекси.

Поряд зі статевим розмноженням у прісноводних трикладід, особливо у мешканців водойм із сильною течією,

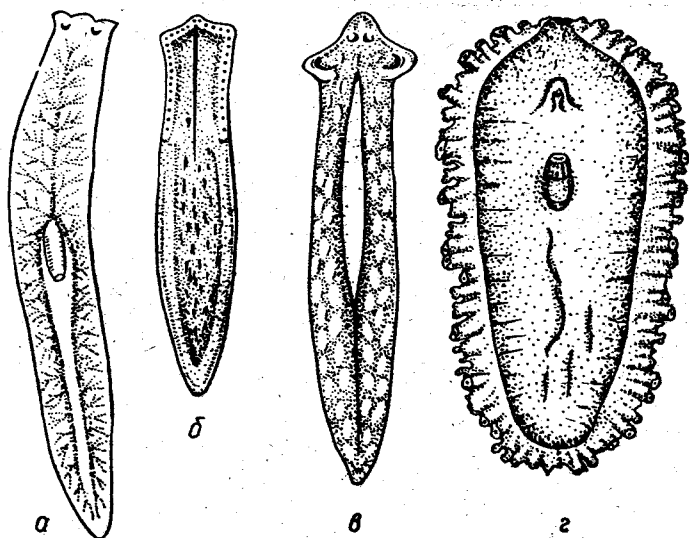


Рис. 138. Ряд Tricladida:

a — *Dendrocoelum lacteum*; *б* — *Polycelis nigra*; *в* — *Dugesia tigrina*; *г* — *Bakkaloplana* sp.

відоме нестатеве розмноження шляхом поперечного поділу, що пов'язано з високою здатністю до регенерації. Так, нова особина *Dugesia tigrina* формується з 1/300 частини об'єму материнського тіла. Планарії можуть довго голодувати, в лабораторних умовах *D. tigrina* не живилися протягом року, внаслідок чого їх об'єм зменшувався в 300 разів, будова спрощувалася й частина органів дегенерувала. Після живлення в таких особин поновлювалися всі органи й вони знову починали розмножуватися.

Ендемічна група (понад 30 видів) трикладід мешкає лише в озері Байкал і має унікальні особливості будови. Для них характерні яскраве забарвлення, незвичайне для прісноводних видів, наявність органів прикріплення — присмоктувальних ямок і присосків, які допомагають тваринам прикріплюватися до субстрату, велика кількість очей, що досягає декількох десятків, особлива будова статевої сис-

теми. Саме серед них трапляються справжні гіганти, один із них — сорокасантиметрова *Baikaloplana valida* має декілька сотень присосків, що облямовують усе її тіло (див. рис. 138).

Крім морських і прісноводних трикладід, відома велика група наземних, що поширені переважно у вологих тропічних і субтропічних лісах.

Ряд Прямокишкові (*Rhabdocoelida*)

Більшість видів ряду — мешканці морів, серед яких вони становлять значну частину всіх турбеларій. У прісних водах кількість видів прямокишкових турбеларій незначна, проте окремі види утворюють великі скупчення. Рабдоцеліди мають невеликі розміри (найчастіше 2—5 мм).

Тіло тварин сплюснене, майже циліндричне, або веретеноподібне, глотка масивна, кишечник нерозгалужений. Над

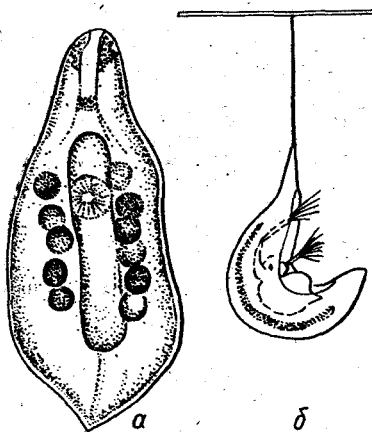


Рис. 139. Ряд *Rhabdocoelida* (*Mesostoma ehrenbergi*):

a — загальний вигляд, *б* — черв, що прикріпився до поверхневої плівки води і ввіймав плавктонного рачка

глоткою міститься мозковий ганглій, від якого відгалужуються одна-три пари нервових стовбурів. Гонادی масивні, як правило, представлені парою сім'яників і яєчників, є пара жовтіників.

Цікавий вид *Mesostoma ehrenbergi*. Це прозорі особини (до 10 мм довжиною), що живуть на водних рослинах, але можуть плавати, а також прикріплюватися на тонкій нитці слизу до поверхні води (рис. 139). Розмножуючись, як і всі прямокишкові, лише статевим шляхом, мезостоми відкладають яйця двох типів — літні та зимові. Зимові яйця

мають товстішу оболонку, ніж літні, та великий запас жовтка. Розвиток зародків у них відбувається лише після періоду спокою, тому молоді особини виходять із яєць лише навесні. Це покоління мезостом відкладає літні яйця, розвиток яких починається одразу ж. Має місце також яйцеживородіння, коли черви виходять із яйця ще в піхві материнського організму. Вони швидко ростуть і в кінці життя в них формуються зимові яйця.

Ряд Удонеліди (Udonellida)

Представники ряду — дрібні морські паразитичні турбеларії, що за будовою близькі до прямокишкових. До ряду належить лише один рід *Udonella*. Це видовжені черви з великим присоском на задньому кінці тіла, на поверхні якого відкриваються протоки клейких залоз (рис. 140). Удонеліди трапляються на багатьох морських рибах і живляться слизом, що вкриває шкіру риб. Проте живуть удонеліди лише на рибах, заражених паразитичними веслоногими рачками,

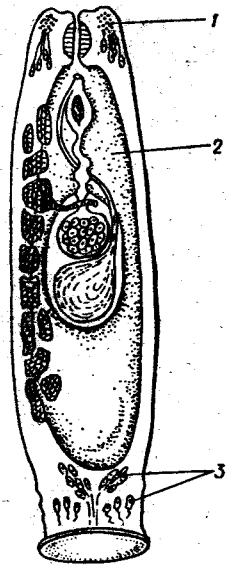


Рис. 140. Ряд *Udonellida* (*Udonella caligorum*):
1 — залозисті прикріпні подушечки; 2 — кишка; 3 — залозисті клітини; 4 — присосок

до їх панцира черви прикріплюють свої яйця. Паразитичні рачки іноді тимчасово залишають рибу, завдяки чому удонеліди уражають нових хазяїв.

КЛАС КСЕНОТУРБЕЛІДИ (XENOTURBELLIDA)

Цей клас виділено лише для одного виду — *Xenoturbella bocki*, що був знайдений у морі на глибині 40—100 м на замуленому ґрунті (рис. 141). Розміри ксенотурбелій становлять 2—3 см. Від турбеларій цей вид відрізняється відсутністю видільної системи та мозкового ганглію. Його

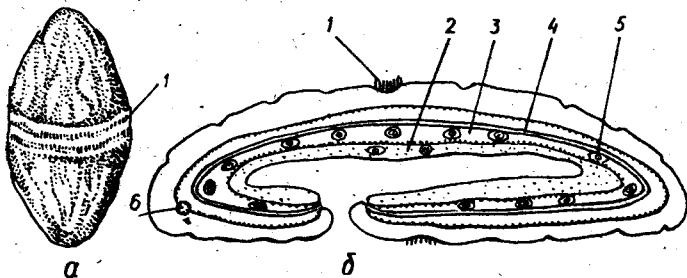


Рис. 141. Клас *Xenoturbellida* (*Xenoturbella bocki*) — загальний вигляд (а), поздовжній розріз (б):

1 — кільцева війчаста борозенка; 2 — кишковий епітелій; 3 — паренхіма; 4 — шкірно-м'язовий мішок; 5 — яйця; 6 — стагоцист

нервова система має плексусну будову й залягає в базальній частині покривного епітелію. По боках тіла, в його передній частині є пара миготливих борозенок, крім того, позаду рота міститься ще й кільцева миготлива борозенка. Вони, ймовірно, виконують функцію чуття. Розвиток ксенотурбелід не вивчений.

КЛАС ГНАТОСТОМУЛІДИ (GNATHOSTOMULIDA)

Відомо понад 80 видів, які належать до гнатостомулід. Це морські, дуже поширені тварини, що мають дрібні розміри (0,3—0,5 мм). Тіло їх видовжене, здебільшого головна та хвостова частини відокремлені одна від одної

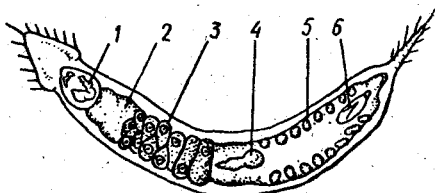


Рис. 142. Клас Gnathostomulida (Gnathostomula paradoxica):

1 — глотка з кутикулярними щелепами; 2 — кишка; 3 — ячечки; 4 — сім'яна сумка; 5 — сім'яники; 6 — копулятивний орган

(рис. 142). Покривний епітелій — джгутиковий, кожна клітина несе один джгутик.

Ротовий отвір розташований поблизу переднього кінця тіла. Глотка має пару твердих кутикулярних щелеп (звідси й назва класу). Перед глоткою є склеротизована пластинка, за допомогою якої ці тварини зішкрябують із поверхні різних субстратів їжу — одноклітинні синьо-зелені водорості, шматочки гіфів грибів, бактерії. Глотка переходить у сліпозамкнену мішкоподібну середню кишку.

Видільна система має вигляд примітивних протонефридів, що розташовані двома рядами по боках тіла. Кожний із них складається з одноджгутикового циртоцита та ще однієї клітини, яка утворює протонефридіальний канал.

Нервова система складається з мозкового ганглію та поздовжніх тяжів. Органи чуття представлені переважно одноджгутиковими сенсилами.

Статева система у цих тварин примітивна, сім'япроводів і жіночих видвідних проток немає. Копулятивний орган у різних видів розвинений неоднаково.

Статева система у цих тварин примітивна, сім'япроводів і жіночих видвідних проток немає. Копулятивний орган у різних видів розвинений неоднаково.

КЛАС ТРЕМАТОДИ, АБО ДИГЕНЕТИЧНІ ПРИСИСНІ (TREMATODA, АБО DIGenea)

Усі трематоди — ендопаразити. Дорослі особини (марити) трапляються переважно в різних відділах травного тракту хребетних, а також у легенях, нирках, порожнині

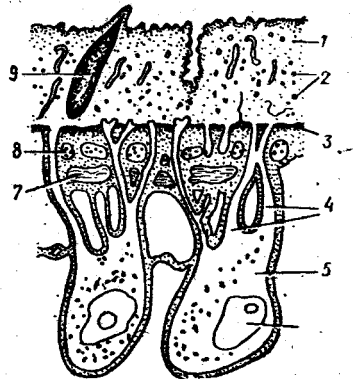
тіла, кровоносній системі хребетних тварин. Серед них є багато збудників тяжких хвороб людини та сільськогосподарських тварин. Розміри трематод коливаються від 0,3—0,4 мм до 3—7,6 см. Відомо понад 4 тис. видів, в Україні зареєстровано близько 600 видів.

Форма тіла тварин найчастіше листоподібна. У дорослих черв'їв, що називаються *маритами*, є, як правило, два добре розвинені *присоски*. Один із них (*ротовий*) розташований на передньому кінці тіла й у центрі містить ротовий отвір, другий (*черевний*) функціонує лише як орган прикріплення. Звичайно він розташований в центрі тіла, проте у деяких видів він зміщений ближче до переднього або заднього кінця. Ступінь розвитку присосків залежить від місця локалізації паразита.

У трематод, які паразитують у кишковому тракті, присоски міцні, а у тих, що мешкають у порожнині тіла або кров'яному руслі — недорозвинені чи їх зовсім немає.

Рис. 143. Схема будови покривів трематод (за даними електронної мікроскопії):

1 — зовнішня без'ядерна цитоплазматична пластинка; 2 — мітохондрії; 3 — базальна мембрана; 4 — цитоплазматичні тяжі, що з'єднують зовнішню і занурену частини епітелію; 5 — занурені ділянки цитоплазми з ядрами (6); 7 — кільцеві м'язи; 8 — поздовжні м'язи; 9 — кутікулярний шпик



Покрив трематод, як і всіх інших паразитичних черв'їв, на відміну від вільноживучих турбеларій, позбавлений війок і є *тегументом*, побудованим за типом *зануреного епітелію* (рис. 143). Зовнішні частини епітеліальних клітин зливаються своїми бічними поверхнями й утворюється синцитій, тобто *цитоплазматична пластинка* без клітинних перегородок. Від неї відходять цитоплазматичні відростки з ядрами, які досягають паренхіми. Цитоплазматична пластинка підстелена базальною мембраною, яка переривається в місцях відгалуження цитоплазматичних відростків. Під мембраною залягають кільцевий та поздовжній шари м'язів.

Травна система трематод, як правило, добре розвинена й подібна до травної системи турбеларій, проте в деяких дрібних форм спостерігається її рудиментація. Травна система починається ротовим отвором, що веде в мускулясту глотку, яка переходить у стравохід. Стравохід продовжується у дві сліпо замкнені гілки середньої кишки.

У великих за розміром трематод, наприклад *Fasciola hepatica*, гілки середньої кишки розгалужені, що пов'язано з їх транспортною функцією, всі відгалуження закінчуються сліпо (рис. 144).

Видільна система тварин належить до протонефридального типу, головні збираючі канали впадають у сечовий

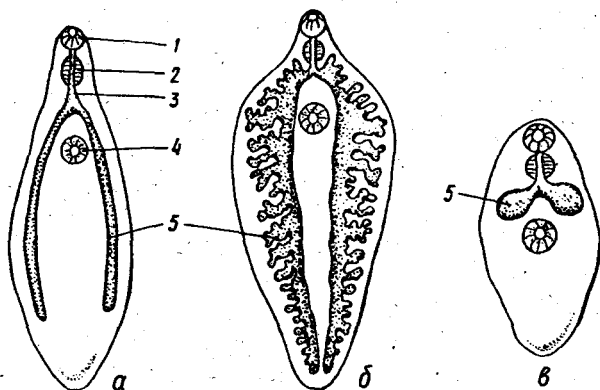


Рис. 144. Травна система трематод — *Opisthorchis* (а), *Fasciola* (б), *Gymnophthalmus* (в):

1 — ротовий отвір; 2 — глотка; 3 — стравохід; 4 — черевний присосок; 5 — середня кишка

міхур, що відкривається в зовнішнє середовище екскреторною порою.

Нервова система трематод — типовий *ортогон*. Вона складається з *ортогонного мозку*, від якого вперед відходять нервові стовбури, що іннервують ротовий присосок і, розгалужуючись, заходять у зовнішній цитоплазматичний шар тегументу переднього кінця тіла. Назад від мозку напрямлені два вентральні (найтовщі) стовбури, два дорзальні та два латеральні. Всі поздовжні стовбури з'єднані між собою поперечними комісурами, що мають вигляд кілець або напівкілець. Більшість їх розташована в передній частині тіла. Органи чуття в дорослих форм розвинені слабо, що пов'язано з паразитичним способом життя.

Статеві системи марити гермафродитні. Виняток становлять роздільностатеві кров'яні сисуні родини *Schistosomatidae*.

Чоловіча статеві система представлена двома, рідше кількома сім'яниками різної форми — від округлих до деревовидно розгалужених. Від сім'яників ідуть сім'япроводи, що зливаються в спільний канал, який починається потовщенням — *сім'яним міхурцем*. Цей міхурець переходить

у сім'явипорскувальний канал, що пронизує копулятивний орган. Він відкривається в статеву клоаку й може випинатися назовні (рис. 145).

Жіноча статева система складається з одного яєчника різної форми. Короткий яйцепровід веде до невеликого мішковидного утвору — *оотипу*. В нього впадають протока *сім'яприймача*, численні одноклітинні залози, що утворюють *тільце Меліса*, та канал резервуара, в якому накопичується продукція пари жовтівників. Від оотипу відходить *лаурерів канал*, що відкривається на спині, та *матка* у вигляді звивистої довгої трубки, яка виходить у статеву клоаку. Під час копуляції копулятивний орган однієї особи вводиться в матку іншої, по ній сперматозоїди через оотип потрапляють до сім'яприймача, де збері-

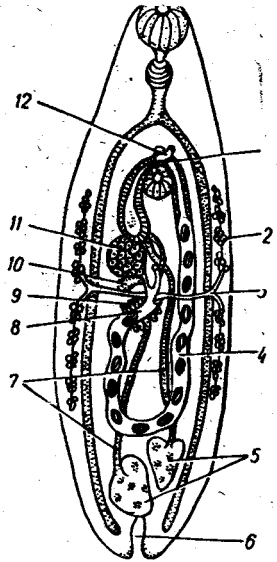


Рис. 145. Схема будови статевої системи марити трематод:

1 — статеву клоаку; 2 — жовтівники; 3 — жовтівникові протоки; 4 — матка; 5 — сім'яники; 6 — гечовий міхур; 7 — сім'япроводи; 8 — оотип; 9 — тільце Меліса; 10 — сім'яприймач; 11 — яєчник; 12 — копулятивний орган

гаються протягом усього життя. Власне яйцеклітини запліднюються в оотипі, куди вони одна за одною надходять із яєчника; сюди ж потрапляють із сім'яприймача невеличкими порціями сперматозоїди, а також жовточні клітини. Запліднена яйцеклітина оточується жовточними клітинами та вкривається міцною оболонкою, яка утворюється з секрета тільця Меліса та жовтівників; сформовані яйця виходять у матку та просуваються по ній до вивідного отвору, поступово дозріваючи. Невикористані на запліднення сперматозоїди та надлишки жовточних клітин виводяться через лаурерів канал назовні. Трематоди дуже плодючі, в середньому кожні 20—30 с продукується нове яйце.

Усі трематоди мають дуже складний життєвий цикл, що супроводжується чергуванням поколінь, паразитичних і вільноживучих фаз розвитку та зміною хазяїв (рис. 146).

Як уже згадувалося, марити паразитують у внутрішніх органах хребетних тварин. Яйця, що їх продукують паразити, в типовому випадку мають потрапити у воду, де з

них виходять рухливі личинки — мірацидії (рис. 147). Тіло мірацидія, як правило, вкрите великими плескатими війчастими клітинами (*епітеліальними пластинками*), в цитоплазмі яких є великі запаси глікогену, що служить енергетичним матеріалом, необхідним для роботи війок. Під епітеліальними пластинками містяться *гіподерма*, шари кіль-

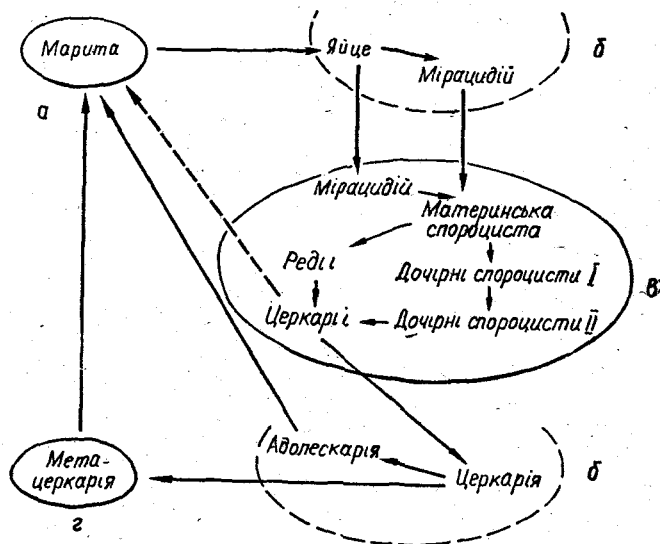


Рис. 146. Узгальнена схема життєвого циклу трематод — паразит у остаточному хазяїні (а), у зовнішньому середовищі (б), у першому проміжному хазяїні (в), у другому проміжному хазяїні (г)

цевих і поздовжніх м'язів. Травної системи у мірацидіїв немає, вони не живляться, існують за рахунок запасів поживних речовин. Видільна система представлена двома протонефридіями з двома—чотирма циртоцитами, що відкриваються самостійними порами. Мірацидії мають мозковий ганглій, який іннервує добре розвинені органи чуття — є пара інвертованих очей та сенсили, очевидно, різного призначення (хеморецептори, тактильні тощо).

На передньому кінці тіла міститься хоботок, що відіграє важливу роль у процесі проникнення мірацидія в тіло *першого проміжного хазяїна*, яким для трематод є моллюск певного виду, переважно з класу Черевонігих. На верхівці хоботка відкриваються протоки *апикальної залози*, секрет якої руйнує покриви моллюска, що забезпечує проникнення мірацидія. Апикальну залозу називають *органом проникнення*. У задній частині тіла мірацидія містяться зародко-

ві клітини. Протягом короткого часу мірацидії мають знайти першого проміжного хазяїна і проникнути в нього. У цей період велику роль відіграють таксиси, що полегшують їх зустріч. Так, для мірацидіїв багатьох видів характерні негативний геотаксис і позитивний фототаксис. Їх

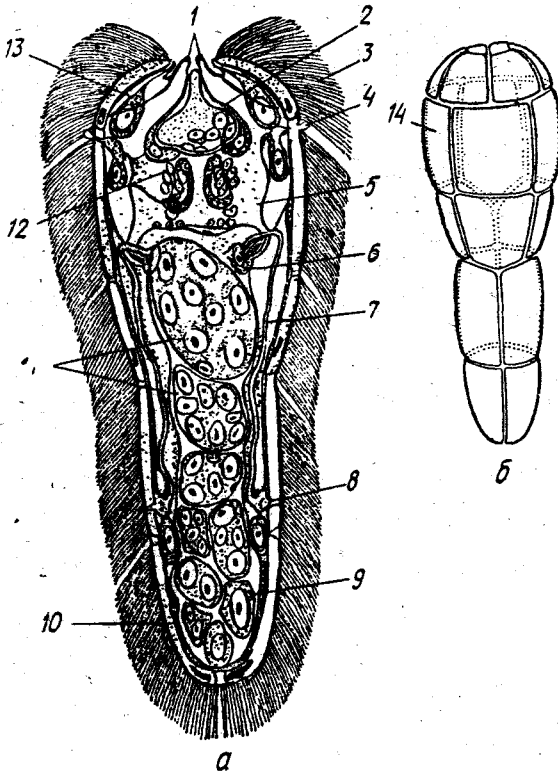


Рис. 147. Будова мірацидія — мірацидій *Fasciola hepatica* (а), схема розміщення епітеліальних пластинок (б):

1 — втягнутий хоботок; 2 — апікальна залоза; 3 — війки; 4 — сенсиль; 5 — мозковий ганглії; 6 — цитотит; 7 — канал протонефрідія; 8 — сечовий міхурець; 9 — генеративні (зародкові) клітини; 10 — м'язовий шар; 11 — зародки, що розвиваються; 12 — пігментне око; 13 — залозиста клітина; 14 — епітеліальні пластинки

поєднання приводить до того, що мірацидії збираються біля поверхні води, куди регулярно піднімаються для дихання легеневі молюски — проміжні хазяї цих трематод. Важливу роль відіграють реакції личинок на хімічні подразнення. У багатьох видів трематод (*Opisthorchis felinus*, *Dicrocoelium dendriticum*) мірацидії не виходять із яїця у зовнішнє середовище, й зараження молюсків від-

бувається під час поїдання ними яєць, що містять цілком сформовані личинки.

Після проникнення в тіло моллюска мірацидій перетворюється на статевозрілу *материнську спороцисту*, яка має значно простішу будову, ніж мірацидій. У неї зникають очі, хоботок, апікальна залоза тощо. Личинка втрачає епі-

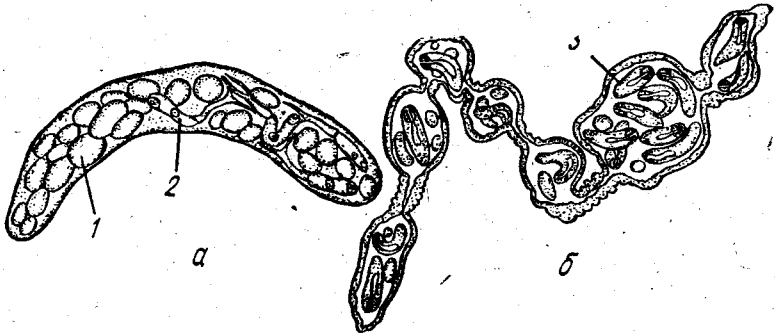


Рис. 148. Мішкоподібна (а) та нитчаста (б) спороцисти:
1 — зародкові кулі; 2 — церкарії; 3 — редії

телиальні пластинки, й гіподерма, що знаходиться під ними, стає тегументом спороцисти, тобто має місце регресивний метаморфоз. Тіло в спороцисти мішкоподібне, округле або видовжене, червоподібне. У деяких видів трематод спороцисти розгалужені (рис. 148). Спороциста не має кишкового тракту і живиться всією поверхнею тіла. Нервова система та органи чуття в неї майже не розвинені.

Материнська спороциста розмножується партеногенетично. Партеногенетичні яйця, якими заповнене тіло спороцисти, без запліднення починають дробитися, утворюючи ембріони, так звані *зародкові кулі*, з яких формується друге партеногенетичне покоління трематод, представлене двома різними формами — *редіями* або *дочірніми спороцистами*. Типові редії мають витягнуте циліндричне тіло з парою локомоторних виростів, що розташовані в задній третині тіла. У редій добре розвинений шкірно-м'язовий мішок, є травна система, що починається ротовим отвором, який веде в глотку і далі в довгий мішкоподібний кишечник. Протонефридії в них парні, кожен із них має власну екскреторну пору; нервова система типу ортогону, але органи чуття розвинені погано (рис. 149).

Дочірні спороцисти, на думку вчених, — це неотенічні редії, тобто редії, що починають розмножуватися на ранніх етапах розвитку організму. Дочірні спороцисти мають

мішкоподібну, червоподібну або округлу форми, травної системи в них немає. На відміну від материнської спороцисти дочірня має, як і редії, «пологову» пору, через яку виходить наступне покоління трематод — церкарії.

Вихід редій і дочірніх спороцист, які досить рухливі в молодому віці, з материнської спороцисти відбувається у

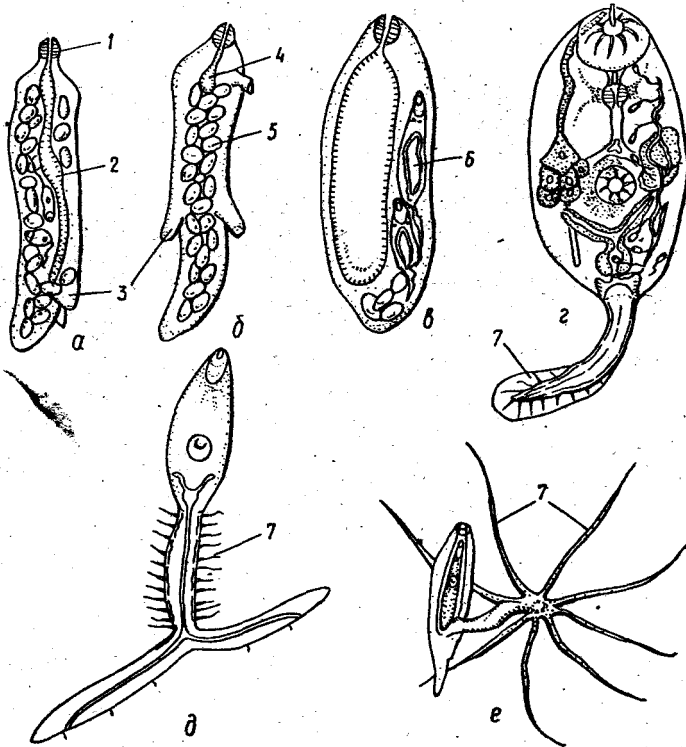


Рис. 149. Будова редій та церкарій — типові редії (а, б), мішкоподібна редія (с), церкарії (д—е):

1 — глотка; 2 — кишечник; 3 — локомоторні вирости; 4 — рудиментарний кишечник; 5 — зародки церкарій; 6 — сформовані церкарії; 7 — хвостовий придаток

разі їх одночасного дозрівання через розрив її стінок або в процесі поступового формування особин через невеликі розриви стінок, які швидко затягуються й спороциста продовжує жити та розмножуватися.

Редії та дочірні спороцисти локалізуються в порожнині тіла молюска, прикріплюються до поверхні його кишечника та інших внутрішніх органів, але найчастіше вони па-

разитують у печінці. Редії активно живляться тканинами печінки й, крім того, можуть поглинати поживні речовини всією поверхнею тіла. Спороцисти харчуються лише через покриви. Тегумент спороцисти вкритий численними мікроросинками, спеціальні залозисті клітини секретують всі необхідні травні ферменти, які перетравлюють ділянки тканини, що щільно прилягають до стінки спороцисти, тобто має місце пристінкове травлення з тією різницею, що відбувається воно не в організмі, а поза ним.

Розмноження редій та дочірніх спороцист відбувається партеногенетично з зародкових клітин, які, як і в материнській спороцисти, розвиваються в порожнині їх тіла. Із зародкових клітин можуть формуватися дочірні редії та спороцисти або одразу *церкарій*. Продуктивність редій не дуже велика (дві-три дочірні редії або шість—десять сформованих церкарій), а нащадків спороцисти налічується сотні тисяч. Це зумовлено *поліембріонією*, тобто розвитком із однієї яйцеклітини кількох, а іноді й багатьох зародків.

Повністю сформовані церкарії за своєю будовою близькі до марит, від яких відрізняються меншими розмірами та наявністю мускулястого хвоста різної будови (див. рис. 149). У них є присоски, майже сформована травна система (яка, проте, не функціонує), протонефридіальна видільна система та добре розвинена нервова система. Органи чуття представлені численними сенсилами, що сприймають хімічні та механічні подразнення. Церкарії мають різноманітні залози, ступінь розвитку яких залежить від їх біології. Так, у личинок, що інцистуються у зовнішньому середовищі, найбільше розвинені *цистогенні залози*, їх секрет витрачається на побудову товстої оболонки цисти. У церкарій, що паразитують далі в *другому проміжному хазяїні*, ці залози розвинені гірше. Дуже розвинений комплекс залоз *проникнення*, секрет яких допомагає проникнути через покриви хазяїна. Є ще *слизові залози*, їх секрет вкриває тіло церкарії чохлаком, захищаючи від дії ферментів молюска, коли церкарія мігрує в його тілі.

Церкарії деяких видів не потребують другого проміжного хазяїна. Одні з них осідають на певний субстрат і там інцистуються, перетворюючись на *адолескарію*. Вона вкрита товстою оболонкою з двох-чотирьох шарів, під її захистом майже нерухома адолескарія дуже повільно втрачає запаси глікогену й тому зберігає життєздатність протягом тривалого часу (але не росте й не розвивається), поки її не з'їсть остаточний хазяїн. Інші церкарії активно проникають у тіло остаточного хазяїна.

У багатьох видів подальший розвиток відбувається в *другому проміжному хазяїні* (риби, личинки водних комах, інші молюски, ракоподібні тощо). Церкарії протягом 24—48 год (час, за який витрачається глікоген, що запасується в тілі личинки, зокрема в хвостовому придатку) мають зустрітися з другим проміжним хазяїном. Як і у мірацидів, у церкарій є ряд адаптацій (гео-, фото- та хемотаксис), що полегшують пошук хазяїна та проникнення в нього.

Проникнення через покриви нового хазяїна, у різних видів відбувається по-різному. В одних церкарій, наприклад, є сильний кутикулярний стилет, яким покриви розрізаються, у інших — короткий міцний хоботок із гачками, якими травмуються покриви, а в ранки вводиться секрет залози проникнення. Місце проникнення визначається за допомогою сенсил, що сконцентровані на передньому кінці тіла церкарії. Проникаючи в тіло хазяїна, церкарії відкидають хвіст. У другому проміжному хазяїні вони локалізуються в м'язах або внутрішніх органах, де церкарії інцистуються, перетворюючись на *метацеркарій*. Поряд з активним існує також пасивне проникнення церкарій у другого проміжного хазяїна. Так, личинки деяких трематод заковтуються рибою або засмоктуються разом із водою та інцистуються на стінках ротової порожнини. Є види, церкарії яких осідають на поверхні тіла равликів, а потім заповзають у легенеvu порожнину, де й інцистуються. Цисти мають тонку захисну стінку, через яку можуть проникати поживні речовини. Личинка (метацеркарія), що міститься в цисті, росте, розвивається, проте метацеркарія (як і адолескарія) перетворюється на мариту лише в організмі остаточного хазяїна.

Таким чином, у життєвому циклі трематод чергуються одне гермафродитне (марита) та кілька партеногенетичних поколінь (спороцисти, редії). Такий цикл називається *гетерогонією*. Доросла особина гермафродитного покоління — марита, партеногенетичних — спороциста, редія. Мірацидів — це личинка спороцисти, а церкарія, метацеркарія, адолескарія — личинки марити.

Як уже згадувалося, серед трематод є велика кількість видів, що викликають небезпечні захворювання (*трематодози*) людини, домашніх і промислових тварин. Патогенний вплив трематод на організм хазяїна має різний характер. Паразити порушують цілісність тканин, викликають закупорку проток різних органів, негативно впливають на хазяїна через виділення токсичних продуктів обміну речовин тощо. У разі інтенсивних інвазій (уражень) спостерігається виснаження організму хазяїна. Трематоди

можуть спричинювати розвиток різних новоутворень, зокрема й злоякісних.

Система класу Трематода нині розробляється. Вчені виділяють у класі від чотирьох до десяти рядів. Розглянемо життєві цикли найвідоміших збудників трематодозів.

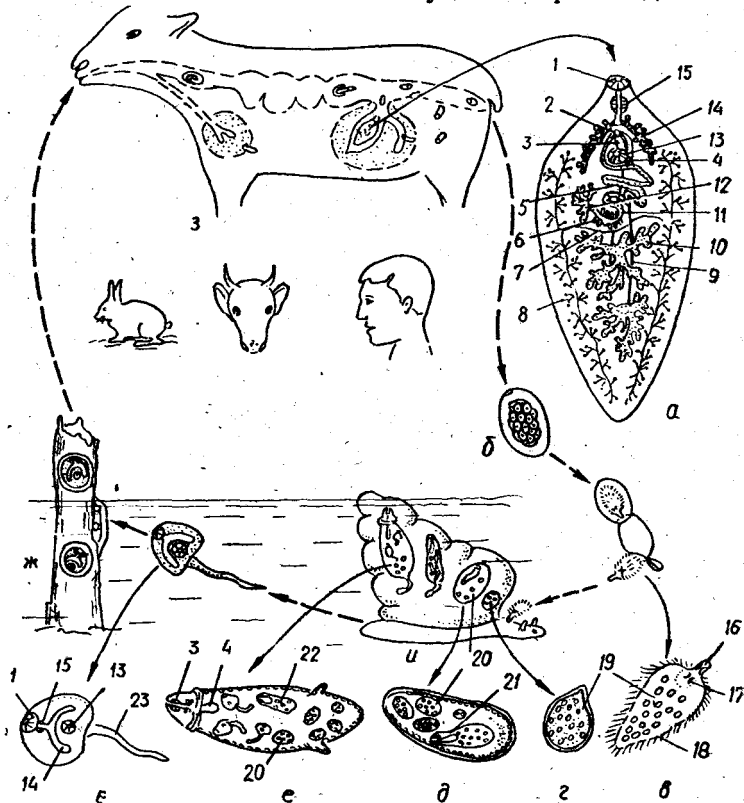


Рис. 150. Життєвий цикл *Fasciola hepatica* — марита (а), запліднене яйце (б), мірацидій (в); молода материнська спороциста (г), зріла спороциста (д), редія (е), церкарія на траві (ж), основні хазяї (з), проміжний хазяїн молюск *Limnea truncatura* (и):

1 — ротовий присосок; 2 — статеві клоака; 3 — копулятивний орган; 4 — сім'я-випорскувальний канал; 5 — матка; 6 — тільце Меліса; 7 — жовтківникові протоки; 8 — жовтвіник; 9 — сім'япровід; 10 — сім'яник; 11 — яйцепровід; 12 — яєчник; 13 — черевний присосок; 14 — кишечник; 15 — глотка; 16 — залоза проникнення; 17 — вічко; 18 — війки; 19 — зародкові клітини; 20 — зародкові кулі; 21 — материнська редія; 22 — дочірня редія; 23 — хвіст

Печінковий сисун (*Fasciola hepatica*) — досить великий (2,6—3 см завдовжки) листоподібний паразит, що живе в жовчних протоках печінки овець, великої рогатої худоби, рідше інших тварин і людини. Ротовий та черевний присос-

ки зближені, двогіллястий кишечник сильно розгалужений, як і статеві залози (рис. 150).

Марити *F. hepatica* дуже плодючі, протягом тижня одна особина продукує близько мільйона яєць, що виводяться через жовчні протоки та кишечник назовні. Розвиток яєць та вихід мірацидів відбувається тільки у воді. Перший проміжний хазяїн — малий ставковик *Limnea truncatula*. Після проникнення в тіло молюска мірацидій перетворюється на материнську спороцисту, яка утворює нове покоління — редії, що розривають материнську спороцисту, виходять у порожнину тіла молюска й потрапляють до травної залози. Тут народжується кілька поколінь редій, а потім церкарії, які виходять у воду, недовго плавають, потім прикріплюються за допомогою присосок до водних рослин або до поверхневої плівки води, відкидають хвіст й інцистуються, перетворюючись на адолескарій. Інцистувана адолескарія витримує висихання й зберігає життєздатність навіть у сухому сні. Отже, людина може заразитися, п'ючи воду із стоячих водойм, а тварини — ще й поїдаючи рослини на заболочених пасовищах або сіно.

Фасциоліоз — це поширена на земній кулі хвороба, проте у людей вона трапляється досить рідко.

Котячий сисун *Opisthorchis felineus* є збудником дуже небезпечної хвороби — *опісторхозу* (рис. 151). Паразит локалізується в жовчних протоках печінки, жовчному міхурі, іноді в протоках підшлункової залози людини та дуже широкого кола ссавців. Перший проміжний хазяїн — прісноводний молюск *Bithynia leachi*, другий — різні види коропових риб. Церкарії проникають під покриви риб та інцистуються в їх м'язах, перетворюючись на метацеркарії. Зараження відбувається внаслідок поїдання риби, яка недостатньо просолена, проварена чи просмажена. Проте найчастіше опісторхоз трапляється в районах, де використовують в їжу заморожену рибу, так звану струганину. Інтенсивність інвазії буває надзвичайно високою. Під час розтину людини, що загинула від опісторхозу, в її печінці було виявлено 25 320 трематод. Опісторхоз є поширеною хворобою, зокрема в Україні.

Ланцетоподібний сисун *Dicrocoelium dentriticum* є збудником *дикроцеліозу*. Він паразитує в жовчних протоках печінки овець, великої рогатої худоби, зрідка людини та багатьох диких тварин (рис. 152). Розвиток цього сисуна не пов'язаний з водним середовищем. Яйця дикроцелія з мірацидіями потрапляють разом із екскрементами тварин на ґрунт. Вони вкриті дуже товстими оболонками, тому не висихають навіть протягом кількох місяців. Першим проміж-

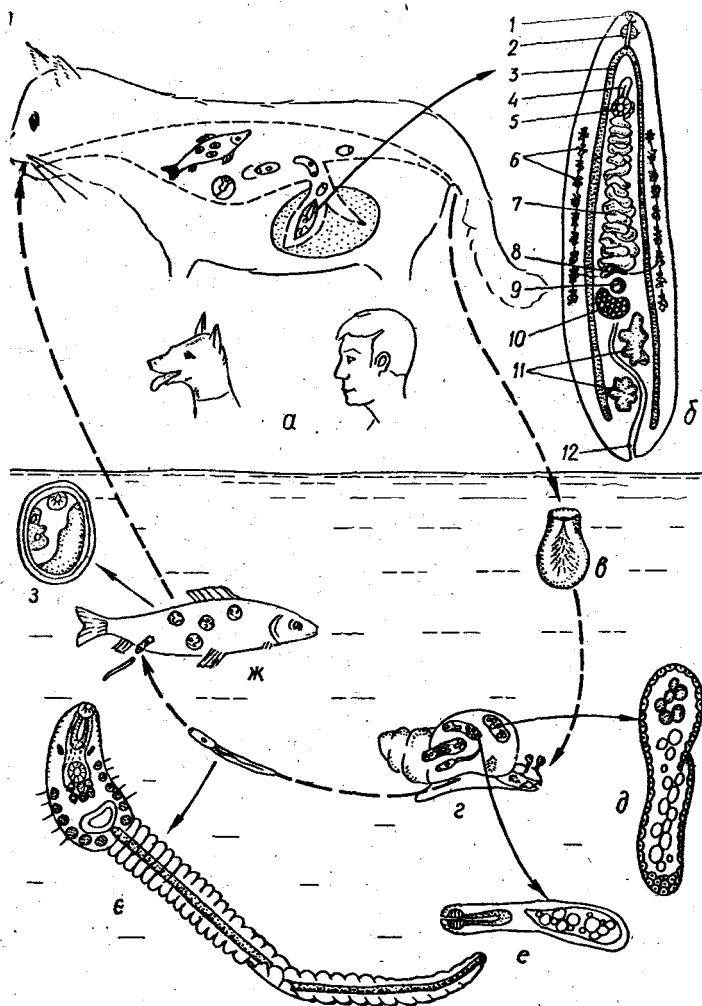


Рис. 151. Життєвий цикл *Opisthorchis felineus* — основні хазяї (а), мари́та (б), яйце з мірацидієм (в), перший проміжний хазяїн молюск *Bithynia leachi* (з), спороциста (д), редія (е), церкарія (є), другий проміжний хазяїн (ж), метацеркарія (з):

1 — ротовий присосок; 2 — глотка; 3 — кишечник; 4 — копулятивний орган; 5 — черевний присосок; 6 — жовтіяники; 7 — матка; 8 — жовтіяникові протоки; 9 — сім'яприймач; 10 — яєчник; 11 — сім'яники; 12 — екскреторний міхур

ним хазяїном паразита є наземні молюски (*Helicella*, *Zeb-riпа* та ін.), які поїдають його яйця. У кишечнику молюска з яйця виходить мірацидій. Він проникає в печінку, де перетворюється на материнську спороцисту, всередині якої

розвиваються дочірні спороцисти, а з них одразу виникають церкарії (стадія редії не утворюється). Церкарії входять у легеневу порожнину молюска, там вони вкриваються слизом, склеюються разом і виводяться через ди-

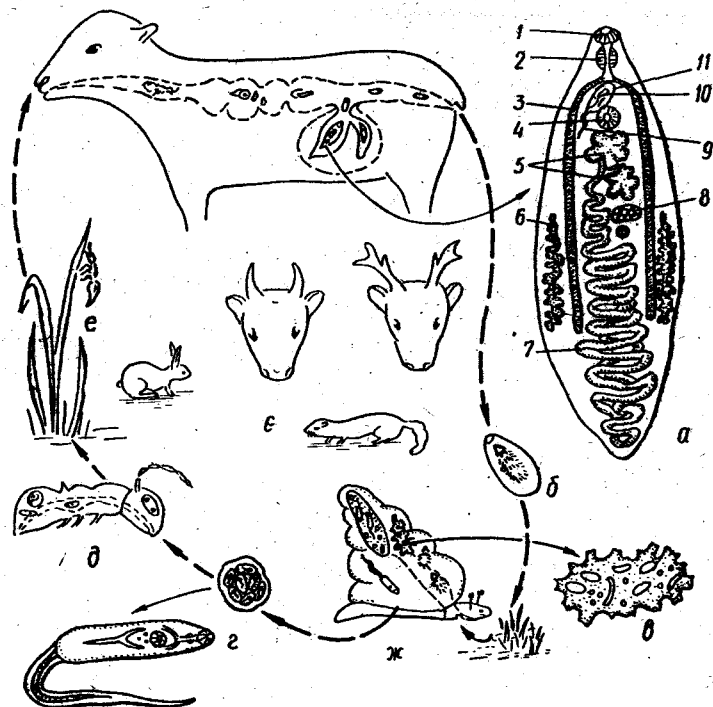


Рис. 152. Життєвий цикл *Digyocoelium dendriticum* — марита (а), яйце з мірацидієм (б), спороциста (в), церкарії у слизовій збірній цисті (г), метцеркарії в мозку та тулубі мурашки (д), другий проміжний хазяїн — мурашка (е), основні хазяї (ж), перший проміжний хазяїн — наземний молюск (з):

1 — ротовий присосок; 2 — глотка; 3 — кишечник; 4 — черевний присосок; 5 — сім'яники; 6 — жовтінники; 7 — матка; 8 — яечник; 9 — сім'явипорскувальний канал; 10 — копулятивний орган; 11 — яйцепровід

хальний отвір молюска у вигляді «збірних цист», що містять тисячі церкарій.

Другим проміжним хазяїном ланцетоподібного сисуна є мурашки роду *Formica*. Вони заносять «збірні цисти» до мурашників і поїдають, заражуючись дикроцелієм. Масовому зараженню мурашок сприяє те, що вони діляться своєю їжею з іншими особинами мурашника. У мурашки, яка з'їла «збірну цисту», одна з церкарій проникає у мозок,

перетворюючись на «мозкового черва», а всі інші — у мускулатуру, де перетворюються на метацеркарії. Під дією «мозкового черва» у заражених мурашок настає параліч, вони вивпають на траву, чіпляються щелепами за край листової пластинки й нерухомо висять на ній. Травоїдні тварини ковтають їх разом із травою. У кишечнику цих тварин мурашки перетравлюються, а метацеркарії звільняються з цист, проникають у жовчні протоки печінки й жовчний міхур і там перетворюються на марит. Людина може заразитися, випадково проковтнувши заражену мурашку, але це трапляється дуже рідко.

Специфічними паразитами людини є трематоди роду *Schistosoma* — *Sch. haematobium* і *Sch. mansoni*, що паразитують у кров'яному руслі хазяїна. Характерною особливістю цих трематод є роздільностатевість. Ширший за самку самець охоплює її загорненими на черевний бік краями тіла (рис. 153). Життєвий цикл шистосом пов'язаний лише з двома хазяями. Марити локалізуються в мезентеріальних венах (збудники кишкового шистосоматозу *Sch. mansoni*) або у венозних сплетіннях сечостатевої системи людини (*Sch. haematobium*). Яйця шистосом осідають у капілярах і проникають у товщу тканин. Тут завдяки м'язовим скороченням вони надходять до кишечника або сечового міхура й виводяться назовні.

Для подальшого розвитку яйця мають потрапити у воду, де мірацидій відшукує молюска певного виду, в якому і відбуваються всі наступні перетворення на спороцисту, формування редій та церкарій. Церкарії мають позитивний фототаксис, завдяки чому підвішуються до поверхневої плівки води й у нерухомому стані («поза очікування») перебувають кілька діб. У разі появи людини церкарії швидко переходять на неї. Зараження відбувається внаслідок активного проникнення крізь шкіру людини під час купання, роботи на рисових плантаціях тощо. У тілі людини шистосоми можуть жити кілька років. Вони спричинюють досить тяжкі захворювання сечостатевих органів.

Шистосоматоз людини — хвороба південних і тропічних країн. В Україні він не трапляється, проте в людей, які купаються в стоячих зарослих ставках або затоках річок, спостерігається шистосомний дерматит — захворювання шкіри, яке називають водяною сверблячкою. Ця хвороба спричинюється церкаріями тих видів шистосоми, які паразитують у водоплавних птахів: качок, мартинів тощо. Подразнення шкіри людини пов'язане з механічною дією личинок, що вбуравлюються в шкіру, та з дією речовин, які вони виділяють. У шкірі людини церкарії гинуть. Дерма-

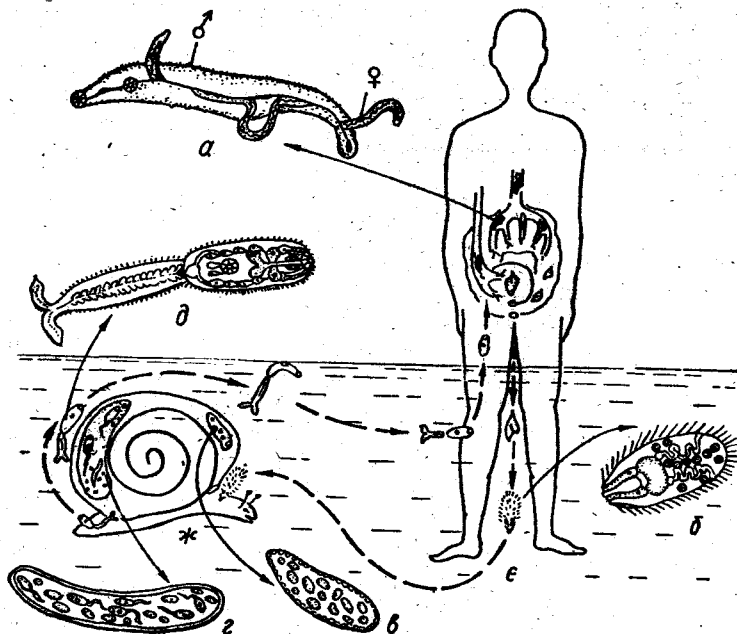


Рис. 153. Життєвий цикл *Schistosoma haematobium*:
 а — статевозрілі самець і самка; б — мірацидій; в — спороциста; г —
 редія; д — церкарія; е — церкарія в позі очікування; ж — основний хазяїн;
 * — проміжний хазяїн

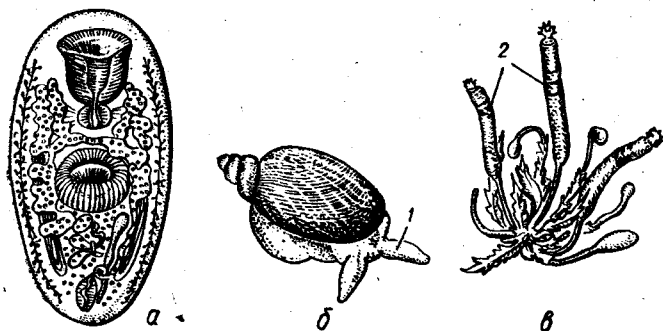


Рис. 154. *Leucochloridium paradoxum* — марита (а), заражений слимак янтарка *Succinea* (б), спороциста з печінки слимака (в):

1 — здуті щупальця молюска з виростами спороцисти; 2 — пігментовані мішковидні вирости спороцисти

тит трапляється досить часто в Україні, Росії (дельта Волги), в деяких районах Казахстану, у США.

На закінчення слід згадати життєвий цикл присиснів із роду *Leucochloridium*, що паразитують у птахів. Яйця зі сформованими мірацидіями розсіюються птахами разом із екскрементами й потім поїдаються наземними молюсками-янтарками (*Succinea*). В їх кишечнику вилуплюються мірацидії, що мігрують у печінку, де перетворюються на спороцисти, в яких формуються безхвості церкарії. Спороциста росте, галузиться, її найдовші гілки, заповнені розвиненими церкаріями, проникають у щупальця молюска, які розтягуються. До того ж ці гілки спороцисти набувають яскравого забарвлення (зелене, буре, нерідко з білими смугами та червоно-коричневими плямами). Колір та пульсуючі рухи спороцисти добре видно крізь тонкі покриви щупалець, завдяки чому птахи їх охоче з'їдають (рис. 154).

КЛАС АСПІДОГАСТРЕЙ (ASPIDOGASTREA)

Клас об'єднує невелику маловивчену групу паразитичних черв'яків, яку донедавна відносили до класу трематод за подібністю внутрішньої будови, характерною для всіх плоских черв'яків. Однак зовнішня будова та цикл розвитку аспідогастрей і трематод значно різняться.

Аспідогастрей — це переважно дрібні (2—5 мм) черви (рис. 155). На їх передньому кінці міститься ротовий отвір, оточений м'язовим валиком, на черевній стороні тіла є великий *прикріпний диск* (його часто називають диском Бора), що складається з 50—70 камер, кожна з яких також оточена м'язовим валиком і є своєрідним присоском. Встановлено, що прикріпний диск виконує також й інші функції.

На зовнішньому краю диска розташовані грушоподібні утвори, що секретують велику кількість слизу. По складній системі проток слизу надходить у крайові спеціальні органи — резервуари, де він накопичується, а потім поступово виводиться назовні через особливі отвори. На думку вчених, слиз відіграє подвійну роль — посилює прикріпну функцію присосків і у разі інтенсивного виділення полегшує пересування паразита по поверхні тканин хазяїна. Крім того, виявлено, що на дні присоска тегумент має велику кількість мікроборсинок, тут знайдено також ферменти, що беруть участь у травленні та транспорті поживних речовин. Отже, можна припустити, що за допомогою диска черви перетравлюють тканини хазяїна та всмоктують продукти травлення.

Аспідогастрей мають простий цикл розвитку. З яєць, що потрапляють у воду, одразу ж виходить повністю сформована личинка, яка найчастіше не має в'їчкового покриву, рухається за рахунок скорочень м'язів, не живиться (існує за рахунок внутрішніх запасів глікогену). На задньому кінці в личинки є великий присосок (див. рис. 155). Лише в деяких видів із родів *Cotylaspis*, *Multicotyle*, у яких яйця дозрівають у воді, личинка має в'їлки й може плавати. Основні хазяї аспідогастрей (переважно двоствулкові, рідше — черевоні молюски) уражуються пасивно. Личинки заносяться з течією води в мантийну порожнину молюска й далі активно мігрують до місця локалізації. Під час метаморфозу задній присосок перетворюється на прикріпний диск.

Значно рідше аспідогастрей паразитують у морських і прісноводних рибах та черепахах, при цьому личинки спочатку потрапляють у проміжного хазяїна, — молюска, а потім, у разі його поїдання рибою чи черепахою, починають паразитування в кишечнику основного хазяїна.

Для багатьох таких видів дозрівання може відбуватися й у проміжному хазяїні, тобто хребетні в цьому випадку відіграють роль факультативних (необов'язкових) хазяїв. Це наводить на думку, що аспідогастрей спочатку паразитували лише в молюсків, хребетні ж уражувалися, живлячись ними, а паразити зберігали життєздатність у їх організмі. Потім цей зв'язок закріпився й деякі аспідогастрей стали специфічними паразитами хребетних.

КЛАС МОНОГЕНЕТИЧНІ ПРИСИСНІ (MONOGENOIDEA)

До цього класу належать паразитичні форми, переважна їх більшість — ектопаразити риб. Відомі також ендopазити, що живуть у ротовій порожнині, задній кишці або

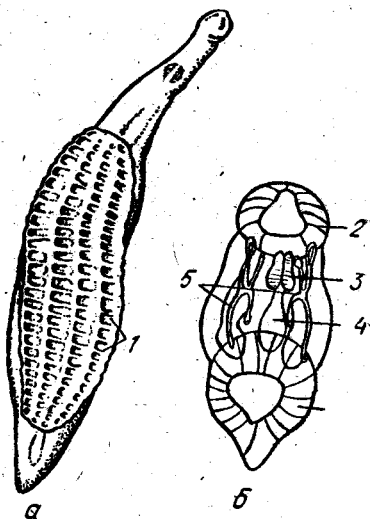


Рис. 155. *Aspidogaster conchicola* — доросла особина (а), личинка (б):

1 — прикріпний диск; 2 — присоски;
3 — глотка; 4 — кишечник; 5 — протонефриї

сечоводі риб, сечовому міхурі черепах і жаб. Один вид *Oculotrema hurrerotami* паразитує під повіками гіпопотама. Всього відомо близько 600 видів, в Україні зареєстровано близько 200.

Більшість моногеней — невеликі за розміром тварини (від часток міліметра до 3 см), причому морські форми звичайно більші, ніж прісноводні.

Тіло моногенетичних присиснів найчастіше витягнуте в довжину та листоподібно сплющене. У більшості випадків воно поділяється на два відділи: власне тулуб і апарат прикріплення.

На передньому кінці тулуба є також органи прикріплення кількох типів. У найбільш примітивних форм це головні вирости, одна або дві пари дуже рухливих лопатей, у кожну з яких заходять протоки одноклітинних залоз, що виділяють липкий секрет. Найдосконаліші органи — прикріпні валики — два розташованих симетрично по боках голови потовщення, на яких також відкриваються протоки головних залоз. У деяких видів ці валики перетворюються на головні ямки, що мають здатність не тільки прилипати, а й діяти за принципом пневматичного присоска. Крім того, м'язовий валик, або справжній присосок, утворюється навколо ротового отвору. Всі ці органи прикріплення використовуються твариною для фіксації переднього кінця в процесі живлення.

Апарат прикріплення — *прикріпний диск* — на задньому кінці тіла має різну будову. У примітивних моногеней, наприклад дактилогірусів, він майже не відокремлений від тіла, у більш спеціалізованих — відокремлений, а прикріпні структури розташовані на диску. Вони мають вигляд хітиноїдних гачків, між якими є спеціальні з'єднуючі пластинки, що укріплюють весь диск і до яких прикріплюються м'язи. Ці гачки глибоко занурюються у м'які тканини хазяїна й міцно фіксують паразита. Поряд з гачками або замість них на диску можуть міститися й присоски або клапани, що діють більш ефективно під час закріплення на м'яких тканинах (рис. 156). Трапляються й зовсім особливі органи прикріплення. Так, іноді прикріпний диск утворює вирости, що набувають форми руки, яка захоплює й утримує зябровий листочок (див. рис. 156). У деяких моногеней має місце необоротний зв'язок із тілом хазяїна завдяки розростанню ушкоджених тканин.

Покриви моногеней мають таку ж будову, як і дигенетичних присиснів. Під типовим тегументом залягають кільцеві, діагональні та поздовжні м'язи. Травна система моногеней добре розвинена. Ротовий отвір веде в роту ворон-

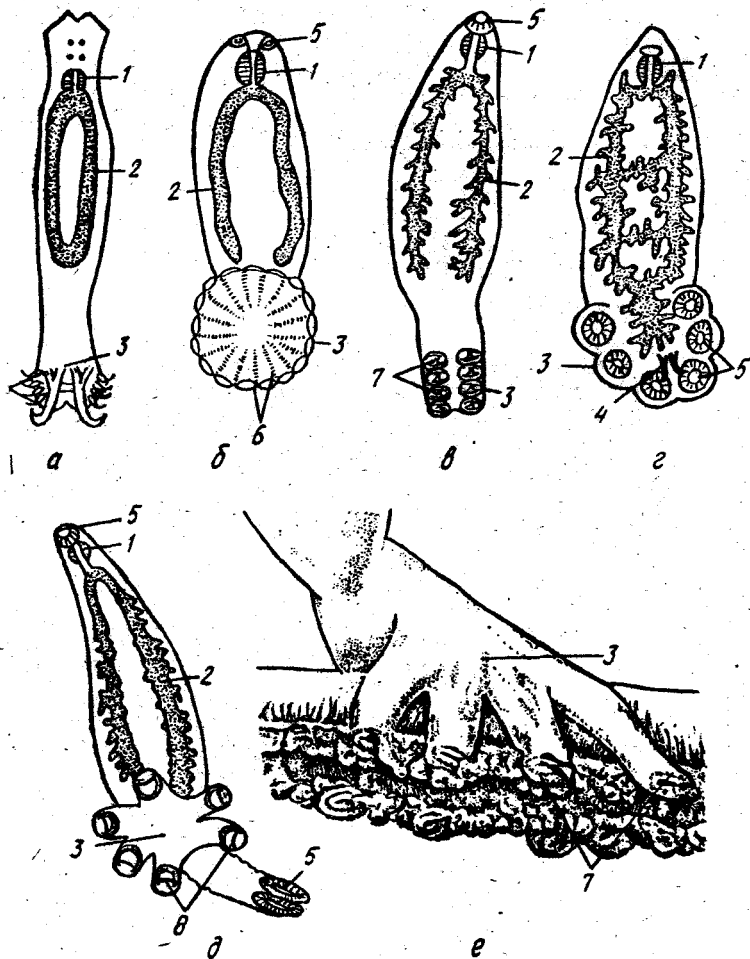


Рис. 156. Травна система та прикріпні апарати моногеней — *Dactylogyus* (а), *Acanthocotyle* (б), *Discocotyle* (в), *Polystomum* (г), *Hexabothrium* (д), *Heterobothrium affinis* (е):

1 — глотка; 2 — середня кишка; 3 — прикріплений диск; 4 — гачки; 5 — присоски; 6 — шишки; 7 — прикріпні клапани; 8 — серповидні гачки

ку, що переходить у передглотку, яка з'єднується з глоткою, далі, як правило, йде стравохід, що переходить у середню кишку; її будова часто залежить від розмірів тіла. У дрібніших форм кишка має вигляд простого або розгалуженого на дві гілки мішка, іноді гілки зливаються, утворюючи кільце. У більших за розміром моногеней ці гілки ки-

щечника розгалужуються, утворюючи гілки другого порядку, а ці в свою чергу можуть з'єднуватися між собою, утворюючи густу сітку, що пронизує паренхіму тварини (див. рис. 156).

Живляться моногеней слизом і епітеліальними тканинами хазяїна або кров'ю, стаючи облігатними гематофагами, в передніх відділах травної системи яких залозисті клітини

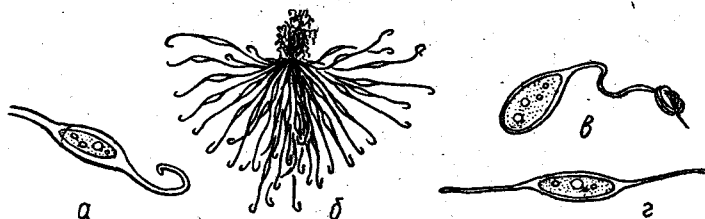


Рис. 157. Будова яєць моногеней:

а — окреме яйце *Microcotyle gotoi*; б — кладка яєць цього виду; в — яйце *Diplozoon paradoxum* з довгою ниткою; г — яйце *Mazocraes alosae*

продукують антикоагулянти, що перешкоджають згортанню крові.

Видільна система моногеней — парні протонефрідії, нервова — типовий ортогон; органи чуття розвинені погано — в основному це сенсили, що розташовані по всьому тілу, та прості очі. Статева система в усіх представників гермафродитна, сім'яників може бути один, два чи багато; яєчник завжди один, статеві протоки складно збудовані й у деталях дуже різноманітні.

Життєвий цикл моногеней, за незначними винятками, проходить без чергування поколінь і зміни хазяїв. Запліднення, як правило, перехресне. Яйця відносно великі за розмірами й мають різноманітну форму від кулястих до веретеноподібних і майже пірамідальних, у більшості видів — із виростами різної довжини (рис. 157). На передньому полюсі яйця міститься так званий філамент, на задньому — «ніжка», вони можуть мати однакові або різні довжину та форму. Яйця відкладаються прямо у воду й поступово осідають на водні рослини, дно. В яйцях розвиваються личинки. У деяких груп відоме яйцевивородіння або живородіння.

Личинки (рис. 158, в), як правило, вкриті війчастим епітелієм, на задньому кінці їх тіла формується зачаток апарата прикріплення (*церкомер*) з гачками, що розміщені по краях, а іноді й посередині, в деяких видів закладаються також справжні клапани (рис. 158). У личинок є за-

чаток травної системи та статевий зачаток у вигляді скупчення клітин. Видільна протонефридальна система в них добре розвинена, нервова система має вже всі ознаки ортогону, є різноманітні органи чуття — поодинокі сенсيلي,

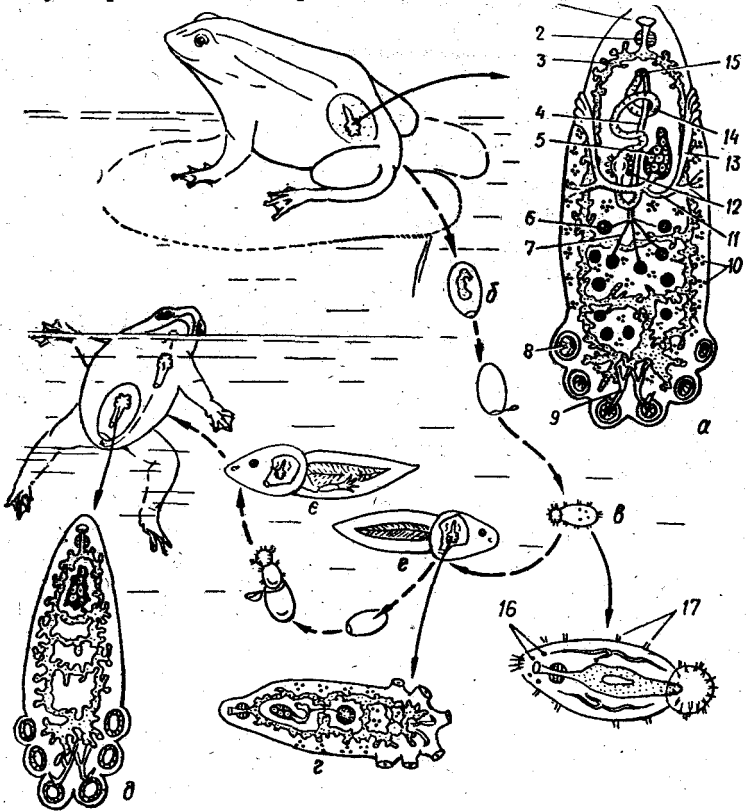


Рис. 158. Життєвий цикл *Polystomum integerrimum*: паразит із сечового міхура жаби (а), яйце із зародком (б), личинка (в), зяброва форма паразита (г), незріла форма паразита з сечового міхура (д), шуголовка на початку (е) і в кінці метаморфозу (е):

1 — рот; 2 — глотка; 3 — середня кишка; 4 — сім'япровід; 5 — яєчник; 6 — сім'яник; 7 — сім'яносний канал; 8 — присосок; 9 — гачки; 10 — жовтіяники; 11 — жовтіяникові протоки; 12 — оотип, що оточений тільцем Меліса; 13 — піхва; 14 — матка; 15 — статевий отвір; 16 — очі; 17 — пояски війок

розташовані на поверхні всього тіла, та більш складно побудовані рецептори. В усіх відомих личинок є добре розвинені очі інвертованого типу.

Личинка рухається завдяки биттю війок і скороченням шкірно-м'язового мішка. У деяких живородних моногеней личинки не мають війок, вони активно виповзають із ста-

тевого отвору материнського організму й прикріплюються на поверхні тіла того ж хазяїна, внаслідок чого швидко росте інтенсивність його зараження. Розселюються дорослі особини, які переходять з риби на рибу.

Час перебування личинок у воді нетривалий, як і в трематод, він зумовлений кількістю запасних речовин (глікогену).

Для подальшого розвитку личинка має потрапити на специфічного хазяїна (для моногеней характерне паразитування на одному або кількох близьких видах хазяїв), де починається її метаморфоз. Зникає війчастий покрив, посилено розвивається апарат прикріплення, формуються присоски та клапани. Повністю формується травна система, диференціюються статеві органи.

Найбільш прості життєві цикли спостерігаються в моногеней із роду *Dactylogyrus*, у яких період продукування яєць дуже розтягнутий у часі. Наприклад, паразит коропів *D. vastator* — дактіологірус-спустошувач за певної температури відкладає яйця протягом року. Личинка осідає на зябра риб, через сім—дев'ять днів після закінчення метаморфозу паразит відкладає яйця, й цикл починається спочатку. У природі ці паразити не завдають великої шкоди риbam, але в рибоводних господарствах вони розмножуються дуже інтенсивно й через короткий час після зараження на зябрах мальків риб може налічуватися до 800 черв'їв. Починається патологічне розростання, а потім руйнування тканин зябер, і риба гине від задухи.

Значно складніший цикл розвитку в жаб'ячої багатоступку *Polystomum integerrimum* (див. рис. 158). Статевозрілий сисун паразитує в сечовому міхурі жаб. Його розмноження тісно пов'язане з розвитком хазяїна. Жаби починають розмножуватися на третьому році життя, переходячи для ікрометання у водойми. Одночасно з хазяїном відкладають яйця й паразити. З яєць виходить личинка, що прикріплюється до зябер пуголовка, де відбувається її перетворення на дорослу форму — замість церкомера на її задньому кінці утворюється апарат прикріплення з шести добре розвинених присосків. Метаморфоз цього покоління відбувається швидко, паразити відкладають яйця, з яких виходять личинки, що встигають знову заразити пуголовків. Ця зяброва форма паразитів характеризується дрібними розмірами та недорозвиненістю деяких органів (немає піхви, кишечник слабо галузиться); живе недовго.

Друга форма спочатку теж паразитує на зябрах, а коли зябра пуголовків атрофуються, паразити переповзають по черевній стороні жаби до клоаки, через яку потрап-

ляють у сечовий міхур. Таким чином ектопаразитичні покоління змінюються ендopаразитичним. Термін життя цього покоління становить чотири-п'ять років.

Двійчак парадоксальний *Diplozoon paradoxum* паразитує на зябрах коропових риб (рис. 159). Личинки цих моногеней можуть розвиватися лише тоді, коли з'єднуються парно нахрест. При цьому жіночі отвори з'єднуються з

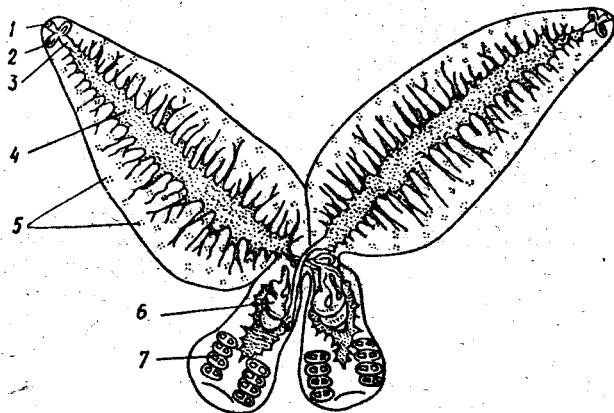


Рис. 159. *Diplozoon paradoxum*:

1 — рот; 2 — біляротові присоски; 3 — глотка; 4 — середня кишка; 5 — жовтківки, 6 — комплекс статевих органів; 7 — прикріпні клапани

чоловічими іншої особини, завдяки чому неможливе самозапліднення. У процесі росту та розвитку тварини в місцях з'єднання зростаються й фізіологічно стають однією твариною.

КЛАС ГІРОКОТИЛІДИ (GYROCOTYLIDA)

У цьому класі об'єднано десять видів плоских червів, що паразитують у кишечнику, зокрема в спіральному клапані, химерових риб. Це невеликі (2—5 см) черви. На передньому кінці в них є звичайний присосок, на задньому — своєрідний прикріпний апарат, що має вигляд складчастої розетки. На її передній частині, що межує з тулубом, дорзально є невелике заглиблення (лійка), на дні якої зберігаються личинкові гачки. Краї тіла також фестончасті. Внутрішня будова гірокотилід близька до будови цестод — травної системи немає, є добре розвинена протонефридальна видільна система, нервова система ортогонального типу, органи чуття розвинені погано. Гірокотиліди є гер-

мафродитами (рис. 160). З яєць виходить вільноплаваюча личинка-лікофора, вона вкрита війчастим епітелієм, на її задньому кінці міститься десять гачків. Розвиток гірокотилід відбувається без проміжного хазяїна, проте шляхи проникнення паразитів у рибу вивчено недостатньо.

КЛАС СТЬОЖКОВІ ЧЕРВИ (CESTODA)

У класі об'єднано близько 3500 видів ендopазитів (в Україні відомо понад 500 видів), які на статевозрілій стадії паразитують у хребтних тварин (винятком є представники роду *Archigetes*, що живуть у порожнині тіла малощептинкових червів), а на личинковій, як правило, — в безхребтних, зокрема членистоногих. У деяких видів личинки паразитують також у хребтних, зокрема й у людини.

Зовнішня будова тіла статевозрілих цестод різниться, але її загальний план однаковий у всіх представників класу. Їх тіло по-

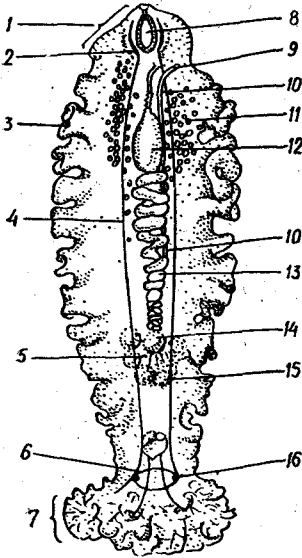


Рис. 160. *Gyrocotyle fimbriata*:

1 — кутикулярні шипики; 2 — ганглії; 3 — фестончасті краї тіла; 4 — нервові стовбури; 5 — шкаралупні залози; 6 — нервові кільця; 7 — прикріпна розетка; 8 — присосок; 9 — отвір піхва; 10 — піхва; 11 — сім'яники; 12 — мішок матки; 13 — матка; 14 — сім'яприймач; 15 — яєчник; 16 — ганглії прикріпної розетки

діляється на *головку*, або *сколекс*, за ним іде непозчленована *шийка*, що є «зоною росту», назад від неї відшнуровуються *членики*, або *проглотиди*, що утворюють *стробілу*. Є однокленикові цестоди, а є й такі, що мають їх два-чотири або тисячі.

Розміри цестод коливаються від кількох міліметрів до 10 м. Серед представників родини *Diphyllobothriidae* відомі гіганти, довжина яких перевищує 20 м. У зв'язку з тим, що дорослі черви паразитують переважно в кишечнику й мають протистояти його перистальтиці, на сколексі є органи прикріплення, за допомогою яких паразит надійно закріплюється. Форма головки може бути округлою, видовженою, плоскою тощо. Органи прикріплення в них різ-

номанітні і мають вигляд присисних щілин-*ботрій* або складно збудованих *ботридій*, що утворені видовженими присосками, поділеними багатьма перегородками (рис. 161). Найчастіше на сколексі містяться чотири, іноді один або п'ять сильних чашоподібних присосків, а в деяких до того ж є різної будови гачки, що розташовані на головці чи,

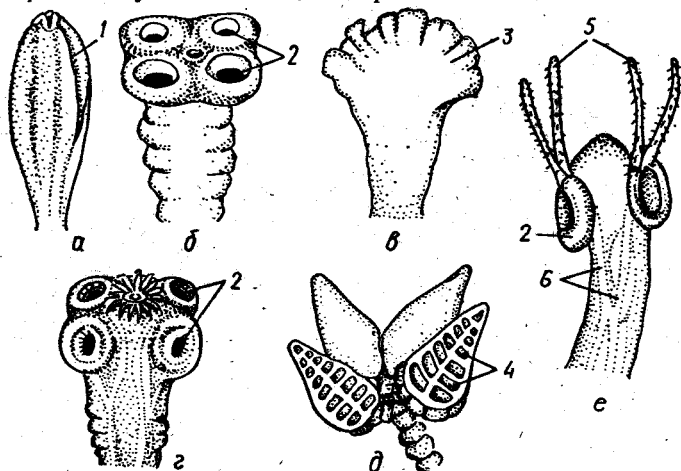


Рис. 161. Органи прикріплення цестод — *Diphyllobothrium latum* (а), *Taeniarrhynchus saginatus* (б), *Caryophyllaeus laticeps* (в), *Taenia solium* (г), *Echinobothrium* sp. (д), *Tetrarrhynchus* sp. (е):

1 — ботрії; 2 — присоски; 3 — фестони; 4 — ботридії; 5 — хоботки з гачками; 6 — піхви хоботків

як у представників роду *Tetrarrhynchus*, на чотирьох довгих хоботках. У деяких цестод розростається передня частина тіла, внаслідок чого утворюється складчаста розетка, за допомогою якої паразит фіксується на стінці кишки хазяїна.

Наступний відділ тіла — шийка. Вона коротка, досить вузька, на її задньому кінці розташована зона відшнуровання проглотид. Кількість члеників у багаточленикових видів різна й залежить від фізіологічного стану паразита. Нові проглотиди формуються або певний короткий час, або протягом майже всього життя паразита. Найстаріші проглотиди, що входять до складу задньої частини стробіли, можуть відокремлюватися по одній або групами по п'ять-шість члеників. Вони можуть активно рухатися й ще деякий час перебувають у кишечнику, але потім виводяться в зовнішнє середовище.

Покриви цестод дещо відмінні від покривів інших плоских червів (рис. 162). Оскільки стьожкові черви не ма-

ють травної системи, їхні покриви виконують функцію живлення. Зовнішня поверхня тегумента густо вкрита мікроросинками — мікротрихіями двох типів, конусоподібними та трубчастими. Конусоподібні розташовані в місцях стикання паразита із стінками кишки хазяїна. Виходячи з особливостей їх будови, можна вважати, що ці мікроросинки беруть участь у прикріпленні та русі паразита.

Трубчасті мікротрихії виконують трофічну функцію. Їх будова та розташування на поверхні стробіли нагадують щіточну облямівку кишкового епітелію хребтних тварин.

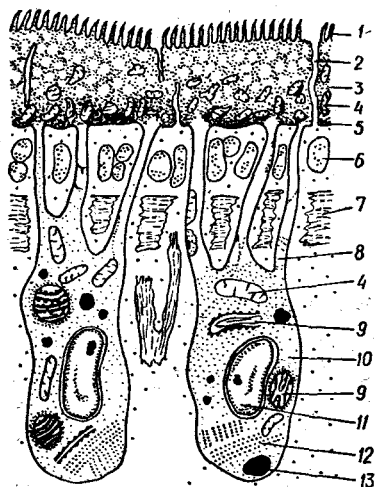


Рис. 162. Схема будови покривів цестод (за даними електронної мікроскопії):

1 — мікротрихії; 2 — поровий канал; 3 — тегумент; 4 — мітохондрії; 5 — базальна мембрана; 6 — кільцеві м'язи; 7 — поздовжні м'язи; 8 — цитоплазматичні тяжі; 9 — ендоплазматичний ретикулум; 10 — занурена ділянка цитоплазми; 11 — ядро; 12 — протеїнові та жирові включення; 13 — глікогенові включення

М'язова частина шкірно-м'язового мішка представлена кільцевими та сильно розвиненими поздовжніми м'язами. Крім того, у паренхімі цестод є внутрішній кільцевий шар, а у багатьох ще й ну ки спинно-черевних м'язів.

У периферійних шарах паренхіми поряд із зануреними частинами клітин тегумента є вапнякові клітини, в яких формуються «вапнякові» тільця. До їх складу входять білки, вуглеводи, ліпіди та мінеральні компоненти (карбонат кальцію, карбонат магнію й невелика частка фосфору). У багатьох цестод «вапнякові» тільця формуються вже на личинкових стадіях (процеркоїд, плероцеркоїд). Вважається, що вони використовуються паразитом для нейтралізації дії кислого середовища, що особливо важливо у разі надходження личинок у шлунок.

У паренхімі розташовані видільна, нервова та статева системи. Видільна система цестод належить до протонефридіального типу, численні циртоцити з'єднані через тонкі канали з чотирма головними каналами. Два канали починаються на задньому кінці стробіли, доходять по дорзальній стороні до сколекса, утворюють тут досить складну петлю й повертаються по вентральній стороні назад,

де можуть зливатися в сечовий міхур. У видів, проглоти́ди яких не відокремлюються від стробі́ли, міхур залишається на все життя. У разі відторгнення члеників кожний канал (їх чотири) відкривається назовні власною порою. У багатьох видів поздовжні стовбури з'єднані поперечними.

Нервова система цестод належить до ортогонального типу, спеціальних органів чуття складної будови немає.

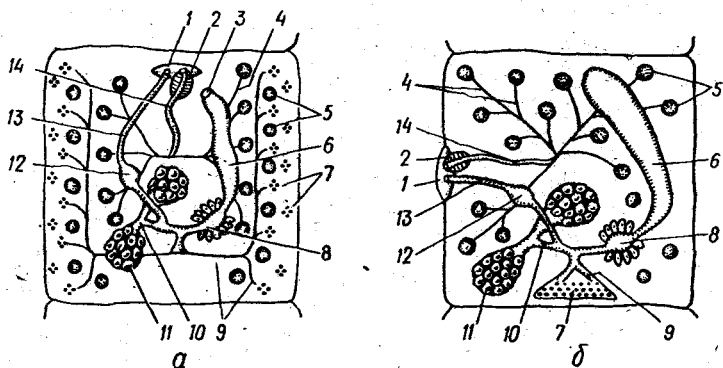


Рис. 163. Схема будови статевої системи цестод — *Diphyllobothrium latum* (а), *Taeniarrhynchus saginatus* (б):

1 — статева клоака; 2 — копулятивний орган; 3 — отвір матки; 4 — сім'яносні канали; 5 — сім'яники; 6 — матка; 7 — жовтківники; 8 — оогон, оточений тільцем Меліса; 9 — жовтківникові протоки; 10 — яйцепровід; 11 — яечник; 12 — сім'япрямач (розширення піхви); 13 — піхва; 14 — сім'япровід

Сенсили досить рідко розкидані по поверхні стробі́ли, й лише на сколексі утворюють значні скупчення.

Статева система цестод, як і більшості плоских червів, гермафродитна й має складну будову (рис. 163). Лише представники ряду гвоздичників (*Sagurophyllidea*) мають один комплект статевих органів. У всіх інших цестод є по одному, рідше по два комплекти в кожному членику. Ступінь розвитку статевих органів залежить від положення проглоти́ди щодо шийки. У молодих члениках закладається та розвивається статева система, середня частина стробі́ли складається з члеників із добре розвинутою статевою системою. У задньому кінці стробі́ли розташовані перезрілі членики, в яких міститься сильно розгалужена матка, набита яйцями, та залишки редукованого статевого апарата.

Чоловіча статева система складається з сім'яників (їх може бути один або кілька сотень), від яких відходять сім'яносні протоки. Об'єднуючись, вони утворюють сім'япровід, кінцева частина якого виконує роль копулятивного

органа — цируса. Він розташований у м'якуватому мішечку, який відкривається в статеву клоаку. Жіноча статева система збудована ще складніше. Головною її частиною є

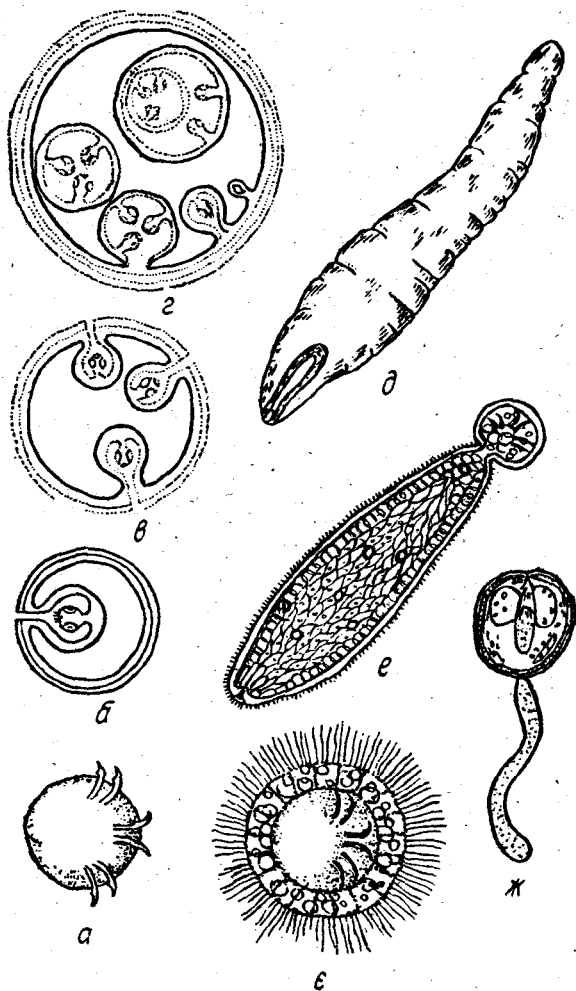


Рис. 164. Типи личинок цестод:

а — онкосфера; *б* — цистицерк; *в* — ценур; *г* — ехінокок;
д — плероцеркоїд; *е* — процеркоїд; *ж* — цистицеркоїд

яєчник, від якого відходить яйцепровід, що впадає в оотип. Сюди ж впадають протоки жовтківників і шкаралупної залози (тільки Меліса). В оотипі відбувається запліднення й завершується формування яєць, що надходять з яєчника.

Від оотипу відходять матка та піхва, яка другим кінцем входить у статеву клоаку. В одних цестод (ряд *Pseudophyllidea*) матка має отвір назовні — відкрита матка, в інших (ряд *Syclophyllidea*) матка отвору не має. У першому випадку яйця, дозріваючи, виводяться назовні, у другому — вони виділяються шляхом розриву стінок членика та матки. Цей процес, як правило, відбувається вже в зовнішньому середовищі, куди потрапляють зрілі членики.

Цестоди розвиваються зі зміною хазяїв, у одних є два хазяїни — остаточний та проміжний, у інших — три (крім остаточного, ще два проміжні). У цестод має місце перехресне запліднення або самозапліднення між різними проглотидами чи в одному членику, коли цирус вводитьсь в піхву того ж членика.

Личинка, що розвивається в заплідненому яйці, однакова в усіх стьожкових червів, вона називається *шестигачковим зародком*, або *онкосферою*. Личинка має кулясту або овальну форму, на задньому кінці містяться шість хітиноідних гачків, які рухаються за допомогою м'язових клітин (рис. 164).

На передньому кінці тіла онкосфери є великі залозисті клітини, їх секрет полегшує рух онкосфери по тілу проміжного хазяїна, в передній півкулі містяться «ембріональні» клітини, за рахунок яких формується тіло наступних личинкових стадій. Для подальшого розвитку онкосфера має потрапити в організм проміжного хазяїна, в якому розвиваються личинки різного типу. Їх будову буде розглянуто далі на конкретних прикладах.

У класі стьожкових червів різними авторами виділяється від чотирьох до одинадцяти рядів, розглянемо найтипівших представників, зокрема види, що викликають важкі, а іноді й небезпечні для життя хазяїв захворювання — *цестодози*.

Ряд Стьожакі (*Pseudophyllidea*)

До цього ряду належать непочленовані (але з багатьма комплектами статевих органів) і почленовані форми. Серед почленованих форм найдовші — гельмінти. Так, *Polycoporus giganticus*, що паразитує в кишечнику кашалота, досягає майже 30 м. Сколекс у стьожаків, як правило, з двома ботріями, до них інколи додаються присисні ямки або гачки. Розвиток псевдофілідей відбувається з двома проміжними хазяями. Перший — різні види ракоподібних, другий — риби. Остаточними хазяями можуть бути представники різних класів хребетних.

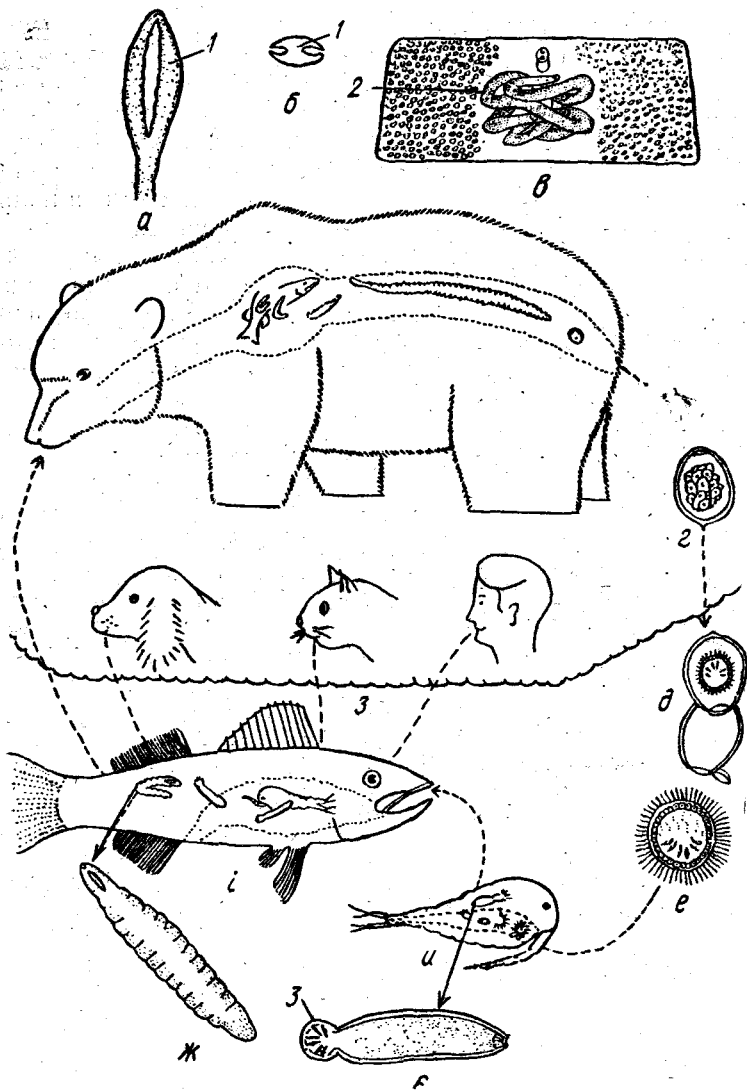


Рис. 165. Життєвий цикл *Diphyllbothrium latum* — сколекс (а), поперечний розріз сколекса (б), дозрілий членик (г), яйце із зародком (з), яйце із сформованим корацидієм (е), корацидій (е), процеркоїд (е), плероцеркоїд (ж), основні хазяї (а), перший проміжний хазяїн — циклоп (и), другий проміжний хазяїн — риба (і):

1 — ботрія; 2 — матка з яйцями; 3 — церкомер

До родини стьожаків належить поширений у північній частині Євразії та Північній Америці *стьожак широкий* — *Diphyllobothrium latum*, на прикладі якого ми розглянемо більш детально життєвий цикл стьожаків (рис. 165). Його дорослі особини паразитують у багатьох живих ссавців і людини. Звичайно в кишечнику людини паразитує один, рідше два екземпляри. Тіло стьожака складається з кількох тисяч члеників і може досягати довжини 10—15 м (ширина 15 мм). Відрізнити *D. latum* від інших видів дуже легко за великою темною розеткоподібною маткою, що є в кожному зрілому членику. Матка відкрита, і яйця для розвитку мають потрапити у воду. З яєць вилуплюється вільноплаваюча личинка — *кораційд* — онкосфера, вкрита війчастим епітелієм (див. рис. 164). Якщо її проковтне веслоногий рачок ряду *Copepoda*, в порожнині його тіла онкосфера перетворюється на *процеркоїд* (див. рис. 164). При цьому личинка втрачає правильну сферичну форму і витягується в довжину. Її задній кінець, що містить гачки, відокремлюється від тіла вузькою перетяжкою. Ця ділянка з гачками називається *церкомером*. Водночас починається складна перебудова покривів: війчастий епітелій скидається, замість нього утворюється тегумент, що зберігається протягом усього життя черва. Збільшується кількість протонефридів, на передньому кінці тіла процеркоїда розвиваються одноклітинні залози. В поверхневих шарах паренхіми з'являються численні «вапнякові» тільця.

Подальший розвиток паразита можливий тільки в другому проміжному хазяїні. Ним можуть бути різні види річкових риб, що поїдають рачків. Рачки перетравлюються, а процеркоїд мігрує в різні внутрішні органи та м'язи хазяїна, де перетворюється на *плероцеркоїд* (див. рис. 164). Перетворення супроводжується втратою церкомера й швидким ростом паразита, який іноді досягає довжини 1—5 см. На передньому кінці плероцеркоїда з'являються зачатки ботрій. Життєвий цикл може ускладнюватися за рахунок резервуарних хазяїв, якими стають великі за розміром хижі риби, що поїдають дрібніших, у їх тілі плероцеркоїди зберігають життєздатність і теж потрапляють у різні органи. Плероцеркоїди тривалий час зберігають життєздатність у другому проміжному та резервуарному хазяїні. У остаточного хазяїна, яким, крім людини, може бути ще ряд свійських і диких тварин, вони потрапляють під час поїдання ним зараженої риби. Найбільш стійкі вогнища дифілоботріозу людини існують у районах, де їдять напівсиру, а іноді й сиру рибу, малосолону ікру щуки то-

що. Відомо, що стьожек широкий може жити в організмі хазяїна до 20 років.

До ряду псевдофілідей належить також родина ремінців (Ligulidae), серед них *Ligula intestinalis* — лігула, або ремінець звичайний, що є дуже поширеним, зокрема й в Україні, видом (рис. 166). Статевозрілі непчленовані особи живуть у кишечнику різних рибоїдних птахів, які розсіюють над водоймами величезну кількість яєць. У воді з

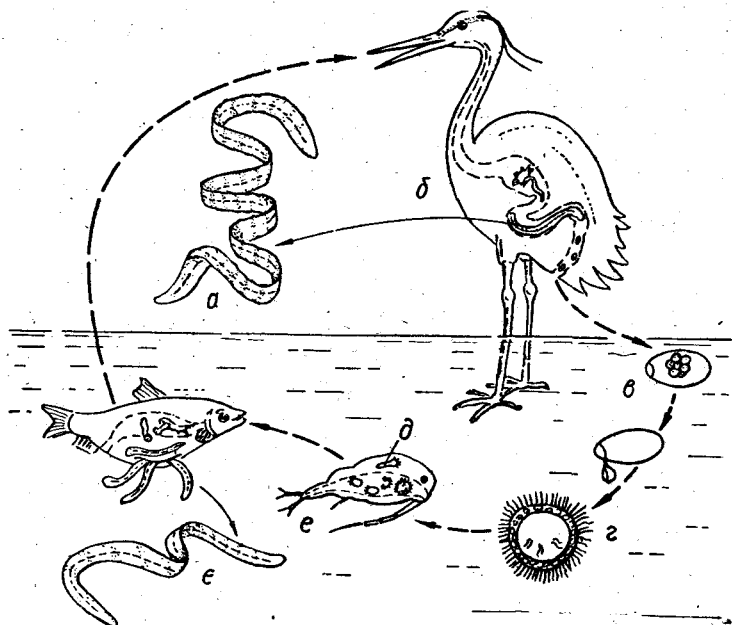


Рис. 166. Життєвий цикл *Ligula intestinalis*:

а — статевозріла особина; б — основний хазяїн; в — яйце із зародком; г — корацидій; д — процеркоїд; е — перший проміжний хазяїн; ж — плероцеркоїд; з — другий проміжний хазяїн

яєць виходять корацидії, яких поїдають веслоногі рачки, в них розвиваються процеркоїди. Разом із рачками процеркоїди потрапляють до другого проміжного хазяїна, різних видів корошових риб. З кишечника риб процеркоїди мігрують у порожнину тіла, де інтенсивно ростуть і перетворюються на плероцеркоїдів, що за розмірами мало поступаються дорослим лігулам, у них формуються майже всі органи, зокрема й статеві системи. У процесі розвитку плероцеркоїдів черевце риби роздувається, вона втрачає здатність керувати своїм тілом, тримається біля поверхні води й стає легкою здобиччю для рибоїдних птахів. Іноді

черевце риби під тиском плероцеркоїдів, що ростуть, розривається, й риба гине. У кишечнику птахів черви швидко досягають статевої зрілості. Лігули починають інтенсивно виділяти яйця й через два-чотири дні гинуть. Лігульоз завдає великої шкоди рибному господарству.

Ряд Ціп'яки (Cyclophyllidea)

До цього ряду належить більшість цестод — переважно паразитів птахів і ссавців. Кілька видів паразитують у людини. Розвиток відбувається переважно з одним проміжним хазяїном. Іноді в ціп'яків має місце нестатеве розмноження на личинкових стадіях, тобто метагенез — чергування двох поколінь — статевого та нестатевого. На відміну від стьожаків ціп'яки втратили вільноплаваючу личинку. Їх яйце містить сформовану ще в матці онкосферу, вкриту ембріональними оболонками. Ця онкосфера тривалий час зберігає життєздатність під час перебування яєць у вологому ґрунті, підстилці або фекаліях тварин.

Проміжними хазяями ціп'яків можуть бути молюски, кільчаки, ракоподібні, комахи, а також представники всіх класів хребетних. У проміжному хазяїні онкосфера звільняється від оболонки, проникає через стінку кишечника в кров'яне русло хазяїна, а потім осідає в його органах. Тут починається перетворення онкосфери на *ларвоцисту* (наступна стадія). Будова цих личинок у межах ряду досить різноманітна. Найпримітивнішими ларвоцистами є *цистицеркоїди*, які мають пухироподібне тіло з довгим хвостовим придатком (*церкомером*), на якому містяться три пари ембріональних гачків (див. рис. 164). На передньому кінці пухиря формується сколекс, угорнутий у його середину.

Значно частіше у ціп'яків трапляються ларвоцисти, що називаються *фінками*, або *фінами*. Вони мають різну будову й різняться ступенем розвитку пухиря та кількістю сколексів. Відокремленого церкомера в них немає. Найпростішою за будовою є личинка типу *цистицерк*: Зріла личинка набуває кулястої або овальної форми, а всередині містить велику порожнину. На одному полюсі зберігаються три пари личинкових гачків, на протилежному з'являється глибоке впинання, на дні якого формується один сколекс (див. рис. 164). Складнішу будову мають *фіни* типу *цемури* і *ехінокок*. В першому випадку на внутрішній поверхні пухиря закладається не один, а багато сколексів. Отже, з однієї онкосфери розвивається більше паразитів (див. рис. 164). Ехінококи — це ларвоцисти, які іноді дося-

гають значних розмірів. Зовні вони вкриті капсулою, що утворюється за рахунок тканин хазяїна, власне стінки пухиря складаються з кількох шарів. Внутрішній шар, розростаючись, утворює виводкові капсули, де закладаються сколекси, від цього шару відбруньковуються дочірні пухирі, на яких також формуються сколекси. Таким чином, усередині ехінокока розвивається величезна кількість сколексів (див. рис. 164). Цей процес розглядається як нестатеве розмноження на личинковій стадії.

У кишечнику остаточного хазяїна під дією травних ферментів сколекс вивертається назовні, церкомер або частина пухиря, що несе личинкові гачки, відкидається.

Найбільше практичне значення мають цип'яки з родини теніїд. У людини теніїди викликають небезпечні гельмінтози, що можуть завершуватися смертю хворого. Спричинюють хворобу дорослі особини та личинки.

Бичачий, або неозброєний цип'як — *Taeniarrhynchus saginatus* (див. рис. 161, 163) паразитує в людині, а на личинковій стадії — у великої рогатої худоби. Дорослі цестоди досягають довжини 4—10 м. На їх головці, як і в усіх цип'яків, містяться чотири великі присоски. Характерною є будова сліпозамкненої матки в дозрілих члениках. Вона має вигляд поздовжнього стовбура, від якого в різні боки відходить до трьох десятків малорозгалужених відростків. Перезрілі членики *T. saginatus* відриваються по одному від стробіли й виводяться з фекаліями назовні. Деякий час вони рухаються по субстрату та розсіюють яйця. До проміжних хазяїв яйця паразита потрапляють разом із забрудненою травою. В кишечнику з яйця виходить онкосфера, яка проникає в кровоносні судини та з кров'ю потрапляє до різних органів. У їх тканинах онкосфера перетворюється на фіну типу цистицерк (наступна личинкова стадія). Локалізуються фіни найчастіше в м'язах, проте їх знаходили й під шкірою, в очах, мозку та інших органах. Паразитування личинок у великої рогатої худоби звичайно проходить малопомітно, але у разі локалізації паразита в очах, мозку та інших життєво важливих органах можливий падіж худоби, особливо молодняка. Людина заражується цип'яком, вживаючи недосмажену або недоварену яловичину. Хворі страждають безсонням, стають дратівливими, іноді починаються напади, схожі на епілептичні. Особливо страждають діти.

Свинячий, або озброєний цип'як — *Taenia solium* менший за розміром (2—3 м, рідше 8 м), ніж бичачий (рис. 167). Крім присосків, на сколексі в нього є короткий хоботок із двома рядами гачків (звідси й назва — оз-

броений). Матка у дозрілому членнику схожа на матку *T. saginatus*, проте має менше бічних відростків — 7—12. Проміжний хазяїн цього ціп'яка — свійські та дикі свині, остаточний — людина. Свинячий ціп'як характеризується таким же циклом розвитку, як і бичачий, а спричинене ним

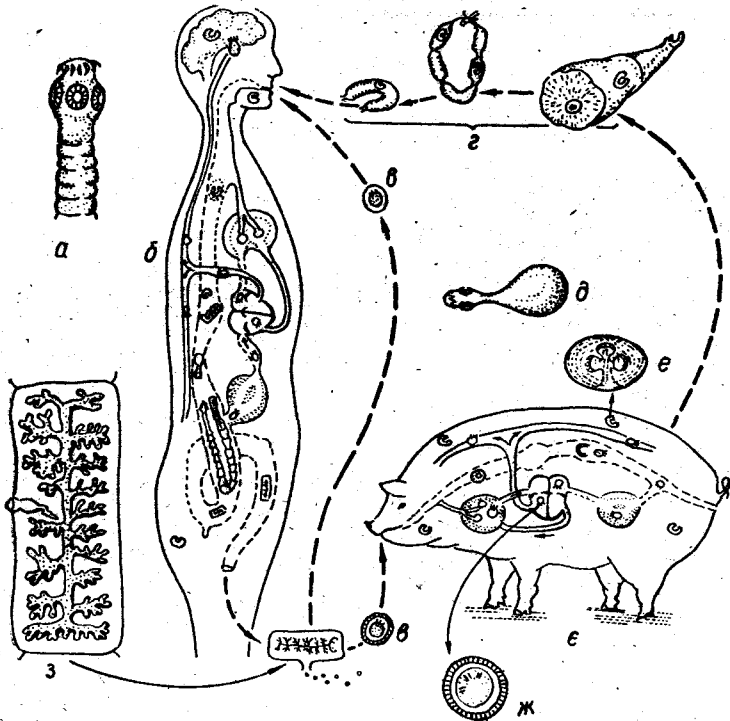


Рис. 167. Життєвий цикл *Taenia solium* — передній кінець дорослої особини (а), основний хазяїн (б), яйце з онкосферою (в), м'ясні продукти з фінами (г), фіна з вивернутим сколексом (д), фіна (е), проміжний хазяїн (ф), онкосфера (ж), дозрілий членник (з):

1 — онкосфера у проміжному хазяїні; 2 — цистицерк в органах проміжного хазяїна; 3 — матка з яйцями

захворювання — такими ж симптомами. Проте ціп'яки цього виду більш небезпечні для людини тому, що вона може бути й їх проміжним хазяїном. У цьому разі розвивається *цистицеркоз*. Зараження може відбуватися, коли людина проковтне розсіяні в зовнішньому середовищі яйця, проте часто має місце й аутоінвазія. Справа в тому, що звичайно членники або ряд членників виводяться з фекаліями, але можливе їх надходження в шлунок під час блюван-

ня. В шлунку під дією шлункового соку онкосфери масово виходять із яєць, які розносяться потім по всьому тілу. Найтяжче хвороба протікає, коли цистицерки локалізуються в головному та спинному мозку, — мають місце головний

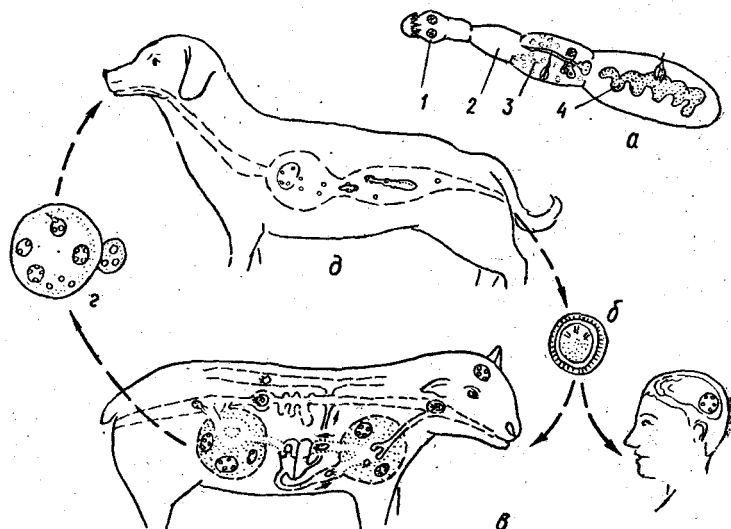


Рис. 168. Життєвий цикл *Echinococcus granulosus* — статевозріла особина (а), яйце з онкосферою (б), проміжні хазяї (в); фіна типу ехінокок (г); основний хазяїн (д):

1 — сколекс; 2 — молодий членник; 3 — гермафродитний членник; 4 — дозрілий членник

біль, порушення зору, галюцинації, втрата пам'яті, постійне погіршення здоров'я. Хвороба часто призводить до смерті людини.

Теніоз і цистицеркоз широко поширені на земній кулі, особливо в тропічних країнах.

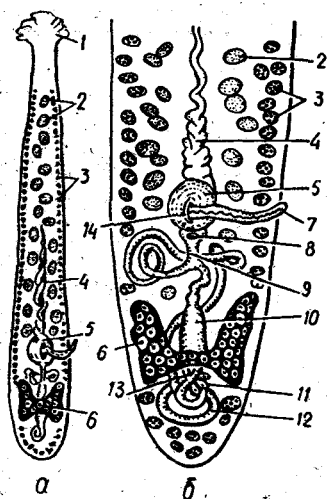
Ехінокок (*Echinococcus granulosus*) — один із найнебезпечніших паразитів людини. Статевозрілі черви паразитують у кишечнику собак, вовків та інших м'ясоїдних тварин. Стробіла складається з трьох-чотирьох члеників (рис. 168). Сколекс має чотири присоски та хоботок, озброєний двома рядами гачків. Зрілий кінцевий членник відокремлюється від стробіли й разом із фекаліями виходить назовні. Він має здатність рухатися й може проповзти відстань до 25 см. Коло проміжних хазяїв ехінокока надзвичайно широке — всі свійські та дикі копитні, сумчасті, деякі гризуни, які заражаються, проковтуючи яйця або членики з травою, водою тощо. В їх кишечнику з яєць виходять онкосфери, які проникають у кров'яне русло й розно-

сяться в різні органи, найчастіше у печінку та легені. Тут із онкосфери розвивається наступна личинкова стадія — фіна, що є ехінококовим міхуром. Міхури можуть збільшуватися від розмірів горошини до розмірів кавуна. Цей процес триває роками. Відомі міхури з печінки великої рогатої худоби масою понад 60 кг. Остаточні хазяї заражуються, поїдаючи внутрішні органи заражених проміжних хазяїв.

Людина, яка може бути проміжним хазяїном ехінокока, заражується найчастіше під час контакту з хворими на ехіноко-

Рис. 169. *Caruophyllaeus laticeps* — загальний вигляд (а), деталі будови заднього кінця тіла (б):

- 1 — сколекс; 2 — сім'яники; 3 — жовтіяники; 4 — сім'япровід; 5 — сумка копулятивного органа; 6 — яєчник; 7 — копулятивний орган; 8 — жіночий статевий отвір; 9 — піхва; 10 — сім'яприймач; 11 — тільце Меліса; 12 — матка; 13 — яйцепровід; 14 — чоловічий статевий отвір



коз собаками, до шерсті яких прилипає велика кількість яєць паразита.

Ехінококоз — небезпечне захворювання людини. У разі локалізації ехінокока в печінці спостерігається біль, збільшення печінки, з'являються ознаки анемії, у разі паразитування в легенях людина починає кашляти, мають місце віддишка, висока температура, всі симптоми, що супроводжують туберкульоз. Внаслідок розриву міхура в хворого розвивається шок і часто настає смерть.

Великих збитків ехінококоз завдає тваринництву. Найголовнішою причиною його поширення є поїдання собаками внутрішніх органів забитих заражених тварин.

Слід згадати ще одного паразита — овечого мозкови́ка (*Multiceps multiceps*), який спричинює захворювання — вертячку овець. Дорослі мозкови́ки живуть, як і ехінокок, у кишечнику собак та інших собачих. Личинкова стадія, ценур, локалізується в головному та інколи в спинному мозку овець. Мозкови́к на личинковій стадії може паразитувати й у людини.

Ряд Гвоздичники (*Caruophyllidea*)

Це нечисленна група цестод із цільним тілом, одним комплектом статевих органів і розетковидним сколексом (рис. 169). Їх розвиток відбувається з одним проміжним.

хазяїном, малощетинковим червом, у порожнині тіла якого розвивається процеркоїд із довгим хвостовим придатком. Дорослий паразит живе в кишечнику коропових риб. Отже, в циклі розвитку гвоздичників немає плероцеркоїдів, що деякі вчені розглядають як приклад первинно простого життєвого циклу, характерного для предкових груп цестод.

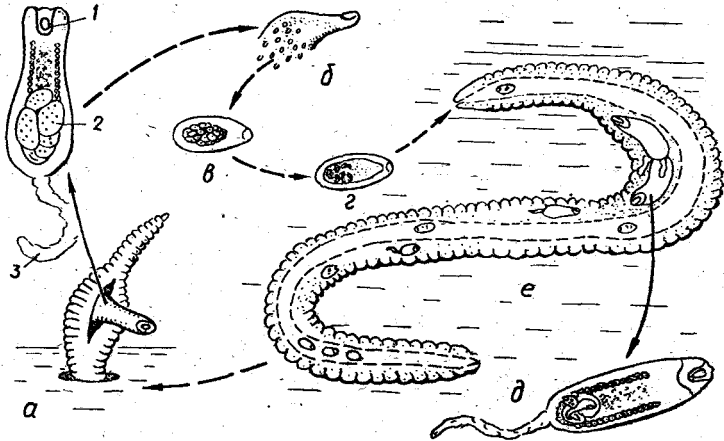


Рис. 170. Життєвий цикл *Archigetes sieboldi* — особина з дозрілими яйцями, що вийшла з хазяїна — дощового черв'яка (а), мертва особина, з якої висипаються яйця (б), яйце (в), яйце з онкосферою (г), статевозріла особина (д), дощовий черв'як з паразитами (е):

1 — ботрія; 2 — матка з яйцями; 3 — церкомер із гачками

Інші вчені вважають це *неотенією* — личинковим статевим розмноженням на стадії плероцеркоїда.

До цього ряду належить і паразит малощетинкових червів *Archigetes*, який розвивається без проміжного хазяїна (рис. 170). Він зберігає церкомер протягом усього життя. На цій підставі його вважають неотенічною личинкою — процеркоїдом, тобто з життєвого циклу в нього випали стадії плероцеркоїда та дорослої особини.

Існують дві гіпотези щодо природи стробіли цестод. Згідно з першою тіло цестод виникло в результаті не доведеного до кінця нестатевого розмноження, тобто є колонією поліморфних особин, що утворилися шляхом поперечного поділу — паратомії. Це — гіпотеза *полізоїчності* цестод. Серед цестод є паразити риб, у яких членики утворюються за типом паратомії. Кожний членик може формувати вторинні проглотиди. Потім стробіла розпадається на окремі дочірні стробіли, й на їх передньому кінці розвивається новий сколекс.

Друга гіпотеза твердить, що почленоване тіло стьожаків — не колонія, а цілий організм (гіпотеза *монозоїчності*). Її прихильники наголошують на будові нервової та видільної систем, що об'єднують усі відділи тіла в єдине ціле.

КЛАС АМФІЛІНОІДЕЙ (AMPHILINOIDEA)

Це невеликий (усього десять видів) клас плоских червів, що паразитують у дорослому стані в порожнині тіла осетрових, деяких костистих риб і черепах. Проміжними хазяями в життєвому циклі амфіліноїдей є ракоподібні.

Для представників класу характерне непочленоване тіло з одним комплектом статевих органів. На передньому кінці є невеличкий хоботок, що може втягуватися, на задньому — заглиблення, в якому зберігаються хітиноді личинкові гачки, залишки церкомера (рис. 171).

Покриви амфіліноїдей схожі на покриви цестод, проте в них немає мікротрихій. Внутрішня будова в цілому така ж, як у цестод. Травної системи немає, видільна система належить до протонефридального типу, але на відміну від усіх цестод у миготливих клітинах є не один пучок війок, а багато — 13—30.

Жіноча статева система складаєть-

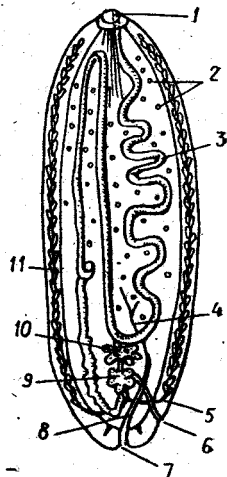


Рис. 171. *Amphilina foliaceae*:

1 — отвір матки; 2 — сім'яники; 3 — матка; 4 — сім'яносні канали; 5 — жовтівникова протока; 6 — жіночий та 7 — чоловічий статеві отвори; 8 — сім'япровід; 9 — оотипи; 10 — яєчник; 11 — жовтівники

ся з неправильної форми яєчника, яйцевода, оотипа, піхви з сім'яприймачем, жовтівників і довгої звивистої матки. Зовнішній отвір піхви міститься збоку в задньому кінці тіла поблизу чоловічого статевого отвору, а отвір матки — на передньому кінці. Чоловіча статева система складається з численних дрібних сім'яників, сім'явиносних каналів і сім'япроводів, що переходять в сім'явипорскувальний канал із статевим отвором на задньому кінці тіла. Цей отвір має особливі м'язи, за рахунок скорочення яких випорскується сім'яна рідина в отвір піхви іншої особини.

У заплідненому яйці амфіліноїдей розвивається десятигачкова личинка — *лікофора*. Лікофори не виходять у во-

ду, й проміжні хазяї заражуються під час поїдання яєць паразита. Для виведення яєць із лікофорами з тіла хазяїна одні види (*Amphipilina*) використовують отвори (черевні пори) хазяїна, інші — своїм переднім кінцем протикають тіло хазяїна й виводять через цей отвір матку, з якої у воду викидаються яйця. Проміжними хазяями паразита осетрових риб *Amphipilina foliacea* є різні бокоплави. З проковтнутого яйця виходить личинка, яка мігрує в порожнину тіла рачка, де перетворюється на личинку наступної стадії, що відповідає процеркоїду цестод, проте на відміну від нього не має церкомера й містить хітиноїдні гачки безпосередньо на задньому кінці тіла. Подальший розвиток *A. foliacea* відбувається в остаточному хазяїні, який з'їдає рачків разом із процеркоїдами, що мігрують у порожнину тіла хазяїна й перетворюються на дорослих особин.

ТИП НЕМЕРТИНИ (NEMERTINI)

Немертини — це переважно вільноживучі морські хижакі. Описано близько тисячі їх видів, із них у Чорному морі знайдено 33 види.

У них поєднуються риси, властиві плоским червам, і ознаки значно вищого ступеня організації. Особливістю немертин є довгий хобот на передньому кінці тіла, що вгортається в спеціальну хоботну піхву. Немертини мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок із війчастим епітелієм, порожнини тіла в них немає, а проміжки між внутрішніми органами заповнені паренхімою. Травна система в немертин наскрізна, крім передньої та середньої кишки, є ще й задня, що відкривається анальним отвором. Видільна система належить до протонефридального типу. У немертин є добре розвинена замкнена кровоносна система. Нервова система представлена двома парами мозкових гангліїв, від черевної пари йдуть два бічні нервові стовбури, з'єднані поперечними комісурами.

Немертини — роздільностатеві тварини, що мають численні гонади простої будови. До типу немертин належить вельо один клас із тією ж назвою.

КЛАС НЕМЕРТИНИ (NEMERTINI)

Тіло немертин звичайно витягнуте, у деяких видів голова може відокремлюватися невеликим звуженням тіла. Його форма звичайно нагадує стрічку; нитчасті або цилінд-

ричні форми трапляються рідше. У немертин ряду *Vdellonemertini* задня частина сильно сплющеного тіла розширена, на її вентральній стороні є присосок, а у представників підродини *Musciginae* — хвостовий придаток (рис. 172).

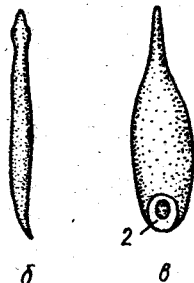
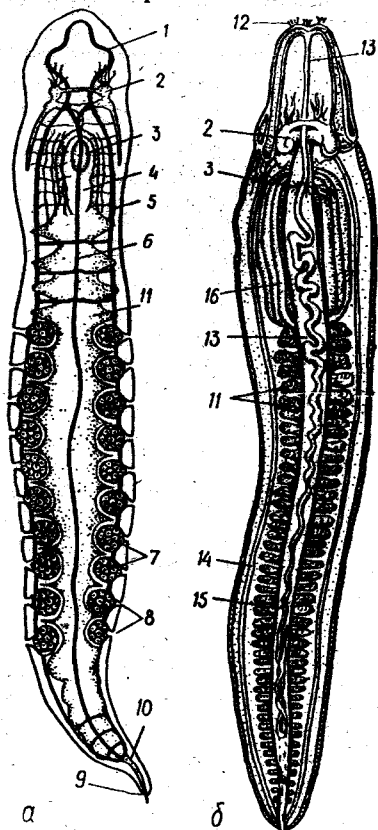


Рис. 172. Немертини — *Lineus geniculatus* (а), *Hoplonemertini* (б), *Malacobdella grossa* (в):

1 — бічні щільни; 2 — присосок

Рис. 173. Будова немертин — загальна схема (а), поздовжній розріз *Cerebralis fuscus* (б):

1 — головна кровоносна судина; 2 — мозковий ганглії; 3 — рот; 4 — стравохід; 5 — бічна та 6 — спинна кровоносні судини; 7 — гонади; 8 — статеві отвори; 9 — анус; 10 — задня кишка; 11 — кишені кишечника; 12 — фронтальний орган; 13 — піхва хобота; 14 — бічний нервовий стовбур; 15 — втягнутий хоботок; 16 — шлунок



Довжина тіла немертин коливається від 3—10 мм (*Aegonemertes*) до 10 м і більше (*Lineus longissimus*), ширина — від 0,3 до 10 мм. Додамо, що через велику еластичність тіла буває важко визначити довжину тієї чи іншої особини.

Колір немертин дуже різноманітний, описано жовті, сині, червоні, зелені або білі види. Є зовсім прозорі види, тоді їх колір зумовлюється забарвленням вмісту кишечника. Нерідко трапляються види з характерним візерунком.

Зовні тіло немертин вкрите епітелієм із високих війчастих клітин, численних одноклітинних залоз і чутливих клітин. Під епітелієм розташовані м'язи, які найчастіше

утворюють три шари — зовнішній кільцевий, середній поздовжній та внутрішній кільцевий. У представників фізних рядів цих шарів буває значно більше. Обидва кільцеві шари можуть зв'язуватися між собою м'язовими волокнами, що переплітаються в масі поздовжніх. Паренхіма в немертин часто буває пронизана ще й дорзовентральними м'язами. Немертини належать до тварин, що мають велику масу м'язів, яка досягає понад 50 % загальної маси тіла.

Немертини — активні хижаки, що полюють на багатоцетинкових червів, молюсків, ракоподібних. Вони можуть душити свою жертву, обвиваючи її хоботом і всім тілом, або протикати її стилетами та паралізувати отрутою.

Травна система немертин має утворення, не властиві плоским червам. Ротовий отвір розташований на передньому кінці тіла на черевній стороні. Він веде в глотку, що переходить у стравохід і далі в середню кишку, яка часто має бокові випини — кишені. Закінчується травна система коротенькою задньою кишкою, що відкривається назовні анальним отвором. Отже немертини мають наскрізний травний тракт. До органів живлення немертин належить також характерний для них орган — хобот у вигляді мускулястої трубки, яка в різних видів має різну довжину. Хобот міститься в особливій хоботній піхві, з якою зростається його основа.

Назовні хобот викидається через спеціальний отвір або через рот. Він рухається за допомогою спеціальних м'язів, що вивертають його як палець рукавички. Назад у піхву хобот втягується за допомогою спеціальних м'язів-ретракторів (втягувачів). У деяких немертин хобот має спеціальні отруйні залози та гострі стилети, що пронизують жертву.

Видільна система складається з двох протонефридів, які розташовані в передній частині тіла; кожен із них відкривається назовні власною порою. Видільна система тісно пов'язана з кровоносною — бічні каналці, що закінчуються циртоцитами, глибоко вдаються в стінки бічних кровоносних судин, що значно полегшує дифузіїю продуктів обміну з крові у видільну систему.

Важливою особливістю немертин порівняно з плоскими червами є наявність у них *кровоносної системи*. Вона замкнена, до її складу входять три головні поздовжні судини — одна спинна та дві бічні. Спинна судина міститься над кишечником (між ним і піхвою хобота). Всі три судини зливаються в головному відділі й, крім того, по всій довжині тіла сполучаються між собою поперечними перемичками. Головні судини можуть розгалужуватися на дріб-

ніші, які йдуть до різних органів (стравохід, хоботна піхва тощо). У нижчих немертин кров рухається безладно — спереду назад і в зворотному напрямку під час скорочення м'язів тіла. У більш високоорганізованих форм стінки судин мають власні м'язи, і циркуляція крові упорядковується — бічними судинами вона тече спереду назад, а спиною — ззаду наперед.

Кровоносна система має велике значення для транспорту поживних речовин від кишечника до всіх органів і частин тіла. Живлення крупною здобиччю вимагає більш високого рівня обміну речовин для її швидкого засвоєння. Паренхіма, що виповнює проміжки між органами, перешкоджає швидкому транспорту поживних речовин. Поява кровоносної системи, судини та капіляри якої проростають крізь паренхіму, усуває цю перешкоду. В крові є клітинні елементи (кров'яні тільця), які містять різні дихальні пігменти, зокрема гемоглобін. Вони надають крові червоного, жовтого або зеленого забарвлення. Таким чином, кров транспортує не тільки поживні речовини, а й кисень, що надходить через покриви.

Нервова система у різних груп немертин має різну будову. В одних видів вона представлена епітеліальним нервовим плетивом, у якому поздовжні стовбури є тільки згущенням нервових клітин, у інших — стовбури краще оформлені й містяться глибше. Мозок немертин складається з двох спинних і двох черевних гангліїв, з'єднаних комісурами. Він відрізняється від мозку інших нижчих червів складнішою будовою, що зумовлено більшим розвитком органів чуття. Від черевних гангліїв беруть початок два поздовжні бічні стовбури. По всьому тілі, особливо на черевній стороні, розташована велика кількість чутливих клітин. Немертини активно реагують навіть на дуже слабкі подразнення. На передньому кінці тіла на рівні мозкових гангліїв у немертин є органи хімічного чуття. Це бічні щілини та церебральні органи.

Бічні щілини мають вигляд заглиблень, розташованих по боках головного відділу й вистелених війчастим епітелієм і чутливими клітинами, що сприймають хімічні подразнення. Церебральні органи також щілиноподібні, але вони більше заглиблені в стінку тіла й доходять безпосередньо до мозкових гангліїв, інколи вони вп'ячуються в задню частину гангліїв і навіть зростаються з ними. Завдяки хеморецепторам немертини реагують не тільки на хімічний склад води, а й на смак їжі.

У більшості немертин є одна або кілька пар примітивних очей, що складаються з невеликої кількості світлочут-

ливих клітин, заглиблених у пігментні бокали. Як і турбеларії, немертини сприймають лише світлові подразнення, але не мають предметного бачення.

Немертини — роздільностатеві тварини. Їх статевий апарат має просту будову. Яєчники самок і сім'яники самців — це епітеліальні мішечки, заповнені статевими продуктами. Вони розташовані в паренхімі парами по боках кишечника. Якщо кишечник має кишені, статеві залози містяться між суміжними кишнями. Статеві протоки формуються у момент дозрівання статевих продуктів і мають вигляд коротких виростів стінок гонад, що відкриваються назовні незалежно один від одного.

У немертин, як правило, відбувається зовнішнє запліднення. У деяких видів до 50 особин з'єднуються в клубок і виділяють слиз, у який виводяться статеві продукти; тут відбуваються запліднення, а потім і розвиток яєць.

Яйце немертин дробиться спірально. Гастрюляція відбувається шляхом інвагінації або вrostання щільного комплексу клітин.

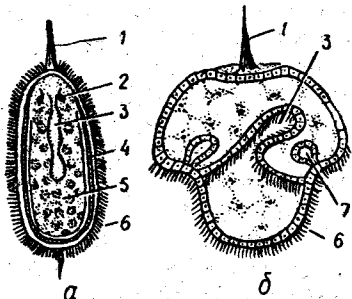
Немертини розвиваються з метаморфозом. Із яйця виходить вільно плаваюча личинка, яка в різних видів має неоднакову будову. У порівняно невеликого ряду *Palaeoneurini* з яйця виходить гастрюлоподібна личинка, яка відрізняється від дорослої особини простішою будовою та наявністю на одному полюсі (анімальному) чутливого *тім'яного органу*, який складається з дрібних клітин із пучком довгих війок. Личинка вкрита війчастим епітелієм, вона має рот, передню та сліпо замкнену середню кишку. Пізніше на задньому кінці утворюються задня кишка та анальний отвір. Під час метаморфозу такої личинки ектодермальний епітелій скидається, а під ним утворюється дефінітивний (остаточний) епітелій дорослої немертини. Разом із ним скидається також і личинковий *тім'яний орган*.

В інших немертин із яйця виходить личинка складнішої будови, що називається *пілідієм*. Його зовнішній вигляд не має нічого спільного з дорослою особиною (рис. 174). Зовні пілідій нагадує каску з китицею та з бічними навушниками. На вершині куполоподібного тіла міститься пучок довгих війок (китиця), що сидять на особливому потовщенні ектодерми — *тім'яній пластинці*. Вся личинка вкрита миготливим епітелієм, але по нижньому краю тіла та навушників проходить віночок особливо довгих війок — *передротний миготливий віночок*. Посередині нижньої половини тіла личинки міститься ротовий отвір, що веде в передню кишку, яка переходить в сліпо замкнену середню. Пілідій перетворюється на дорослу особину досить своєрідно. В

ектодермі пілідія в напрямку до кишечника з'являються вп'ячування, які згодом відділяються від ектодерми й утворюють замкнені пухирці, так звані *імагінальні диски*. Поступово розростаючись, вони об'єднуються між собою, охоплюючи кишечник. Під покривом пілідія з цих ектодермальних вп'ячувань формується нова ектодерма. Немертина виходить назовні, прориваючи покрив пілідія та поїдаючи його, потім вона опускається на дно й переходить до повзаючого способу життя.

Більша частина видів немертин заселяє прибережну зону морів, де вони ховаються в галечнику, щілинах скель, гушавині морських водоростей тощо. Деякі з них живуть у трубках, які утворюються завдяки секрету шкірних залоз.

Рис. 174. Личинки немертин — гастролоподібна личинка (а), пілідій (б): 1 — тім'яний орган; 2 — очі; 3 — кишка; 4 — імагінальний епітелій; 5 — паренхіма; 6 — личинковий епітелій; 7 — імагінальні диски



Є серед немертин і пелагічні форми, тобто жителі відкритого морського простору. Представники небагатьох видів пристосувалися до життя на суші (*Geonemertes*) у вологих місцях та у прісних водоймах (*Prostoma*, *Planolineus*, *Siolineus*).

Крім хижаків, відомі види-коменсали, зрідка трапляються також паразити молюсків (*Malacobdella*), крабів (*Carcinonemertes*) і деяких інших безхребетних.

ТИП КОЛОВЕРТКИ (ROTIFERA)

Коловертки — водні, переважно прісноводні організми, серед яких є бентосні та планктонні форми. Невелика частина видів пристосувалася до життя на суші серед мохів, лишайників тощо. Коловертки — найменші за розміром (0,04—2 мм) багатоклітинні тварини, які мають різноманітну та витончену організацію.

Описано понад 1 600 видів. В Україні відомо 500 прісноводних і понад 100 морських видів.

За рівнем організації коловертки близькі до первинно-порожнинних, із якими їх раніше об'єднували в один тип.

Тіло коловерток вкрите синцитіальним шаром *гіподер-*

ми, яка може виділяти кутикулу або потовщуватися, утворюючи панцир. Війки в покривах залишаються лише в коловертальному апараті, що є специфічним утвором коловерток. Базальної мембрани та м'язового мішка в коловерток немає, мускулатура утворена окремими диференційованими пучками, до складу яких входять гладенькі та поперечносмугасті м'язи. У коловерток є первинна порожнина тіла — *скізоцель*. Первинною ця порожнина називається тому, що в процесі еволюції вона виникає замість паренхіми й утворюється, як вважають, внаслідок розходження та розпаду клітин паренхіми. Звідси її друга назва — *скізоцель* (порожнина розпаду). Кишечник у коловерток наскрізний; крім передньої та середньої кишок, є задня кишка й анальний отвір. У глотці міститься особливий жувальний апарат — *мастакс*.

Видільна система коловерток належить до протонефридального типу. Нервова система представлена головним ганглієм, від якого відходять кілька нервів, є також дрібні додаткові ганглії, з'єднані між собою нервами.

Коловертки — роздільностатеві тварини. У них є клоака, в яку відкриваються отвори травної, статевої й видільної систем. Яйцеклітина дробиться спірально.

До типу *Rotifera* належить один клас — (*Rotatoria* Коловертки).

КЛАС КОЛОВЕРТКИ (ROTATORIA)

Більшість коловерток — вільноживучі, рухливі тварини, частина видів веде прикріплений спосіб життя, нечисленні види є паразитами деяких безхребетних, зокрема найпростіших, наприклад сонцевиків. Багато видів коловерток утворює колонії. Колонії коловерток формуються з кількох сотень, а іноді й тисяч молодих вільноплаваючих особин, які, з'єднуючись, виділяють велику кількість драглистої речовини. Колонія або прикріплюється до субстрату (*Lacinularia flosculosa*) або вільно плаває (*Sintherina socialis*).

Тіло коловерток має дуже різноманітну форму — найчастіше воно видовжене й у поперечному розрізі кругле або сплющене (рис. 175). Тіло коловерток більш-менш чітко поділене на три відділи — головний, тулуб і хвостовий, або ногу. Цей поділ зумовлений наявністю зовнішніх перетяжок покривів і не має відношення до справжньої сегментації тіла. Наявність потоншених покривів у окремих ділянках тіла забезпечує його гнучкість і здатність за допомогою окремих м'язів втягувати головний, а іноді й

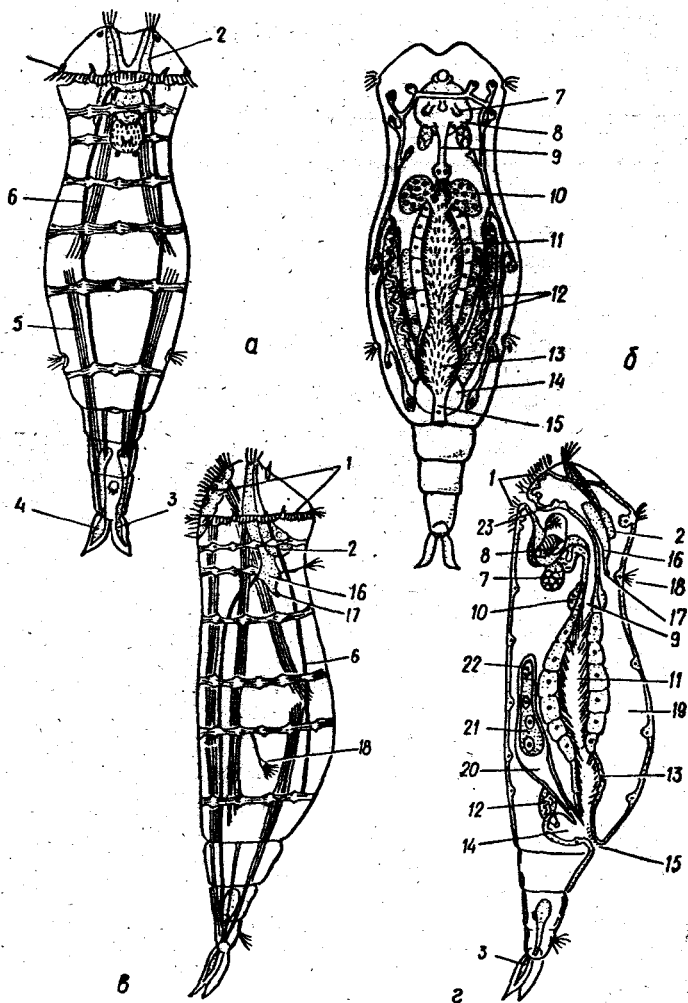


Рис. 175. Схема будови коловерток — вигляд зі спинної сторони (а, б), вигляд збоку (в, г):

1 — коловертальний апарат; 2 — ретроцеребральний орган; 3 — палець; 4 — клейка залоза; 5 — м'язи; 6 — нервові стовбури; 7 — слинна залоза; 8 — глотка з мастаксом; 9 — стравохід; 10 — травна залоза; 11 — шлунок; 12 — протонефридії; 13 — задня кишка; 14 — сечовий міхур; 15 — клоака; 16 — мозковий ганглії; 17 — мозкове око; 18 — шупальце; 19 — порожнина тіла; 20 — яйцепровід; 21 — жовтківник; 22 — яєчник; 23 — рот

хвостовий відділі у тулуб. Коловертки, що мають тулуб, вкритий панцирем, у такий спосіб захищаються від ворогів. На головному відділі міститься *коловертальний апарат*, він є сукупністю війок, які тісно розташовані по краях

дیسکوپодібних виростів голови й своїм биттям нагадують миготіння спиць колеса. Під час руху коловерток у воді коловертальний апарат виконує функції органа руху. Якщо ж коловертка прикріплюється до субстрату, рух війок створює вир, який затягує до ротового отвору поживні частки. Будова коловертального апарата може бути простою — у вигляді війчастої ділянки навколо рота або ускладненою, але функції його залишаються тими ж. На голові в коловерток часто є різні вирости й придатки, у сидячих форм край голови перетворюється на більш-менш широку лійку.

Тулубний відділ може мати нерухомі або рухомі вирости у вигляді шипів, кілів, весел або плавців. У цьому відділі міститься більша частина внутрішніх органів. Позаду анального отвору є мускулястий виріст тіла різної будови — хвостовий відділ, або *нога*. Вона закінчується одним-двома рухомими виростами — *пальцями*, на кінцях яких відкриваються протоки спеціальних залоз, що виділяють липкий секрет, або пластинкою з отворами для проток цих залоз. Будова ноги значною мірою визначає спосіб життя коловерток — за допомогою ноги вони регулюють напрямок руху під час плавання або прикріплюються до субстрату.

Гіподермальний шар у коловерток дуже тонкий (0,5 мкм), лише біля коловертального апарата та ноги він потовщується. *Гіподерма* є синцитієм, позбавленим клітинних перегородок, із невеликою кількістю ядер. Електронно-мікроскопічні дослідження свідчать, що всередині гіподермальної цитоплазми безпосередньо під плазматичною мембраною міститься щільний волокнистий шар завтовшки 0,2—0,4 мкм. У панцирних коловерток він досягає більшої товщини. В окремих видів гіподерма виділяє назовні щільну оболонку — *кутикулу* (наприклад, у *Asplanchna*). У складі покривів коловерток є білки-склеропротеїни, які надають їм міцності (хітину покриви не містять).

Потовщені покриви або масивний панцир мають переважно коловертки, що мешкають серед водної рослинності в прибережних зонах водойм, де збільшується ймовірність ушкодження незахищених покривів.

У багатьох видів прикріплених коловерток навколо тіла утворюються чохлаки, футляри тощо, які є захисними утворами (рис. 176). У одних видів вони зовсім прозорі й побудовані з драглистої речовини, яку виділяє гіподерма, в інших — до зовнішньої липкої поверхні прикріплюються сторонні частки, й футляр стає добре помітним. Надзвичайно цікаво будують свої чохлаки-тубки молоді самки

Floscularia ringens (див. рис. 176). Стінки їх трубки побудовані з кульок однакового розміру, що складаються з екскрементів коловертки й сторонніх часток. Такі кульки формуються в «пігулковому органі», який є вистеленим війками заглибленням на голові, що міститься під лопаттю

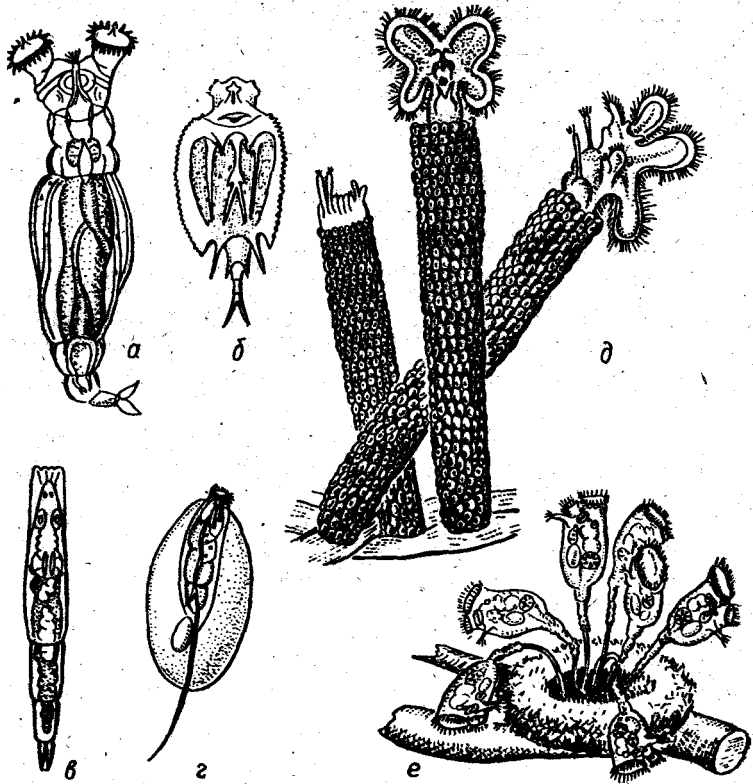


Рис. 176. Коловертки:

a — *Philodina brevipes*; *б* — *Macrochetus collinsi*; *г* — *Trichocerca cylindrica*; *д* — *Floscularia ringens*; *е* — *Ptygura thanyensis*

коловертального апарата. На дні заглиблення відкриваються протоки залоз, що виділяють липкий секрет. Під дією течії води, що виникає під час руху війок, неоформлені частки весь час крутяться, ущільнюються й набувають форми кульки. Потім коловертка вигинає головний відділ і приклеює кульку на стінку чохлака серед таких же кульок, прикріплених раніше.

Коловертки мають добре розвинені м'язи, які утворюють кільцеві та поздовжні стрічки, вони призначені для

втягування голови та ноги, вкривають кишечник, приводять у дію мастакс, сечовий міхур.

Коловертки мають первинну порожнину тіла (схізоцель), яка є проміжками між внутрішніми органами, заповненими рідиною. Зовні вона обмежена покриттями й не має власної вистилки. Внутрішні органи розташовані в порожнині досить вільно, між ними міститься рідина, в якій плавають окремі клітини. Первинна порожнина виконує опорну функцію, а також відіграє важливу роль у процесах обміну речовин — через неї проходить транспорт поживних речовин від кишечника до мускулатури, нервів, статевої системи, транспорт продуктів обміну, газів, тимчасове накопичення кінцевих продуктів обміну. Отже, первинна порожнина тіла виконує функцію внутрішнього середовища організму. Схізоцель полегшує обмінні процеси між кишечником та іншими тканинами; транспорт поживних речовин і продуктів обміну відбувається швидше, ніж через перенхіму у плоских червів. Тому у тварин, що мають порожнину тіла, кишечник не розгалужується й має вигляд прямої трубки.

Травна система починається ротовим отвором, який розміщений на черевній стороні недалеко від переднього кінця тіла, в центрі коловертального апарата. Далі міститься ротова порожнина, яка переходить у глотку. В її розширеній мускульній частині, або *мастаксі*, міститься жувальний апарат, який має вигляд кутикулярних виростів стінок і складається з ковадла та двох молоточків. Форма окремих частин жувального апарата надзвичайно різноманітна.

Під час руху молоточків і ковадла їжа подрібнюється. На стінках глотки міститься дві — вісім слинних залоз, протоки яких відкриваються в глотку. Глотка переходить у вузький стравохід, за яким міститься мішковидний *шлунок*, що займає більшу частину порожнини тулуба. В нього впадають протоки парних *травних залоз*, що розташовані по боках передньої частини шлунка. Шлунок веде до вузької задньої кишки, кінцева ділянка якої називається *клоакою*, що закінчується отвором. У деяких коловерток заднього відділу травної системи немає, вона закінчується шлунком, а неперетравлені рештки їжі викидаються через рот. Живляться коловертки водоростями, бактеріями, детритом, є хижакі, що полюють на найпростіших, коловерток тощо. У тварин, які плавають поволі, їжа захоплюється за допомогою коловертального апарата під час руху, а в тих, що рухаються швидко, — тільки після прикріплення. Хижакі добувають їжу активно за допомогою жу-

вального апарата, при цьому глотка може вивертатися назовні, захоплюючи здобич.

Видільна система починається клітинами циртоцитами, розташованими в головному відділі (по 3—50 із кожного боку). Від них відходять капіляри та вивідні каналці, які закінчуються загальним *сечовим міхуром* або парою проток, що відкриваються в клоаку. Видільна система виконує також осморегулюючу функцію. Крім протонефридів, у екскреції беруть участь амебоїдні клітини порожнинної рідини — *екскретифори*, а також *ретроцеребральний орган* — залоза, що міститься в задній спинній частині голови й відкривається назовні порою. Остаточні його функції не з'ясовані, але відомо, що він виділяє слиз із продуктами дисиміляції.

Нервова система коловерток складається з головного (церебрального) ганглію — ендонного мозку, гангліїв мастаксу та ноги, дрібних гангліїв, розкиданих по всьому тілу, а також нервів, що об'єднують ганглії, підходять до м'язових тяжів, органів чуття тощо. Отже, нервова система коловерток не має вигляду правильного ортогону.

Органи чуття представлені щупальцями, що виконують функції органів дотику, рівноваги й хеморецепції, та світлочутливими вічками, яких може бути два або лише одне. Очі, як і у турбеларій, інвертовані.

Қоловертки — роздільностатеві тварини. Для них характерний статевий диморфізм. Самки трапляються значно частіше, ніж самці, тому викладені відомості про будову коловерток, стосуються самок. Самці, по-перше, значно менші за самок і, по-друге, мають спрощену будову — кишечник у них редукований, видільна система недорозвинена. Життя самців короткочасне, воно закінчується після запліднення самок. Статева система самців складається з одного сім'яника, від якого відходить сім'япровід, що впадає в клоаку. Його кінцевий відділ міститься в мускулястому копулятивному органі. Статева система самок дещо складніша й представлена яєчником, жовтівником та яйцепроводом, що впадає в клоаку. Яєчник разом із жовтівником є одним органом, вкритим оболонкою, продовженням якої є яйцепровід.

Процес копуляції в одних видів відбувається через клоаку, в інших у будь-якому місці тіла. В цьому випадку самець прикріплюється до самки за допомогою присоска, що міститься над копулятивним органом. Механізм проникнення сперматозоїдів у порожнину тіла не з'ясовано. З порожнини тіла сперматозоїди активно проникають у яєчник, де відбувається запліднення яйцеклітин. Більшість

видів коловерток відкладає яйця й лише в деяких є живородіння. Дробіння яйцеклітини спіральне, близьке до типу дробіння турбеларій, проте має ряд специфічних особливостей. Бластопор, як і в турбеларій, перетворюється на ротовий отвір. Анальний отвір (отвір клоаки) формується на пізніх стадіях розвитку.

Ембріональний розвиток відбувається протягом трьохчотирьох діб. Характерним для коловерток є формування

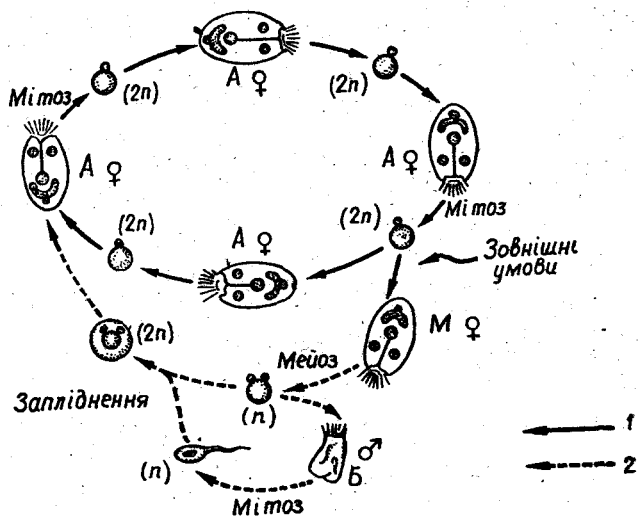


Рис. 177. Життєвий цикл коловерток — аміктична самка (А ♀), міктична самка (М ♀), самець (Б ♂):
1 — партеногенетичне та 2 — двостатеве розмноження

органів із незначної кількості клітин. Після закінчення ембріонального розвитку поділ клітин припиняється, й їх кількість залишається незмінною. Цим пояснюється сталість клітинного складу коловерток і відсутність у них регенерації.

Розвиток у коловерток прямий, без метаморфозу. Життєвий цикл коловерток протікає за типом гетерогонії, тобто має місце чергування двостатевих поколінь із партеногенетичними (рис. 177). З яєць, що перебувають у стані спокою, розвиваються аміктичні самки, які партеногенетично, без запліднення відкладають аміктичні яйця з диплоїдним набором хромосом. Під час їх утворення редукційний поділ не відбувається. З цих яєць розвиваються такі ж аміктичні самки. Цей процес повторюється кілька разів. Далі

під впливом зовнішніх умов (зміна температури, кількість і якість їжі, світло, хімічний склад середовища тощо) з'являються *міктичні самки*, що відкладають *міктичні гаплоїдні яйця*, утворення яких супроводжується редуційним поділом. З них без запліднення розвиваються самці, всі клітини яких мають гаплоїдний набір хромосом. Самці запліднюють міктичних самок, що після цього відкладають диплоїдні яйця, з яких згодом розвивається аміктичне покоління самок. Яйця вкриті міцними оболонками й можуть перебувати в стані спокою від двох тижнів до року й почати свій розвиток за сприятливих умов. Кількість життєвих циклів протягом року в різних видів різна; є моно-, ди- та поліциклічні види. Причому один і той же вид в різних водоймах може залежно від умов мати різну кількість річних циклів.

Таким чином, життєвий цикл коловерток протікає з проміжною редуцією — чергуються два типи дорослих поколінь: з диплоїдним набором хромосом (аміктичні та міктичні самки) та гаплоїдним (самці). Це один із унікальних випадків такої форми гетерогонії серед багатоклітинних тварин, інший — цикл одноклітинних форамініфер.

Крім циклічності розвитку, в коловерток має місце ще й *цикломорфоз* — періодична зміна зовнішньої будови певних поколінь коловерток, добре помітна, зокрема, в сезонних відмінностях розмірів і форм зовнішніх шипоподібних виростів на тілі (рис. 178).

Більшість видів коловерток — космополіти, деякі з них до того ж невибагливі до умов існування, живуть у теплих і холодних, солоних і прісних водоймах, а також на суші. Таких тварин, що опанували всі середовища існування, називають *убіквістами*.

Наземні та деякі водні коловертки не втрачають життєздатності після тривалого повного висихання, у разі зволоження вони відновлюють свою життєдіяльність. Висушені коловертки протягом 5 хв витримують нагрівання до 100 °С і протягом 4 год — заморожування до -270 °С.

Коловертки відіграють значну роль у житті водойм —

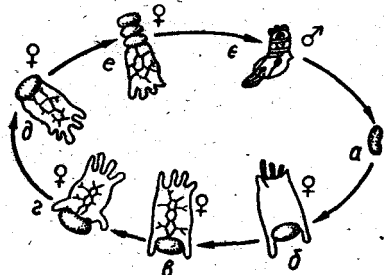


Рис. 178. Річний цикл *Apicoclearia cochlearis*:

a — зимове яйце; *b* — *c* — покоління партеногенетичних самок з літніми яйцями; *e* — самець

вони очищають воду, відфільтровуючи величезну кількість бактерій, водоростей, детриту. Вони є необхідною їжею для інших організмів і особливо для личинок риб, які щойно вийшли з яєць.

ТИП СКРЕБЛЯНКИ, АБО КОЛЮЧОГОЛОВІ (ACANTHOSERNALES)

Скреблянки — група паразитичних червів, яка об'єднує близько тисячі видів. В Україні відомо близько 60 видів. У дорослому стані вони паразитують у кишечнику хребтних тварин, а в личинковому — в порожнині тіла членистоногих.

За рівнем організації скреблянки дуже близькі до коловерток, проте мають своєрідну будову, зумовлену паразитичним способом життя.

Це — білатеральні тварини, на передньому кінці яких є прикріпний *хоботок*, озброєний кутикулярними гачками. Війчастий покрив у них повністю редукований, тіло вкрите кутикулою. Скреблянки мають шкірно-м'язовий мішок і первинну порожнину тіла — схизоцель. У них повністю редуована травна система, видільна система належить до протонефридіального типу. Нервова система представлена мозковим ганглієм (ендоном) і парою латеральних нервів. Скреблянки — роздільностатеві тварини, які мають сечостатеву клоаку. Яйця дробляться спіралью, розвиток супроводжується метаморфозом. Життєвий цикл скреблянок протікає зі зміною хазяїв.

До типу скреблянок належить один клас — *Acanthoserphala*.

КЛАС СКРЕБЛЯНКИ, АБО КОЛЮЧОГОЛОВІ (ACANTHOSERPHALA)

Розміри тіла скреблянок коливаються від 1,5 до 650 мм. Тварини мають білувате, інколи яскраво-оранжеве або коричневе забарвлення. Тіло скреблянок має видовжену, циліндричну форму й складається з *хоботка*, *шийки* та *тулуба* (рис. 179). Хоботок — основний орган прикріплення скреблянок. У різних видів він може мати циліндричну, овальну або кулеподібну форми. По всій його довжині поздовжніми або спіральними рядами розташовані кутикулярні гачки. Вони мають характерну форму й складаються з заглибленого в гіподерму кореня та вільного вістря, загнутого назад. Під час прикріплення паразита до стінки кишечника хазяїна гачки діють за принципом якоря. Нижня частина хоботка та шийка позбавлені гачків (рис. 180).

Шкірно-м'язовий мішок скреблянок складається з епікутикули, кутикули та гіподерми, під якою залягає базальна мембрана, та двох шарів м'язів — кільцевих і поздовжніх (рис. 181).

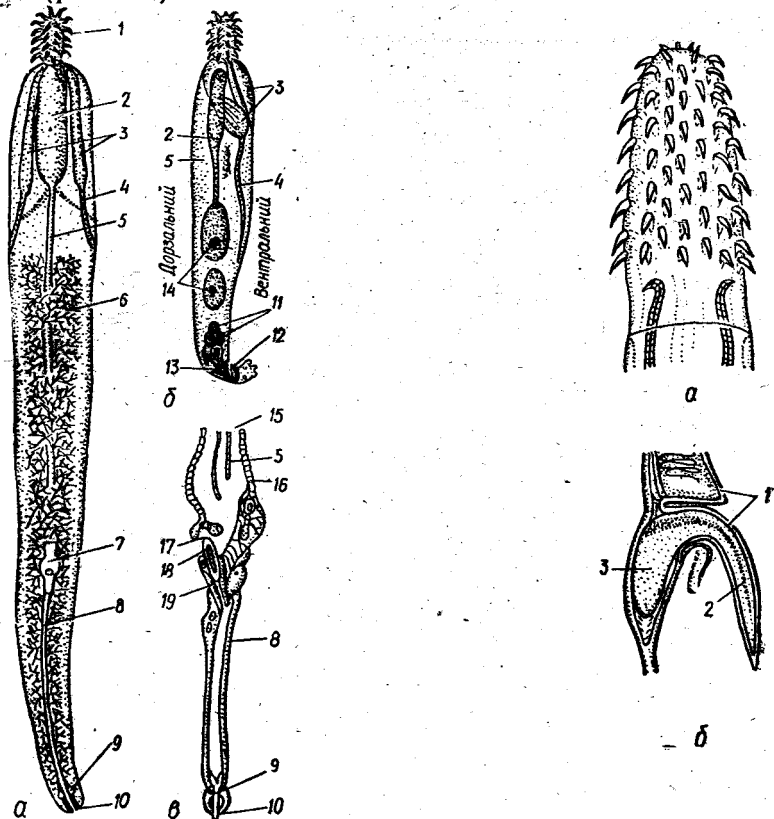


Рис. 179. Схема будови *Acanthocephalus lucii* — самка (а), самець (б), схема будови маткового дзвона (в):

1 — хоботок; 2 — хоботкова піхва; 3 — лемніски; 4 — м'язи; 5 — лігамент; 6 — яйця і яйцеві грудки; 7 — матковий дзвін; 8 — матка; 9 — піхва; 10 — статевий отвір; 11 — цементні залози; 12 — копулятивна сума; 13 — копулятивний орган; 14 — сім'яник; 15 — передній отвір дзвона; 16 — стінка дзвона; 17 — щипноподібний отвір дзвона; 18 — зріле яйце; 19 — яйцепровід

Рис. 180. Будова гачків хоботка скреблянок — розміщення гачків на хоботку (а), будова окремого гачка (б):

1 — кутикула; 2 — вістря гачка; 3 — корінь, занурений у тканини

Епікутикула — тоненька плівка, до складу якої входять мукополісахариди. Вона захищає паразита від дії травних ферментів хазяїна. **Кутикула** — тонкий шар, вкритий зовні плазматичною мембраною й пронизаний численними пора-

ми, від яких ідуть каналці у гіподерму. Кутикула виконує функції захисту та всмоктування. Через порові каналці молекули поживних речовин надходять до гіподерми, де перетравлюються. Гіподерма має синцитіальну будову. Це найтовщий шар покриву, в якому, в свою чергу, виділяють

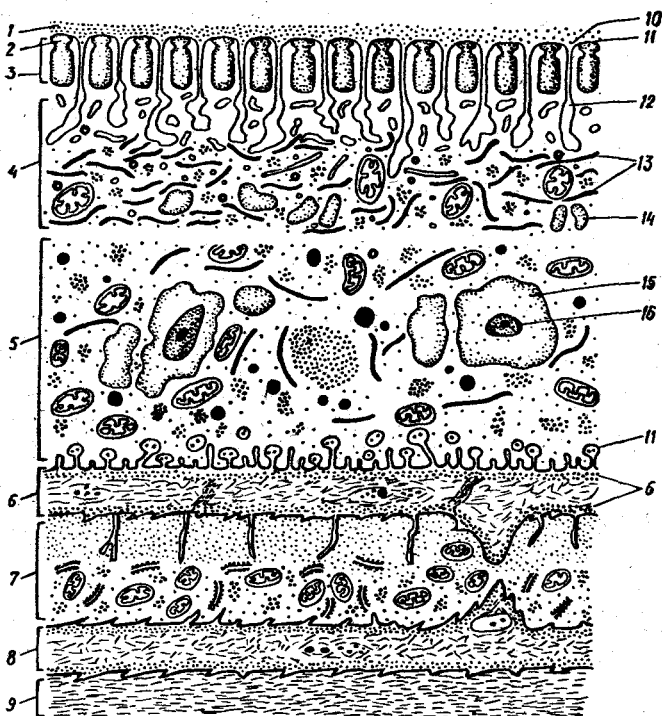


Рис. 181. Схема будови покривів скреблянок (за даними електронної мікроскопії):

1 — епікутикула; 2 — кутикула; 3—5 — шари гіподерми; 6 — базальна мембрана; 7 — кільцеві м'язи; 8 — сполучна тканина; 9 — поздовжні м'язи; 10 — пори; 11 — плазматична мембрана; 12 — каналці; 13 — волокна гіподерми; 14 — лакунарні канали; 15 — лакуна; 16 — ядро гіподерми

три шари, що різняться за будовою та порядком розташування опорних волоконць. Найбільше волоконць міститься в середньому шарі, де вони переплітаються в різних напрямках. Цей шар виконує основну опорну функцію в покривах. У нижньому шарі міститься складна система лакун, що має вигляд щілин між пучками радіальних волокон, заповнених рідиною. В них розташовані ядра гіподермального синцитію. У цьому шарі зосереджена найбільша кількість мітохондрій, саме тут відбуваються активні ме-

таболічні процеси. Лакунна система гіподерми пов'язана з м'язами, які мають трубчасту будову. Основною функцією цієї системи є транспортно-метаболична. В нижньому шарі гіподерми виявлена велика кількість резервної речовини — глікогену.

Отже, скреблянки мають дуже своєрідну будову покривів, що пов'язано з їх паразитичним способом життя та відсутністю в них травної системи. Середовище їх існування — кишечник хребтних тварин, багатий на продукти травлення, якими живляться скреблянки. Їх покрив виконує функцію поглинання та переробки цих речовин.

Покриви скреблянок озброєні великою кількістю кутикулярних гачків, які є похідним середнього шару гіподерми. Гачки містяться на хоботку та рідше на передній частині тулуба.

Під шкірно-м'язовим мішком є первинна порожнина тіла (схізоцель), заповнена порожнинною рідиною з окремими клітинами, які в ній плавають. Через неї відбувається транспорт поживних речовин від гіподерми до інших тканин, а також продуктів виділення.

Під хоботком міститься *хоботкова піхва*, заглиблена в порожнину тіла. Це мускулястий мішок, який переднім відкритим кінцем прикріплюється до стінок хоботка. Його порожнина сполучається з порожниною хоботка. В порожнині хоботкової піхви містяться м'язи, що втягують хоботок (ретрактори хоботка). Одним кінцем вони прикріплюються до передньої стінки хоботка, а протилежним — до стінки тіла, проходячи через задню стінку піхви. Під час скорочення ретракторів спочатку втягується в піхву передній кінець хоботка, а потім і весь хоботок (як палець рукавички). Крім того, в порожнині хоботкової піхви, найчастіше в її задній частині, розташований мозковий ганглій.

У місці переходу шийки в тулуб містяться специфічні органи скреблянок — *лемніски*, заглиблені в порожнину тіла з обох боків від хоботкової піхви. Вважають, що лемніски утворюються шляхом вп'ячування гіподерми стінки шийки в порожнину тіла. Вони мають видовжену форму, за будовою наближаються до гіподерми стінки тіла й багаті на лакуни. Їх функції остаточно не визначено, але більшість вчених схиляється до думки, що лемніски беруть участь у регуляції тиску в хоботковій піхві під час вивертання хоботка. Можливо, як і вся лакунна система гіподерми, лемніски є складовою частиною транспортної системи.

Травної системи в скреблянок немає, функцію поглинання та переробки поживних речовин виконують покриви.

Видільна система досліджена тільки у деяких груп скреблянок. Вона належить до протонефридіального типу й має вигляд капсули з багатьма колбоподібними циртоцитами або деревоподібно розгалуженого органа. Вивідний канал протонефридія з'єднується з вивідними протоками

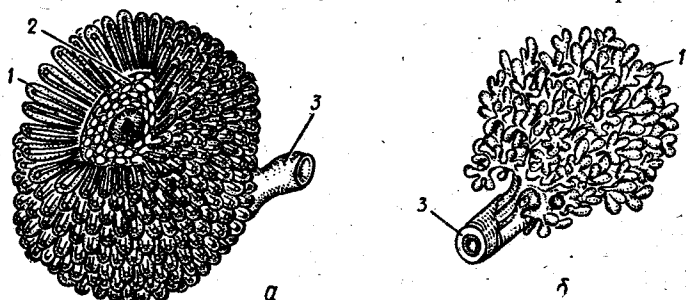


Рис. 182. Видільна система скреблянок — капсулоподібний орган (а); деревоподібний протонефридій (б):
1 — колбоподібні циртоцити; 2 — нефридіальна капсула; 3 — вивідний канал

статевої системи, утворюючи спільний отвір — сечостатеву клоаку (рис. 182).

Нервова система скреблянок представлена кулястим або овальним ганглієм, що міститься всередині піхви хоботка. Від нього вперед відходять нервові гілочки, які іннервують м'язи ретракторів піхви і рецептори хоботка, назад — два бічних нервових стовбури, від яких ідуть відгалуження до різних органів. У самців біля статевого отвору є ще й статевий нервовий ганглій (рис. 183).

Органи чуття в скреблянок розвинені дуже погано й представлені чутливими сосочками на верхівці хоботка, бічними сосочками біля його основи та сосочками біля статевого отвору. Шкірне чуття в скреблянок розвинене погано, більшість із них майже не реагує на уколи голкою, лише хоботок відповідає на найменше подразнення, втягуючись у піхву.

Скреблянки — роздільностатеві тварини. Їх статева система тісно пов'язана з так званим *лігаментом*. Це тонкостінний мішок, що тягнеться від піхви хоботка до заднього кінця тіла. Скреблянки мають переважно один такий мішок, деякі види — два (розташовані біля щільного осевого тяжа).

Статева система самок побудована досить своєрідно. Вона складається з численних яєчників, які містяться всередині лігаменту. Компактні яєчники є тільки в молодих самок, у статевозрілих особин лігамент розривається,

ячники розпадаються на грудочки яйцеклітин, які вільно плавають у порожнині тіла. Статеві протоки починаються матковим дзвоном, що має вигляд лійки, широкий кінець якої відкривається вперед, у порожнину тіла, а звужений задній кінець переходить у тонкі яйцеводи й далі в мат-

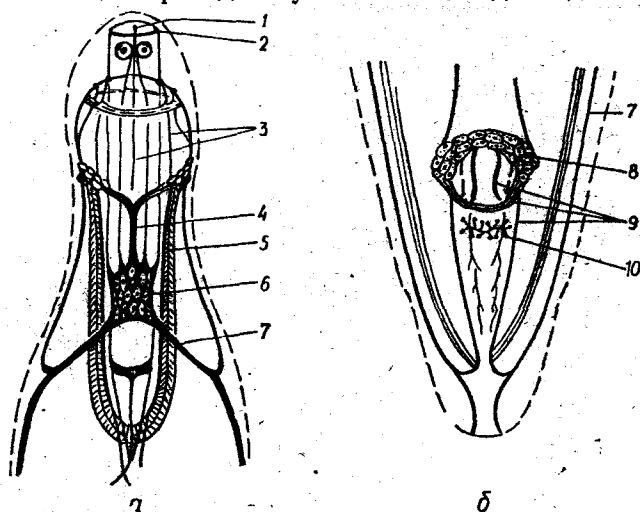


Рис. 183. Схема будови нервової системи скреблянки *Polymorphus rhirpi* — передній (а) та задній (б) кінці тіла самця:

1 — апікальний чутливий орган; 2 — нерви хоботкової піхви; 3 — нерви хоботка; 4 — передній серединний нервовий стовбур; 5 — стінка хоботкової піхви; 6 — центральний (головний) ганглії; 7 — бічні нерви стінки тіла; 8 — статевий ганглії; 9 — статеві нерви; 10 — чутливі сосочки

ку. Матка веде в піхву, яка відкривається назовні статевим отвором. Крім того, в задній частині дзвона є ще один отвір, який також сполучається з порожниною тіла. Яйця через передній отвір потрапляють у матковий дзвін, у якому відбувається їх своєрідне сортування. Дозрілі запліднені яйця, що мають характерну веретеноподібну форму, проштовхуються у вузькі яйцеводи, а звідти через протоки — назовні. Тільки дозрілі яйця можуть просуватися цими вузькими протоками. Округлі недозрілі яйця та яйцеві грудки викидаються з маткового дзвона через його задній отвір назад у порожнину тіла.

Статеві система самця складається з двох округлих сім'яників, розташованих один за одним всередині лігамента. Від сім'яників починаються сім'япроводи, що зливаються в сім'явиносний канал, кінцева ділянка його розширюється, утворюючи сім'яний пухирець, і переходить у копулятивний орган, який відкривається в копулятивну сум-

ку (бурсу). У спокійному стані сумка втягнена в тіло самця, а під час копуляції вивертається й охоплює задню частину тіла самки. Безпосередньо до сім'яників прилягають цементні залози, протоки яких відкриваються в сім'явниносний канал. Ці залози виділяють клейкий секрет, який

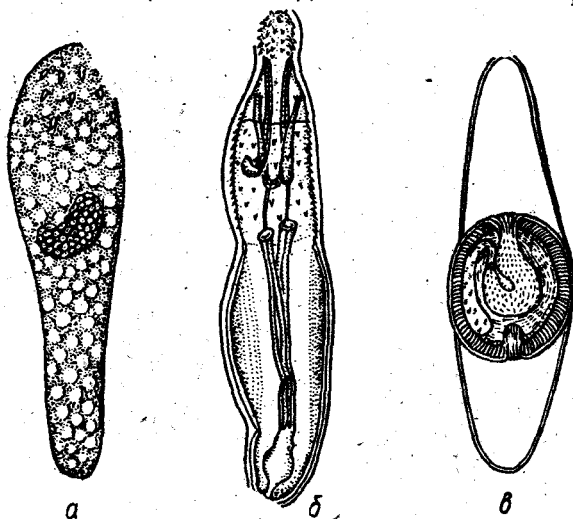


Рис. 184. Личинкові стадії скреблянок:
а — акантор; б — акантела; в — цистакант

заліплює статевий отвір самки після копуляції, запобігаючи витіканню сім'яної рідини. У скреблянок відбувається внутрішнє запліднення один раз за життя тварини.

Ембріональний розвиток протікає в тілі самки. На час виходу яєць у зовнішнє середовище в них міститься сформована ембріональна личинка — акантор. Для подальшого розвитку яйця мають потрапити в проміжного хазяїна, яким можуть бути ракоподібні чи наземні комахи. В кишечнику проміжного хазяїна акантор виходить з яйця, спочатку заглиблюється в стінку кишки, потім мігрує в порожнину тіла. Тут відбувається складний метаморфоз, у результаті якого формується наступна стадія — акантела й, нарешті, інвазійна личинка — цистакант. За будовою вона наближається до дорослих особин, але має недорозвинену статеву систему. Хоботок і задній кінець втягнуті в порожнину тіла, цистакант оточений захисною капсулою. Зараження остаточного хазяїна відбувається під час поїдання ним проміжних хазяїв, у порожнині тіла яких містяться інкапсульовані цистаканти (рис. 184).

Широко відома *скреблянка-велетень* *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. Цей найбільший представник типу досягає довжини 650 мм. Він паразитує в кишечнику свійських і диких свиней; проміжні хазяї — личинки пластинчастовусих жуків. Цистаканти не гинуть під час метаморфозу ко-

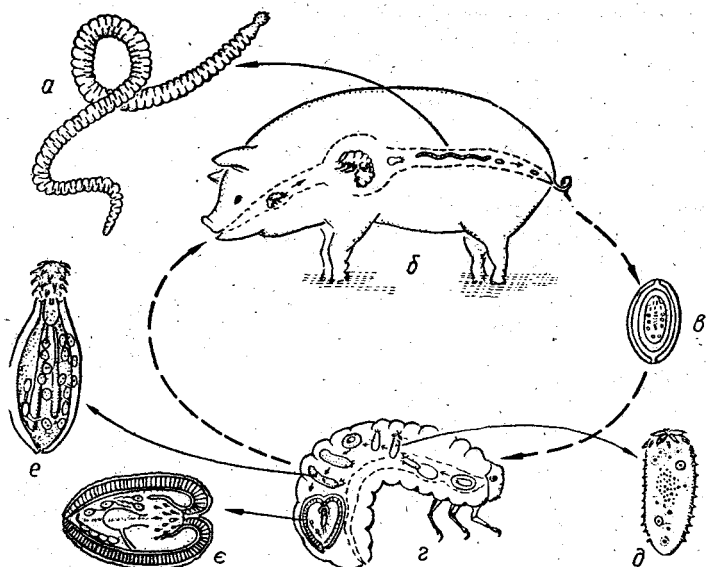


Рис. 185. Життєвий цикл *Macracanthorhynchus hirudinaceus*: а — доросла особина; б — основний хазяїн; в — яйце із зародком; г — проміжний хазяїн — личинка жука; д — акантор; е — акантела; ж — цистакант

мах, тому джерелом зараження можуть бути також лялечки та дорослі жуки (рис. 185).

У багатьох скреблянок життєвий цикл ускладнюється за рахунок включення в нього ще одного хазяїна, який називається *резервуарним*. Прикладом є цикл скреблянок роду *Cooperosoma*, що паразитують у кишечнику морських ссавців. Проміжні хазяї — бокоплави, резервуарні — риби, в організмі яких цистаканти не розвиваються, а тільки зберігаються до поїдання риби остаточними хазяями.

Скреблянки паразитують у людей досить рідко. Зараження відбувається тільки тоді, коли людина проковтне комаху чи рибу з личинковими формами скреблянок, що звичайно паразитують у ссавців.

ТИП ПЕРВИННОПОРОЖНИННІ (NEMATHELMINTHES)

Це переважно вільноживучі, рідше паразитичні організми, що пристосувалися до різних умов життя (морські та прісні води, ґрунт, організми рослин і тварин). Описано понад 20 тис. сучасних видів, проте їх реальна кількість значно більша, оскільки ця група вивчена ще недостатньо.

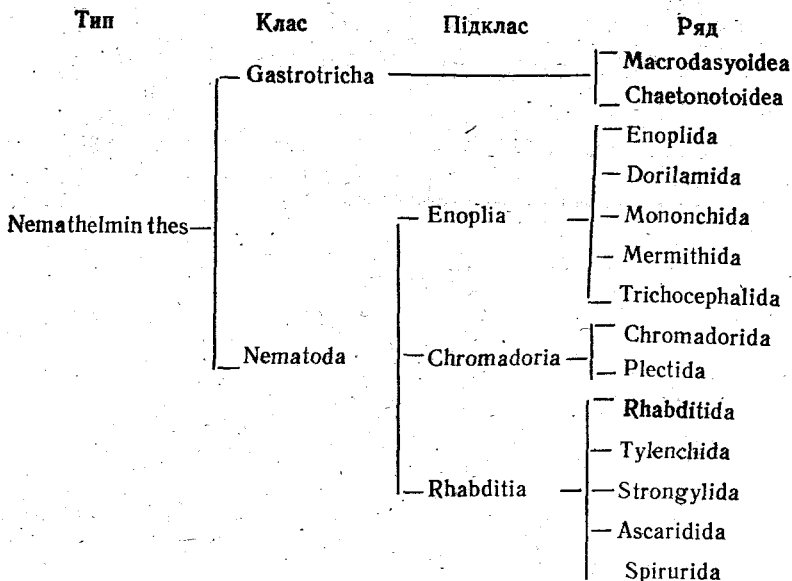
Тіло тварин вкрите кутикулою. Війчастий покрив зберігається лише на черевній стороні або повністю редукований; шкірно-м'язовий мішок розвинений неоднаково, мускулатура переважно поздовжня. Нематгельмінти мають *первинну порожнину тіла (схізоцель)*, яка має вигляд щілин між внутрішніми органами, заповнених рідиною й не вистелених власним епітелієм. Кишечник тварин — це пряма наскрізна трубка, що поділяється на три відділи — ектодермальну передню кишку — глотку (*фаринкс*), як правило, з тригранним просвітом, ентодермальну середню кишку та ектодермальну задню, яка закінчується анальним отвором.

Видільна система належить до протонефридіального типу або має вигляд видозмінених шкірних залоз.

Нервова система представлена навкологлотковим нервовим кільцем, від якого відходить різна кількість поздовжніх стовбурів. Справжніх нервових гангліїв у них немає. Органи чуття в первиннопорожнинних розвинені погано.

Первиннопорожнинні — переважно роздільностатеві тварини, їх статевий апарат має просту будову. Характерною особливістю ембріонального розвитку первиннопорожнинних є білатеральне, різко детерміноване дробіння. У них має місце прямий розвиток або вихід із яйця личинки, загалом подібної до дорослої тварини. Ріст личинки супроводжується линяннями; дорослі особини не линяють.

До типу Nematelminthes раніше відносили такі класи: Gastrotricha, Nematoda, Rotatoria, Kinorhyncha, Nematomorpha, Priapulida. Усі вони характеризуються майже однаковим рівнем організації, мають кутикулу, первинну порожнину тіла, наскрізний кишечник. Проте відміни планів будови цих груп, особливості будови нервової системи та ембріонального розвитку свідчать про те, що таке об'єднання є штучним. Тому ми приймаємо систему первиннопорожнинних, за якою тип Nematelminthes поділено на два класи — Гастротрихи (Gastrotricha) та Нематоди, або Круглі черви (Nematoda).



КЛАС ЧЕРЕВОВІЙЧАСТІ, АБО ГАСТРОТРИХИ (GASTROTRICHA)

Це дуже дрібні (0,5—1,5 мм) тварини, серед яких є морські та прісноводні форми. Всього відомо близько 300 їх видів. У прісних водоймах України знайдено близько 40 видів, у Чорному морі — близько 20.

Тіло в гастротрих білатерально-симетричне, витягнуте в довжину, сплющене на вентральній стороні та опукле на дорзальній. Закінчується тіло роздвоєнням — вилкою.

Серед черевовійчастих є дві життєві форми, що різняться місцем проживання, формою тіла та особливостями будови (рис. 186). Більшість морських черевовійчастих (ряд *Macrodasyoidea*) мешкає у капілярних проміжках між часточками ґрунту. Тіло їх вузьке, витягнуте у довжину. Види роду *Chaetonotoidea* — переважно прісноводні форми (лише деякі представники є мешканцями морів). Вони живуть на поверхні ґрунту та водної рослинності й мають коротеньке, схоже на пляшку тіло.

На черевній стороні у черевовійчастих містяться численні війки, звідки й походить назва класу. Їх тіло вкрите кутикулою, яка вкриває спинну і черевну сторони, а також основи війок, не перешкоджаючи їх биттю.

У макродазіїд кутикула тоненька, у хетонотид на спині вона досягає значної товщини, виконуючи захисну функцію. У багатьох видів на ній утворюються шипики, лусочки тощо.

Під кутикулою міститься гіподерма, що має вигляд зануреного епітелію. У гіподермі є багато залозистих утворів, особливо характерні для гастротрих *прикріпні трубочки*

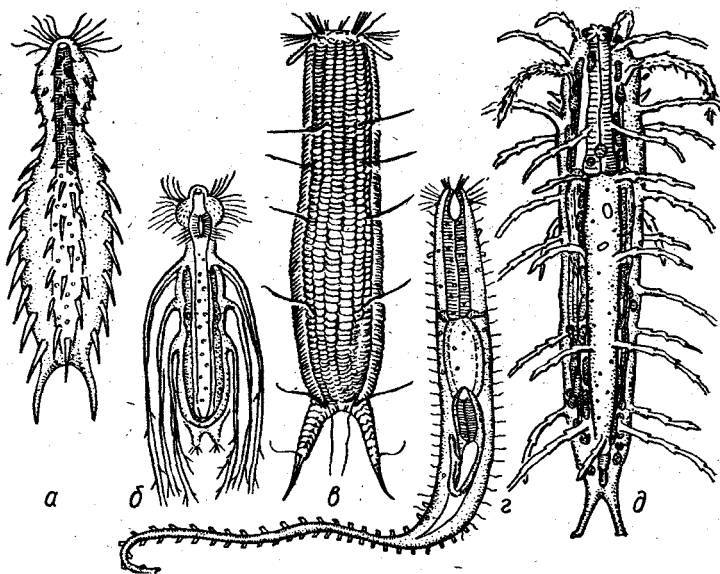


Рис. 186. Гастротрихи:

a — *Chaetonotus*; *b* — *Stylochaeta*; *c* — *Heteroxenotrichula*; *e* — *Urodasyus*; *d* — *Paraturbanella*;

ки (рис. 187). У хетонотид вони містяться на хвостовій вилці, у макродазіїд — по боках уздовж тіла. Прикріплені трубочки — своєрідні залозисто-чутливі органи, вкриті короткими трубкоподібними виростами зовнішньої кутикули з отворами на кінцях. До складу цих органів входять три клітини — підтримуюча, залозиста та чутлива з джгутиком. У макродазіїд із трубки стирчить довгий нерухомий джгутик — чутливий відросток нервової клітини, другий її відросток з'єднаний з нервовим стовбуром. Залозиста клітина виділяє клейкий секрет. За допомогою цих органів гастротрихи можуть прикріплюватися до субстрату або «крокувати» по піщинках, приклеюючись по черзі перед-

нім і заднім кінцями. Ці утвори виконують також функцію механорецепторів (органів дотику).

М'язи шкірно-м'язового мішка в гастротрих представлені окремими смугами. Найбільше розвинені поздовжні м'язи, які тягнуться двома широкими стрічками по боках тіла. Інші групи поздовжніх м'язів значно вужчі. У макродазіїд є ще й погано розвинені кільцеві м'язи, а у хетонотид їх немає. Крім цього, є дорзовентральні (спинно-черевні) м'язи, а також м'язи, що оточують кишечник. За мікроскопічною будовою м'язи гастротрих належать до косо покреслених (на гістологічних зрізах вони виглядають як косо покреслені смужки).

Порожнини тіла — схізo-цель — у гастротрих розви-

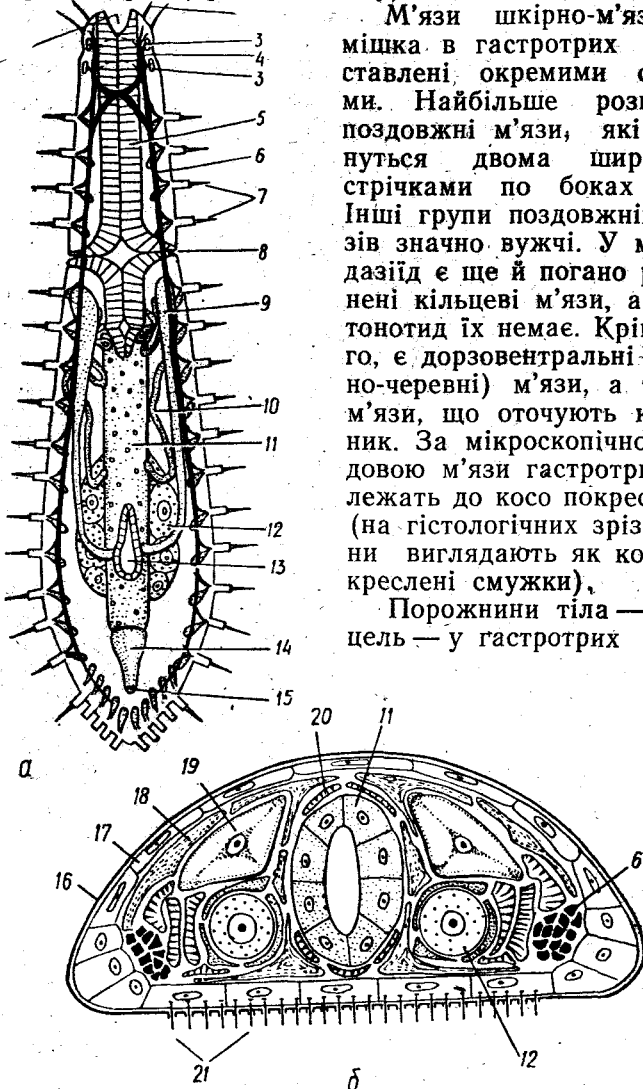


Рис. 187. Схема будови гастротрих — поздовжній (а) та поперечний (б) зрізи:

1 — рот; 2 — чутливі волоски; 3 — чутливі ямки; 4 — нервово кільце; 5 — Фаринкс; 6 — вентродатеральні нерви; 7 — прикріпні трубочки; 8 — глоткові пори; 9 — сім'яники; 10 — протонефрідії; 11 — середня кишка; 12 — яєчники; 13 — копулятивний орган; 14 — задня кишка; 15 — анус; 16 — кутікула; 17 — епітелій; 18 — кільцева мускулатура; 19 — клітини V-органа; 20 — поздовжні м'язи; 21 — вентральна війчаста смужка

нена слабо. У хетонотид це вузькі щілини між органами. У макродазіїд внутрішні органи так щільно прилягають один до одного, що порожнина майже не виражена. У цих тварин є ще *V-орган*. Ультраструктурні дослідження свідчать, що він складається з двох смуг мезодермальних клітин, розташованих обабіч кишечника та з'єднаних на задньому кінці тіла. Їх цитоплазма дуже вакуолізована. Ці клітини забезпечують високий рівень тургору тіла. *V-орган* відіграє важливу роль у забезпеченні рухової активності макродазіїд, виконуючи функцію антагоніста поздовжньої мускулатури. Їх тіло згинається за рахунок роботи поздовжніх м'язів, випростується завдяки пружності клітин *V-органа*. У гастротрих, які не мають *V-органа*, опорну функцію виконують інші утворення — хордоподібний виріст кишечника в задній частині тіла, що складається з ряду дуже вакуолізованих пружних клітин, або вакуолізовані клітини епідермісу.

Травна система гастротрих представлена досить довгою передньою кишкою — фаринксом, середньою та коротенькою задньою кишкою з анальним отвором. *Фаринкс* — це м'язова трубка з тригранним просвітом, вистелена кутикулою. Специфічною особливістю фаринкса макродазіїд є *глоткові пори*, що з'єднують його порожнину із зовнішнім середовищем. Середня кишка вистелена епітелієм, до складу якого входять два типи клітин — секреторні та всмоктуючі. Деякі з цих клітин здатні до фагоцитозу.

Гастротрихи живляться бактеріями, найпростішими, одноклітинними водоростями, зокрема й діатомовими.

Видільна система гастротрих складається з пари протонефридів, що виконують функції осморегуляції та виділення. Осморегуляція має важливе значення не тільки для прісноводних, а й для морських видів, тому що вони живуть у прибережній смузі, де різко коливається солоність середовища через пересихання або дощові зливи. Протонефриді забезпечують сталість концентрації солей у внутрішньому середовищі організму.

Нервова система гастротрих складається з навкологлоткового нервового кільця, від якого беруть початок два бічних стовбури, що тягнуться вздовж всього тіла по краях черевної сторони. До складу нервового кільця входять переважно нервові волокна клітин, тіла яких утворюють рихлу масу попереду й позаду нервового кільця. Отже, справжніх гангліїв, що мають певну структуру та власну оболонку, у гастротрих немає. До складу нервових стовбурів входять нервові волокна та окремі нейрони.

У гастротрих, крім прикріплених трубочок, про які вже згадувалося, є й більш спеціалізовані органи чуття. Це перш за все численні чутливі волоски, що вкривають передній кінець тіла. У деяких гастротрих є прості вічка, які лежать над самим навкологлотковим кільцем. Обабіч переднього кінця тіла розташовані дві пари війчастих ямок — органів хімічного чуття (хемерецепторів). Кожна ямка має вигляд заглиблення в кутикулі, під яким містяться чутливі клітини з нерухомими складно розгалуженими джгутіками, з'єднані нервами з навкологлотковим кільцем. Крім чутливих клітин, до складу цих органів входять також і секреторні.

Морські макродазіїди — гермафродити. Вони мають пару сім'яників і пару ячників. Запліднення в них внутрішнє, але копулятивного органа немає, замість нього є каудальний (хвостовий) орган, одна частина якого діє як бурса — приймач сперми, друга — як копулятивний орган. Ячники біля основи зливаються разом. Яйця виводяться в зовнішнє середовище через жіночий статевий отвір, у деяких видів — крізь розрив стінки тіла. Прісноводні хетонотиди в основному представлені партеногенетичними самками. Дробіння заплідненої яйцеклітини характеризується як білатеральне. Це означає, що через яйце, що дробиться, можна провести лише одну площину симетрії. Дробіння детерміноване (вже на стадії чотирьох—восьми бластомерів відомо, яким зачаткам вони дають початок).

Розвиток гастротрих відбувається без метаморфозу, з яйця відразу виходить сформована тварина.

КЛАС НЕМАТОДИ (NEMATODA)

Нематоди — одна з найбільш численних і поширених груп тварин. Вони мешкають у морях, прісних водоймах, ґрунті, є паразитами рослин і тварин. Описано близько 20 тис. видів нематод. Проте, за прогнозами різних вчених, загальна кількість їх видів коливається від 80—100 тис. до 1 млн. Більшість нематод — вільноживучі тварини, що мешкають у вузьких капілярних проміжках між часточками ґрунту, піску, мулу на дні водойм або на суші, й лише близько 7 тис. видів (приблизно третина відомих) — паразити рослин і тварин. У прісних водоймах України знайдено понад 300 видів нематод, у Чорному та Азовському морях — близько 200. У хребетних тварин зареєстровано 561 вид паразитичних нематод.

Форма тіла у нематод переважно веретеноподібна, у поперечному розрізі — кругла; у паразитичних видів тіло більш видовжене, ниткоподібне. Самки деяких видів, які паразитують у рослин (наприклад, *Meloidogyne*), мають грушоподібну форму, що пояснюється надмірним розвитком їх статевої системи (рис. 188).

Вільноживучі нематоди, як правило, мають мікроскопічні розміри (0,3—1 мм); фітонематоди досягають 8—10 мм,

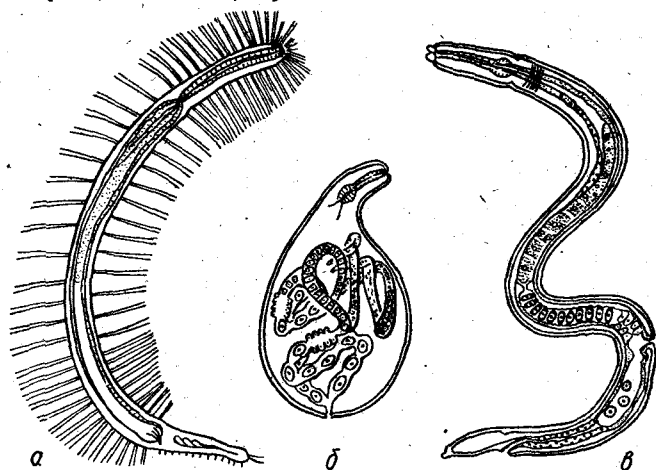


Рис. 188. Зовнішній вигляд нематод:

a — вільноживуча морська нематода *Steineria mirabilis*; *б* — *Meloidogyne* sp.; *в* — *Aphelenchoides composticola* — паразити рослин

найкрупніші паразити хребетних, наприклад людська аскарида, мають довжину 30—40 см, а *Placentonema gigantissima* — мешканка плаценти кашалота — досягає 6—8 м.

На передньому кінці тіла міститься ротовий отвір, на черевній стороні біля заднього кінця — анальний (рис. 189).

Нематоди характеризуються погано вираженою білатеральною симетрією, а в їх зовнішньому вигляді більше виражена радіальна симетрія. Спинна сторона тіла нематод мало відрізняється від черевної. Тіло в них веретеноподібне, у поперечному розрізі кругле, звідки й походить назва нематод — круглі черви. На передньому кінці у вільноживучих видів є чутливі щетинки, розташування яких підпорядковане трипроменевої симетрії, трипроменевим є також розташування трьох або шести губ навколо рота. У внутрішній будові більш виражена білатеральна симетрія.

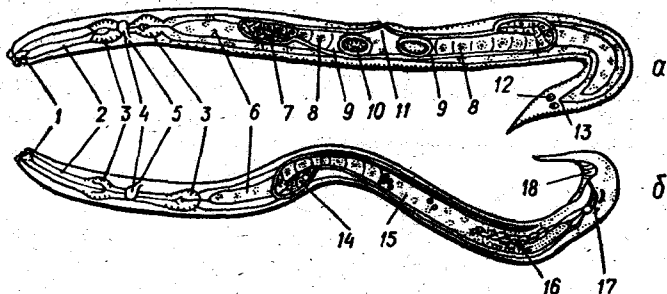


Рис. 189. Схема будови нематод — самка (а), самець (б):

1 — стома; 2 — стравохід; 3 — бульбус стравоходу; 4 — шийна залоза; 5 — видільна пора; 6 — середня кишка; 7 — яєчник; 8 — яйцепровід; 9 — матка; 10 — яйце; 11 — жіночий статевий отвір; 12 — задня кишка; 13 — анальний отвір; 14 — сім'яник; 15 — сім'япровід; 16 — сім'явидпорскувальний канал; 17 — спікули; 18 — бурса

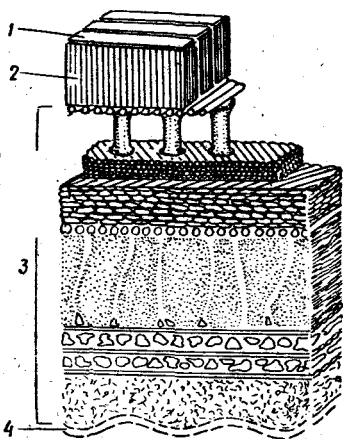
Шкірно-м'язовий мішок нематод складається з кутикули, гіподерми та шару поздовжніх м'язів.

Кутикула нематод — багатошарове утворення. Вона складається з чотирьох шарів (епі-, екзо-, мезо- та ендокутикули), кожен із яких побудований з кількох шарів. Електронно-мікроскопічні дослідження свідчать, що в кутикулі чергуються шари з паралельних стрижнів, розташованих перпендикулярно до її поверхні, косих, кільцевих і поздовжніх волоконець і аморфної щільної речовини. Така будова зумовлює міцність і еластичність кутикули. Зовнішні шари пронизані системою найтонших каналців. На головному кінці в багатьох нематод кутикула потовщується за рахунок розростання пухкого шару мезокутикули (рис. 190).

Хімічний склад кутикули є досить складним, вона містить різні білки (альбуміни, колаген, склеропроїєїн), глікопротеїди, ліпіди. Наявність колагену зумовлює механічну міцність кутикули.

Кутикула не лише вкриває зовні тіло нематод, а й вистилає всі ектодермальні відділи травної системи — ротову порожнину, глотку, задню кишку. У цих відділах її будова значно простіша, ніж будова зовнішньої кутикули.

Ріст нематод супроводжується линянням. Стара кутикула відшаровується від гіподерми та скидається разом із усіма її похідними (щетинками, папілами тощо) і внутрішньою кутикулою травного тракту, а гіподер-



ма продукує нову кутикулу.

Однією з найважливіших функцій кутикули є захисна. Особливості середовища існування нематод — проміжки між частками ґрунту, вузькі міжклітинники в тканинах рослин і тварин — потребують захисту тіла від механічних пошкоджень. Потовщення кутикули на головному кінці,

Рис. 190. Схема будови кутикули нематод:

1 — епikutула; 2 — екouterкула; 3 — шар мезокутикули; 4 — ендокутикула

який зазнає найбільшого навантаження, є своєрідним амортизатором. Кутикула є й хімічним бар'єром, що захищає тканини тіла від впливу різних шкідливих речовин. Особливо важливо це для нематод — паразитів кишечника тварин. Проте наявність у епikutулі пор свідчить про вибіркочу проникність кутикули для деяких речовин, особливо в паразитичних форм.

Кутикула є також елементом опорно-рухової системи. Рухи нематод — це результат антагоністичної взаємодії між поздовжньою мускулатурою та кутикулою, яка підтримується в натягнутому стані завдяки високому тиску порожнинної рідини. Скорочення м'язів одного боку приводить до згинання тіла, його розгинання відбувається завдяки пружності натягнутої кутикули. Характерно, що внутрішня кутикула, яка вистилає передню та задню кишки, не має такої багат шарової будови саме тому, що не бере участі в біомеханіці рухів.

Виникнення складної та поліфункціональної кутикули відіграло вирішальну роль у становленні організації нематод і було важливим кроком на шляху прогресивної еволюції цієї групи тварин. Серед усіх інших червоподібних організмів, вкритих кутикулою (гастротрихи, коловертки, скреблянки, волосові, приапуліди тощо), лише кутикула нематод має складну будову й виконує, крім захисної функції, ще й рухову.

Під кутикулою міститься гіподерма — видозмінений шкірний епітелій зануреного типу. Гіподерма різко дифе-

ренційована на тоненький шар (0,1—8 мм) *субкутикули*, що розташована по всій поверхні тіла між кутикулою та мускулатурою, і поздовжні *гіподермальні валики*, які глибоко вдаються в порожнину тіла.

Гіподерма нематод має обмежену кількість клітин, які розташовані правильними поздовжніми рядами, — від п'яти до 12 у різних видів. Кожна гіподермальна клітина утворена тонкою (0,1—0,8 мм) сплющеною частиною, що входить до складу субкутикули, й великим цитоплазматичним виростом, у якому містяться ядро та основна частина органел. Цей виріст є складовою одного з гіподермальних валиків.

Така будова гіподерми зумовлена її опорно-механічною функцією. Біомеханіка рухів нематод вимагає тісного механічного зв'язку між кутикулою та м'язами, який і забезпечує гіподермальна субкутикула. У гіподермальних валиках зосереджена більшість органел. Лише у паразитичних форм шар субкутикули досягає значної товщини (до 30 мкм) і містить сітку опорних волокон.

Гіподерма — важлива бар'єрна тканина, вона виконує функцію регуляції вибіркового проникнення речовин, а крім того, є також однією з головних запасуючих тканин, що накопичує жири та глікоген.

Мускулатура нематод складається з одного шару поздовжніх м'язових клітин, які утворюють дві дорзальні та дві вентральні стрічки. У більшості дрібних вільноживучих і паразитичних нематод кількість м'язових клітин стала й їх небагато — найчастіше вісім на поперечному розрізі. Великі паразитичні нематоди мають значно більше м'язових клітин. М'язова клітина поділяється на *скоротливу зону*, *цитоплазматичну частину* та кілька розгалужених *іннерваційних відростків*, що відходять від тіла клітини до нервових стовбурів (рис. 191). У цитоплазматичній зоні м'язових клітин містяться ядро, мітохондрії, опорні волокна, гранули глікогену та інші органоїди й включення. Три-чотири десятиліття вчені вважали, що нематодам, як і іншим нижчим черв'якам, властиві гладенькі м'язові клітини. Але нещодавно було встановлено, що мускулатура нематод складається з кося покреслених м'язових клітин, які за будовою та функціями наближаються до поперечносмугастих м'язів членистоногих і хордових.

У нематод нерви не підходять до м'язів, м'язові клітини своїми іннерваційними відростками тягнуться до нервів. Таким чином, мускулатура нематод частково виконує функцію проведення збудження за допомогою системи іннер-

ваційних відростків. Отже, незважаючи на анатомічно просту будову, вона має високий рівень спеціалізації.

Для нематод характерна первинна порожнина тіла — схізоцель. Проте у більшості нематод, які мають мікроскопічні розміри, органи щільно прилягають один до одного, а щілини між ними виповнені неклітинною речовиною, що складається з густої сітки безладно переплетених тоненьких волоконець. У великих паразитичних нематод схізо-

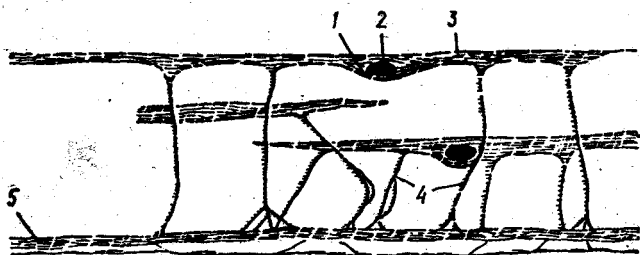


Рис. 191. М'язові клітини *Pontonema vulgare*:

1 — цитоплазматична частина; 2 — ядро; 3 — скоротлива зона;
4 — інвертаційні відростки; 5 — черевний нервовий стовбур

цель має вигляд великої порожнини, заповненої рідиною. Ця рідина створює високий внутрішній тиск, що має важливе значення під час хвилеподібних рухів тварин. У дрібних нематод високий внутрішній тиск забезпечують клітини всіх тканин.

Розвиток великого схізоцелю має певні переваги — заповнений рідиною схізоцель сприяє рівномірній передачі внутрішнього тиску на кутикулу, виконує функцію внутрішнього середовища, забезпечує транспорт поживних речовин і продуктів обміну, інколи є місцем запасання білкових резервних гранул.

Із порожниною тіла в нематод пов'язані *фагоцитарні клітини*, розташовані на гіподермальних валиках (рис. 192). У вільноживучих (ряд Euploida) їх багато, у паразитичних — всього кілька пар. У аскариди — це чотири зірчастих клітини, розташовані в передній частині тіла на бічних валиках гіподерми. Функція цих клітин — поглинання нерозчинних продуктів обміну й сторонніх часток.

Рот нематод оточений трьома — шістьма губами, в деяких видів губів немає. Рот веде в передню кишку, *фаринкс*, вистелений тоненькою кутикулою. Фаринкс поділяється на такі відділи: передній — *стому* та задній — *стравохід*. У стомі часто утворюються нерухомі потовщення кутикули—

онхи та рухомі — зуби. У деяких нематод є навіть *щелепи*, у інших — *гострий стилет* чи *спис*. Фаринкс — це насос для всмоктування рідкої їжі. Просвіт фаринкса завжди тригранний. Вважається, що така будова є оптимальною для тварин, що живляться рідкою їжею. У задній частині фаринкса деяких нематод (*Enterobius vermicularis*) є розши-



Рис. 192. Поперечний розріз самки аскариди:

1 — спинний валок гіподерми; 2 — іннерваційні відростки м'язових клітин; 3 — м'язові клітини; 4 — яєчник; 5 — стінка кишечника; 6 — кутикула; 7 — бічний валок гіподерми; 8 — поздовжній канал видільної системи; 9 — матка; 10 — яйцепровід; 11 — черевний валок гіподерма

рення — *бульбус*, який діє подібно до піпетки, збільшуючи силу всмоктування.

Стінки фаринкса утворені м'язовими, залозистими та опорними клітинами. Найчастіше в його стінках залягають три — п'ять одно- або двоклітинних слинних залоз, інколи їх буває багато.

Травлення в нематод починається ще в ротовій порожнині під дією ферментів залоз фаринкса. У деяких видів, в основному у фітопаразитичних нематод, відбувається позакишкове травлення — слина виділяється назовні, розріджує рослинні тканини, після чого рідка їжа всмоктується й остаточно перетравлюється в середній кишці.

Основні процеси травлення та всмоктування поживних речовин відбуваються в ентодермальній середній кишці.

Це пряма трубка, вистелена одним шаром епітеліальних клітин. Вона порівняно коротка й не має виростів і додаткових залоз. Її клітини містять на вільній поверхні тоненькі вирости — *мікрівілі*, що утворюють суцільну щіткоподібну облямівку. Усі клітини мають однакову будову, але кожна з них за час свого існування виконує спочатку

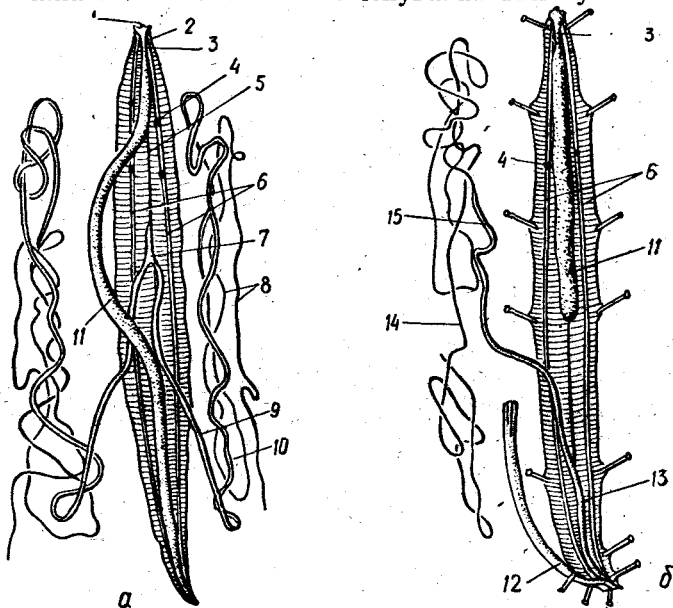


Рис. 193. Внутрішня будова аскариди — самка (а), самець (б):

1 — губи; 2 — йервовє кільце; 3 — глотка; 4 — фагоцитарні клітини; 5 — черевний валик гіподерми; 6 — бічний валик гіподерми; 7 — піхва; 8 — яєчник; 9 — матка; 10 — яйцепровід; 11 — середня кишка; 12 — задня кишка; 13 — сім'явипорскувальний канал; 14 — сім'яник; 15 — сім'япровід

всмоктуючу функцію, а згодом секреторну й гине, випадаючи в просвіт кишечника. Травлення починається в порожнині кишечника й закінчується на поверхні мікрівілів, де зосереджена найбільша ферментативна активність.

Крім травлення та всмоктування, середня кишка виконує функцію запасання поживних речовин, у її клітинах відкладаються глікоген, жири, білкові гранули. Середня кишка функціонує також як орган виділення. В її клітинах накопичуються різні неорганічні компоненти, які виводяться з організму разом із відмерлими клітинами (рис. 193).

Задня кишка — коротенька трубка, вистелена всередині кутикулою. На межі задньої та середньої кишок розташований м'язовий клапан.

Протонефридів у нематод немає. Основним органом виділення є *шийна залоза*. Це масивна клітина, що міститься біля переднього кінця тіла й має протоку, яка відкривається назовні видільною порою на вентральній стороні позаду рота. У ґрунтових, прісноводних та паразитичних нематод (підклас *Rhabditia*) залоза має два довгих відростки з каналами всередині, що тягнуться в бічних валиках гінодерми від заднього кінця тіла. У більшості нематод вся шийна залоза з її відростками побудована з однієї клітини, рідше — з двох-трьох (рис. 194). У виділенні продуктів метаболізму беруть участь також фагоцитарні клітини, про які вже згадувалося, й кишечник.

Нервова система нематод складається з навкологлотково-

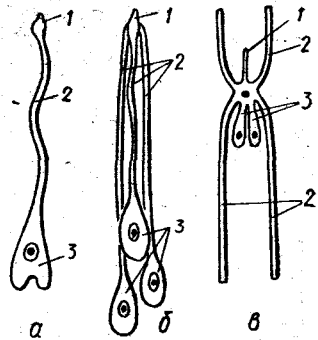


Рис. 194. Видільна система нематод (шийна залоза) — мішководна одноклітинна (а), триклітинна (б), лопатова з довгими каналами (в):

1 — видільний отвір; 2 — відростки видільної клітини; 3 — видільна клітина

го нервового кільця та 8—12 меридіональних нервів, серед яких найбільш розвинений черевний нервовий стовбур. Особливістю будови нервової системи нематод, як і гастротрих, є відсутність в ній справжніх гангліїв. Навкологлоткове нерве кільце складається з нервових волокон — відростків клітин, тіла яких розташовані навколо кільця. Найбільш розвинений вентральний (черевний) стовбур за походженням є парним. Перед статевим і анальним отворами він роздвоюється, а позаду цих отворів знову зливається. Вентральний стовбур складається з великої кількості нервових клітин і нервових волокон. Інші меридіональні нерви не містять нейронів, вони утворені лише відростками клітин, тіла яких розташовані у вентральному стовбурі. Ці відростки формують спочатку напівкільцеві комісури, а потім зливаються в меридіональні нерви. Найтовщиши із них є дорзальний (спинний) нерв, найтоншими — два латеральні (бічні).

Нервеве кільце є центральним органом, де обробляється різноманітна інформація, що надходить від рецепторів усього тіла. Вентральний і дорзальний нервові стовбури виконують функцію іннервації м'язів. Саме до цих стовбурів тягнуться іннерваційні відростки м'язів. Чутливу функ-

цію виконують переважно бічні нервові стовбури. У більшості вільноживучих нематод у гіподермі є добре розвинений латеральний нервовий плексус, що іннервує чутливі щетинки. У паразитичних нематод цей плексус редукований.

Нервова система нематод безпосередньо зв'язана з гіподермою: у вільноживучих форм вона залягає в її поверхневих шарах, у паразитичних — в гіподермальних валиках.

Малоклітинність нематод відбивається й на складі нервової системи. У деяких ґрунтових вільноживучих видів нервовий апарат складається всього з 200 нейронів.

Органи чуття нематод, особливо вільноживучих форм, мають різноманітну будову. Кутикула нематод нечутлива до будь-яких подразнень, тому в них немає вільних чутливих нервових закінчень у покривах. Усі чутливі закінчення пов'язані із спеціаль-

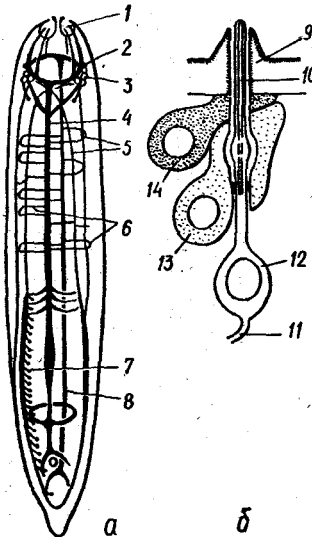


Рис. 195. Схема будови нервової системи (а) та чутливого органу (б) нематод:

1 — нерви до органів чуття; 2 — нервові кільця; 3 — скупчення нейронів; 4 — черевний нервовий стовбур; 5 — латеральні стовбури; 6 — кільцеві нерви; 7 — чутливі сосочки з нервами; 8 — спинний нервовий стовбур; 9 — кутикула; 10 — чутливий відросток нервової клітини; 11 — аксон; 12 — чутливий нейрон; 13 — ооротача клітина; 14 — муфтова клітина

ними рецепторними органами — щетинками, папілами тощо. Тільки в цих місцях нематоди сприймають подразнення. Будь-який чутливий орган нематод складається з трьох компонентів: кутикулярної структури, відростків нервових клітин і супроводжуючих клітин (рис. 195). Кутикулярні структури (щетинка, пора, кишенья) забезпечують проникнення певних подразників до чутливих відростків нервових клітин, які мають будову більш-менш видозмінених джгутиків. Тіла самих клітин лежать далеко від органів чуття.

Найбільша кількість органів чуття міститься на головному кінці нематод. Вони утворюють два-три кола. Це губні та головні *папіли* — конічні вирости кутикули, оточені біля основи кутикулярним валиком, і щетинки, які довші за папіли (рис. 196). Часто на головному кінці міститься пара кишеньоподібних або спіральних заглиблень кутикули — *амфідів*. Імовірно, всі ці органи є хеморецепторами, хоча деякі з них одночасно виконують і функцію

органів дотику — механорецепторів. У деяких вільноживучих нематод містяться також світлочутливі прості вічка. Найбільше розвинені органи чуття у вільноживучих форм, паразитичні форми мають значно меншу кількість рецепторів.

У вільноживучих нематод органи чуття містяться не тільки на передньому кінці, вони густо вкривають усе тіло. Це переважно кутикулярні пори (хеморекцептори)

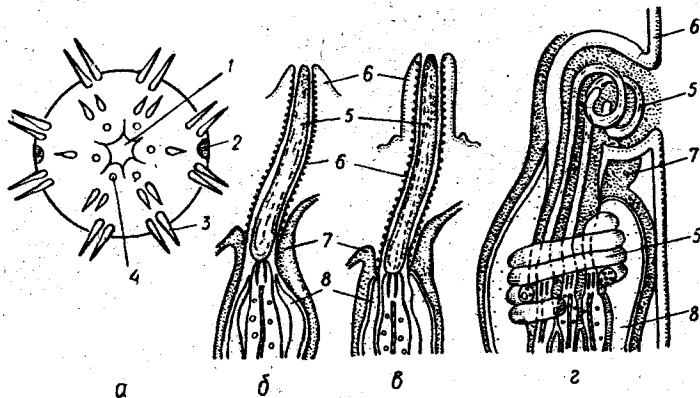


Рис. 196. Схема будови органів чуття *Sphaerolaimus balticus* — розміщення органів чуття на передньому кінці тіла (а), губні папіли (б), головні та шийні щетинки (в), амфіди (г):

1 — рот; 2 — амфіди; 3 — щетинки кутикули; 4 — папіли; 5 — чутливий відросток нервової клітини; 6 — кутикула; 7 — муфтова клітина; 8 — огортаюча клітина

та щетинки (механо- й хеморекцептори). Скупчення чутливих утворів спостерігається також на задньому кінці тіла — навколо анального отвору та копулятивних органів самців. У представників підкласу *Rhabditia* є ще й специфічні органи — *фазміди*, що містяться в хвостовій частині тіла. Це невеликі одноклітинні залози, які виконують разом із тим функцію хеморекцепторів.

Нематоди — роздільностатеві тварини з внутрішнім заплідненням. Статева система в них побудована порівняно просто й має вигляд довгих трубок. У самок тоненькі вільні кінці обох трубок — це яєчники, де відбуваються розмноження статевих клітин і утворення яйцеклітин. Яєчники безпосередньо переходять у трубчасті яйцепроводи дещо більшого діаметра. Яйцеклітини, що виходять у яйцепроводи, поступово просуваються до маток, які утворені трубками ще більшого діаметра. В стінках матки містяться мускульні й залозисті клітини. Тут відбуваються запліднення яйцеклітин і формування захисних оболонок яєць. Дві матки зливаються в одну непарну протоку — піхву,

що відкривається на вентральній стороні тіла жіночим статевим отвором. У деяких видів одна з статевих трубок редукується й статева система стає непарною. Поблизу

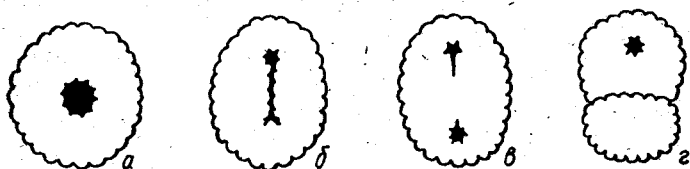


Рис. 197. Формування щілиноподібного бластопора (а, б), його замикання (в) і вигинання зародка (г) у *Pontonema vulgare*

статевому отвору в частини видів, наприклад аскарід, е кільцева заглибина — поясок, який самець охоплює хвостом під час копуляції (див. рис. 193).

Чоловіча статева система також побудована з парних статевих трубок, але часто одна з них редукується. Вона складається з довгого тонкого сім'яника, в якому формуються сперматозоїди. Сім'яник переходить у сім'япровід, далі йдуть злегка здутий сім'яний пухирець і довгий циліндричний, зміцнений мускулястими стінками сім'явипорскувальний канал, що відкривається разом із задньою кишкою в клоаку. В клоаці міститься особливий копулятивний апарат, що складається з пари кутикулярних спікул, які рухаються за допомогою спеціальних м'язів. Спікули сприяють фіксації самця на тілі самки, а також служать для розширення піхви самки та введення в неї сперматозоїдів під час копуляції (див. рис. 193).

Сперматозоїди нематод не мають джгутика, їх рух здійснюється за допомогою псевдоподій.

Ембріональний розвиток характеризується білатеральним дробінням зиготи, в результаті якого зародок набуває вигляду ромба, тетраедра, Т-подібної фігури тощо. Це також детерміноване дробіння, тобто вже на стадії двох, чотирьох бластомерів визначається, з яких бластомерів розвиватимуться певні тканини. Особливістю розвитку нематод є й те, що в процесі гастрюляції утворюється щілиноподібний бластопор, який заростає по всій довжині, крім переднього та заднього країв, що перетворюються відповідно на ротовий та анальний отвори. Так утворюється наскрізний кишечник (рис. 197). Нагадаємо, що в усіх попередньо розглянутих групах Eumetazoa (*Chidaria*, *Ctenophora*, *Plathelminthes*, *Rotifera*, *Acanthocephales*) бластопор повністю перетворюється на ротовий отвір.

Постембріональний розвиток нематод, як уже згадува-

лося, супроводжується линяннями, кількість яких постійна й дорівнює чотирьом. Доросла особина не линяє. У вільноживучих нематод з яйця виходить личинка першої стадії, й у зовнішньому середовищі відбуваються всі чотири линяння. Для паразитичних нематод підкласу *Rhabditia* характерна часткова ембріонізація розвитку, яка полягає в тому, що одне або два линяння відбуваються під оболонкою яйця. У деяких зоопаразитів (ряд *Strongylida*) з яйця виходить личинка третьої стадії. Личинки вільноживучих нематод ведуть такий же спосіб життя, як і дорослі. У багатьох паразитичних форм інвазійні личинки мешкають у проміжних хазяях, ґрунті, воді й істотно відрізняються за будовою від дорослої фази.

Клас *Nematoda* поділяється на три підкласи: Еноплії (*Eoplia*), Хромадорії (*Chromadorea*) та Рабдитії (*Rhabditia*).

Підклас Еноплії (*Eoplia*)

Більшість видів нематод цього підкласу мешкає на дні морів, прісних водойм і в ґрунті. Серед них є коменсали та паразити тварин і рослин.

Найбільш характерна риса еноплій — прогресивний розвиток органів чуття. Головні щетинки розташовані двома (6+10), рідше трьома (6+6+4) колами. Добре розвинені кишенеподібні амфіди, є численні соматичні щетинки, в деяких морських форм є також очі, але вони розрізняють тільки ступінь освітлення.

У багатьох видів стома озброєна гострими онхами та зубами.

Найважливішими рядами підкласу є *Eopliida*, *Dorilaimida*, *Mononchida*, *Mermithida*, *Trichocephalida*. Серед них енопліди (ряд *Eopliida*) — переважно морські вільноживучі нематоди (хижачи та сапрофаги), які мають добре розвинені чутливі щетинки на передньому кінці тіла (рис. 198, а).

Дорилайміди (ряд *Dorilaimida*) — хижаки або паразити рослин. Їх ротова порожнина озброєна могутнім списом, яким вони пронизують здобич або оболонки рослинних клітин (рис. 198, б — в).

Представники ряду *Mononchida* — вільноживучі ґрунтові та прісноводні форми. Більшість із них є хижаками, озброєними онхами, найбільш відомий серед них — одноструб *Mononchus papillatus* (рис. 199). Вчені вважають цю нематоду перспективною для використання в боротьбі з нематодами-паразитами цінних сільськогосподарських рослин.

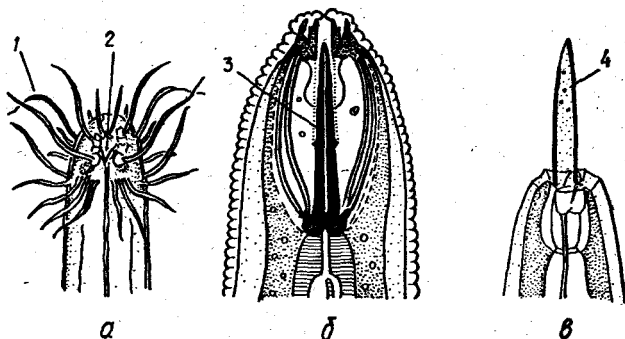


Рис. 198. Передні кінці тіла еноплій — чутливі щетинки у морських еноплід (а), ротове озброєння у дорилаймід — паразитів рослин *Hoplolaimus tylenchiformis* (б) та *Dorylaimus striatus* (в):

1 — чутливі щетинки; 2 — зуби; 3 — стилет; 4 — спис

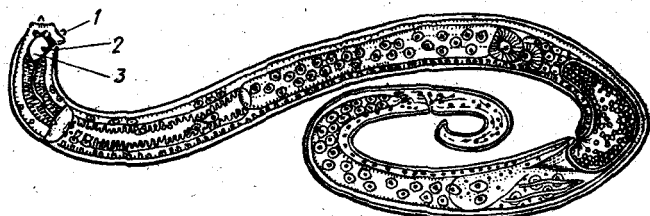


Рис. 199. Ряд Mononchida: *Mononchus papillatus*:

1 — папіли; 2 — очі; 3 — ротова порожнина

До ряду Mermithida належать паразити прісноводних і ґрунтових безхребетних, переважно членистоногих (рис. 200). Їх личинки паразитують у порожнині тіла хазяїна, живлячись крізь кутикулярні покриви. Личинки останньої стадії виходять із тіла хазяїна у воду або ґрунт і перетворюються на дорослих мермітид, які є вільноживучими. Для мермітид характерний слабкий розвиток органів чуття та своєрідна будова середньої кишки, яка не має кишкової порожнини. Кишечник має вигляд щіль-

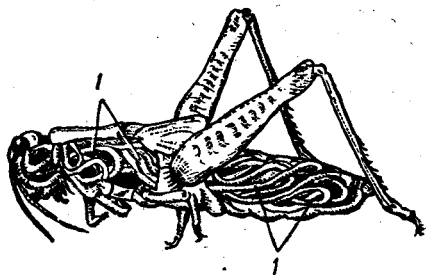


Рис. 200. Німфа сарани з мерметидою (1) *Agamerms decaudata* (ряд Mermithida)

ної кутикулярної трубки, оточеної рядами клітин, заповнених поживними речовинами.

Мермітиди привертають увагу вчених як можливі агенти біологічної боротьби зі шкідливими комахами, особливо з кровосисними двокрилими.

Найбільш практичне значення мають представники *Trichocephalida*.

Волосоголовець (*Trichocephalus trichiurus*) мешкає в сліпій, значно рідше — в товстій кишці людини. Це невеличкий (4—5 см) черв'як, передній кінець якого витягнутий у довгий волосоподібний придаток, яким він глибоко занурюється в слизову оболонку кишки й живиться кров'ю. Короткий задній кінець потовщений, в ньому розташовані кишечник і статева система (рис. 201).

Запліднені самки відкладають яйця, які з фекаліями людини виносяться в зовнішнє середовище. Людина заражається, проковтуючи яйця з сирою водою, немитими овочами та фруктами. В кишечнику з яєць виходять личинки, що мають стилет. Во-

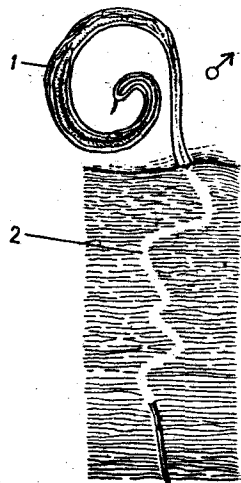


Рис. 201. Ряд *Trichocephalida* (*Trichocephalus trichiurus*):

1 — розширений задній кінець; 2 — волосовидний передній кінець тіла, що занурений в слизову кишечника

ни проникають у кишечні ворсинки, де перебувають близько десяти діб. Після цього личинки виходять у просвіт кишечника й досягають сліпої кишки, прикріплюючись переднім кінцем до її поверхні. У процесі розвитку личинка линяє чотири рази, статевої зрілості паразити досягають через місяць, тривалість їх життя становить близько п'яти років. У разі сильного зараження у людини порушується робота травного тракту, що супроводжується нудотою, болями, зниженням кислотності. Руйнування слизової оболонки зумовлює проникнення до організму вторинних бактеріальних інфекцій.

Трихінела (*Trichinella spiralis*) є одним із найнебезпечніших паразитів людини та багатьох видів тварин (рис. 202).

Це невелика (1,5—2 мм завдовжки) нематода. Цикл розвитку трихіNELI дуже своєрідний — остаточною і проміжним хазяїном її є одна й та ж особина. Паразити спо-

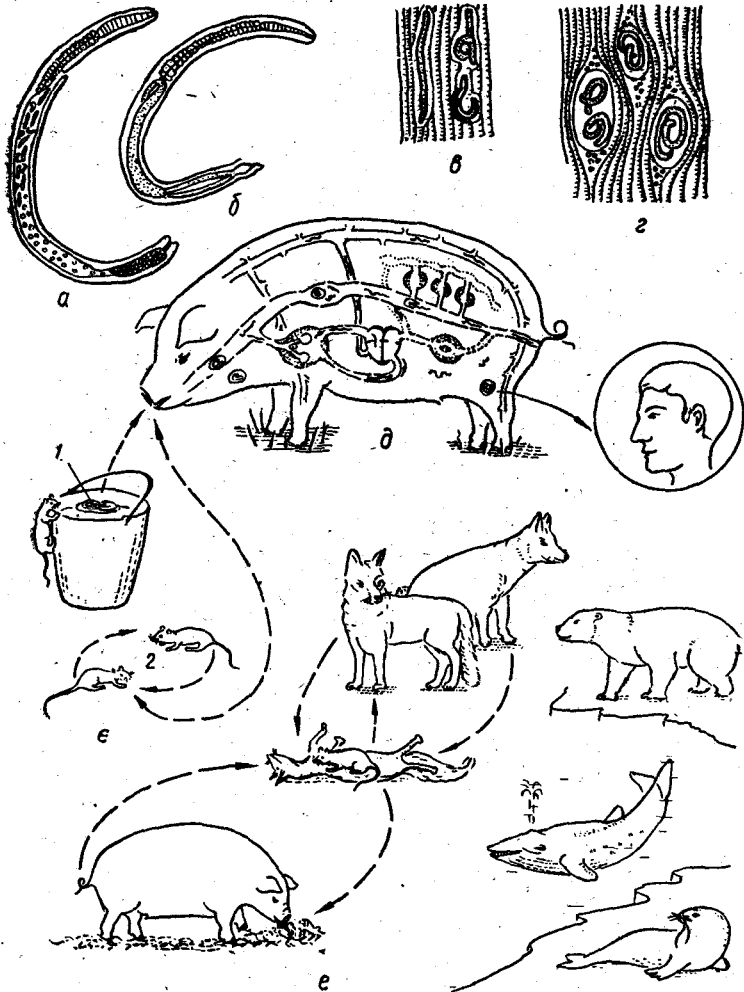


Рис. 202. Життєвий цикл *Trichiella spiralis* (ряд *Trichoscephalida*) — доросла самка (а), самець (б), личинки (в) та інкапсульовані личинки у м'язах (г), циркуляція паразита в організмі хазяїна (д), коло хазяїв (е), шляхи циркуляції трихінели в синантропних умовах (е): 1 — м'ясні відходи з личинками трихінели; 2 — циркуляція трихінели серед пацюків

чатку досягають статевої зрілості в кишечнику тварини (кишечна стадія), а потім їх личинки інкапсуються в її м'язах (м'язова стадія). Таким чином, на жодній стадії розвитку паразит не виходить у зовнішнє середовище.

Хазяями трихінели є різні ссавці — хижі, комахоїдні,

гризуни, ластоногі, а також людина. Зараження нового хазяїна; зокрема й людини, відбувається під час поїдання попереднього хазяїна з інкапсульованими личинками трихінели. В кишечнику хазяїна личинки звільняються від капсул і протягом трьох діб досягають статевої зрілості. Трихінели — живородящі тварини — ще в матці самки з яєць вилуплюються личинки, які й народжуються через статевий отвір. Протягом життя (близько 50 діб) самка народжує до 2 тис. личинок. Через стінку кишечника хазяїна личинки потрапляють у лімфатичні судини, а з них — до кровоносної системи. Вони розносяться по всьому організму, але остаточно осідають у поперечносмугастій мускулатурі. Там личинки проникають у м'язові волоконця, руйнують їх, а на 17—18-й день спірально закручуються (звідси й видова назва їх). Навколо них протягом двох-трьох місяців формується капсула із сполучної тканини хазяїна.

Стінки капсули проростають кровоносними судинами й нервовими закінченнями. Разом із кров'ю хазяїна паразит одержує необхідні йому поживні речовини та кисень, через кров виділяються й продукти обміну личинок. Починаючи з шостого місяця стінки капсул просякають вуглекислим кальцієм, але личинки ще тривалий час залишаються живими. Найчастіше уражуються м'язи язика, передпліччя, діафрагми, жувальні, міжреберні, ікроножні тощо. Цей процес протікає в людині чи інших хазяях дуже болісно — у людини підвищується температура (до 40°C і вище), набрякає обличчя, змінюється склад крові, болять м'язи, особливо під час жування, ковтання, рухів очей. Гострий період хвороби може тривати півтора місяця й у разі сильного ураження призвести до смерті.

У природі трихінельоз передається під час поїдання тваринами одне одного (гризуни, дрібні хижаки, борсуки, лисиці, вовки, ведмеді тощо). Людина заражується, вживаючи погано проварене чи просмажене м'ясо свиней, свині — поїдаючи пацюків або відходи з боень, а пацюки — поїдаючи загиблих від трихінельозу особин. Людина може заразитись також через м'ясо дикого кабана, ведмедя тощо.

Повністю вилікувати трихінельоз досі не вдається. Вирішальне значення мають профілактичні заходи — обов'язкове мікроскопічне дослідження свинячого м'яса, що надходить у продаж, вибраковування уражених трихінелами туш, створення санітарних умов, що виключають можливість зараження свійських тварин, знищення пацюків. Трихінельоз належить до природно-вогнищевих хвороб. Такі вогнища існують і в деяких районах України, Білорусії,

Росії. Останнім часом встановлено, що *T. spiralis* — збірний вид, який включає чотири самостійних види.

Підклас Хромадорії (*Chromadoria*)

Більшість хромадорій — морські вільноживучі форми, рідше трапляються прісноводні й ґрунтові, ще рідше — комменсали безхребетних.

Це дуже дрібні нематоди з довгими щетинками на тілі, що мають дрібні рецептори у вигляді папіл. У стомі є зуби та онхи. Кутикула хромадорій має кільчасту будову, часто кільця інкрустовані різної форми ущільненнями. Живляться ці нематоди одноклітинними водоростями або дрібними тваринами. Деякі з них — плектиди (ряд *Plectida*) пристосувалися до життя в прісних водой-

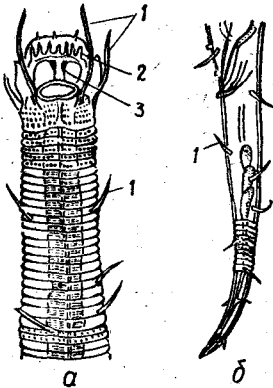


Рис. 203. Ряд *Chromadorida* (*Chromadorina longisetosa*) — передній (а) та задній (б) кінці тіла:

1 — чутливі щетинки; 2 — губні папілки; 3 — онхи

мах і ґрунті, де живляться загниваючими органічними рештками, заковтуючи рідкі продукти розпаду разом із бактеріями. Найпоширенішими рядами є *Chromadorida* та *Plectida*, які об'єднують вільноживучі морські, рідше прісноводні та ґрунтові форми (рис. 203).

Підклас Рабдитії (*Rhabditia*)

Це великий підклас, який охоплює вільноживучі сапробіотичні та спеціалізовані паразитичні форми. Переважна більшість їх — дрібні тварини, лише деякі паразитичні види характеризуються гігантизмом, досягаючи 40—50 см (*Ascaris*) і навіть 1 м (*Draconculus medinensis*).

Соматичних щетинок у них немає; головні рецептори — папіли; амфіди дрібні, розміщені на губах; онхи дрібні.

Найважливішими рядами підкласу є *Rhabditida*, *Tylenchida*, *Strongylida*, *Ascaridida*, *Spirurida*.

Ряд Рабдитіди (*Rhabditida*)

Представниками ряду є вільноживучі форми (водні, ґрунтові) та паразити безхребетних і хребетних тварин.

Багато вільноживучих видів рабдитід є сапрофагами, які сприяють мінералізації органічної речовини й, таким

чином, беруть участь у процесі кругообігу речовин. До цього ряду належать також паразити комах, наприклад, паразити жуків-короїдів, які стримують чисельність цих небезпечних шкідників лісу, а також паразити хребетних тварин, наприклад, *Rhabdias bufonis* — мешканець легенів амфібій.

Ряд Тиленхіди (Tylenchida)

Тиленхіди мешкають у ґрунті та прісних водоймах, частина їх пристосувалася до паразитизму в рослинах і комах. Серед них відомі стеблові нематоди (рід *Ditylenchus*), які уражують картоплю, цибулю, гречку, буряк та інші культурні рослини. Їх характерною рисою є наявність у ротовій порожнині гострого стилету, який може викидатися назовні, пробивати тонкі оболонки рослинних клітин і виорскувати в них травні ферменти. Їм властиве позакишкове травлення, завдяки якому вміст рослинних клітин розріджується, що полегшує всмоктування їжі в кишечнику.

Серед паразитів рослин слід відзначити також групу нематод (рід *Meloidogone*), які мають здуте, майже кулясте тіло, звужене лише на передньому кінці (див. рис. 189). Вони паразитують у корінні рослин, викликаючи розростання клітин, що оточують паразита, й утворення кореневої пухлини, або галу. У шматочку такого галу завдовжки 5 мм міститься до 500 статевозрілих нематод. Гали пригнічують ріст рослин, часто призводять до їх загибелі. Галова нематода паразитує на багатьох видах рослин, зокрема й на оранжерейних, де з нею дуже важко боротися. Найбільше вона шкодить огіркам, томатам, перцю, а також кавунам, диням, картоплі, моркві, цукровому буряку тощо. Деякі види паразитують у комах.

Ряд Стронгіліди (Strongylida)

Нематоди цього ряду паразитують у травному тракті багатьох ссавців, зокрема й свійських тварин (коней, великої та дрібної рогатої худоби, свиней), а також у людини. Ротовий отвір цих нематод оточений шістьма губами, інколи губів немає. У людини паразитує кривоголовка дванадцятипала (*Ancylostoma duodenale* (рис. 204). Це порівняно дрібні черви — самки до 10—14 мм завдовжки, самці — 8—11 мм. Передній кінець їх тіла зігнутий у вигляді гачка, чим пояснюється українська назва цього паразита — кривоголовка. Статевозрілі черви оселяються в дванадцятипалій кишці та верхньому відділі тонкого кишечника лю-

дини. Вони глибоко занурюються своїм переднім кінцем у слизову оболонку. У ротовій порожнині (стомі) стронгіліди мають гострі зуби, якими пошкоджують цілісність слизової оболонки та живляться кров'ю.

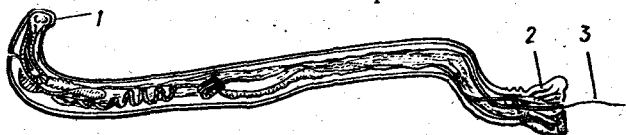


Рис. 204. Ряд Strongylida: самець *Ancylostoma duodenale*:

1 — рот; 2 — статеві сумки (бурси); 3 — спікули

Запліднені самки відкладають величезну кількість яєць — до 10 тис. за добу й живуть близько п'яти років. Яйця виводяться назовні разом із фекаліями. За сприятливих умов (постійне тепло та вологість) через одну-дві доби з яєць вибулькуються личинки, які двічі линяють і стають інвазійними для людини. Вони можуть довго жити в ґрунті, навіть узимку, мігруючи в більш глибокі його шари (до 1 м).

Зараження людини відбувається двома шляхами — через шкіру та через рот. У першому випадку личинки активно проникають у шкіру людини під час її контакту з ґрунтом (земляні роботи, перебування в шахтах тощо). Далі личинки потрапляють у кров, заносяться до легень, з них виходять у дихальні шляхи та глотку, проковтуються й потрапляють до дванадцятипалої кишки. Другий шлях зараження — проковтування інвазійних личинок з брудною їжею або водою. Личинки надходять у кишечник і досягають там статевої зрілості без міграції.

Ancylostoma duodenale викликає у людини захворювання, що називається бліда неміч. Воно характеризується недокрів'ям (анемією), запаленням і виразкою дванадцятипалої кишки та легень. За високої інтенсивності інвазії хвороба призводить до смерті. Цей паразит поширений переважно в субтропічних і тропічних країнах і південній Європі, часто уражує шахтарів і людей, що працюють на земляних роботах.

Ряд Оксіуриди (Oxyurida)

Оксіуриди відрізняються від нематод інших рядів своєрідною будовою стравоходу, задній кінець якого має особливе кулясте розширення — бульбус. Це — облигатні паразити травного тракту хребетних і членистоногих. Широко-

відомий гострик (*Enterobius vermicularis*) — паразит людини, який мешкає здебільшого в товстій кишці дітей, викликаючи неприємне захворювання — ентеробіоз. Довжина дорослих самок становить 9—12 мм, самців — 3—5 мм (рис. 205). Передній кінець гострика оточений прозорим міхуроподібним розширенням кутикули (везикула). Задній кінець самця закручений спірально, у самки він шилоподібний видовжений і загострений. Після копуляції самка відкладає яйця, які дозрівають протягом 4—6 год. У зовнішньому середовищі яйця зберігають життєздатність протягом трьох тижнів.

Людина заражується, проковтнувши інвазійні яйця. В тонкому кишечнику з яєць виходять личинки, які мігрують у товсту кишку. Через 12—14 днів черви досягають статеві зрілості. Самці після копуляції найчастіше гинуть, самки поступово спускаються у пряму кишку, виповзають через анальний отвір назовні й відкладають яйця навколо ануса. Загальна тривалість життя паразита не перевищує одного місяця. Самка протягом життя відкладає 5—17 тис. яєць. Повзаючи в області анального отвору, гострики викликають сильну сверблячку, найчастіше це відбувається вночі. У хворих на ентеробіоз порушується сон, розвивається слабкість, знижується працездатність. Зараження відбувається через забруднені яйцями гостриків руки та їжу. Яйця паразита у великій кількості накопичуються на білизні та одязі. Найчастіше ентеробіоз трапляється у дітей, які весь час самозаражаються (аутоінвазія) новими

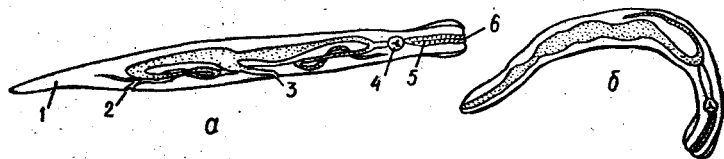


Рис. 205. *Enterobius vermicularis* (ряд Oxyurida) — самка (а), самець (б):

1 — хвіст; 2 — анальний отвір; 3 — статевий отвір; 4 — бульбус; 5 — стравохід; 6 — рот

порціями яєць. Тому важливе значення має профілактика ентеробіозу, заснована на суворому дотриманні санітарно-гігієнічних правил.

Ряд Аскарідиди (*Ascaridida*)

Цей ряд включає лише паразитів хребетних тварин. Серед них широковідома людська аскарида (*Ascaris lumbricoides*), що викликає небезпечне захворювання — аскари-

доз, свиняча аскарида (*A. suum*) та ін. Аскариди досягають значних розмірів, чим відрізняються від інших нематод. *Ascaris lumbricoides* трапляється майже в усіх районах земної кулі (див. рис. 192, 193).

Веретеноподібне тіло самок аскарид досягає 40—44 см завдовжки. Самці дещо менші — 12—25 см, їх задній кінець зігнутий у черевну сторону, ротовий отвір оточений трьома губами. У передній половині тіла самок міститься невеличка перетяжка, на вентральній стороні якої є статевий отвір.

Статевозрілі самці й самки живуть у кишечнику людини. Запліднені самки відкладають яйця, що під час випорожнення виходять назовні. У вологому ґрунті в яйцях розвиваються личинки. Яйця мають товсту оболонку, тому легко витримують висихання й інші несприятливі умови. Вони розносяться з пилом, водою або за допомогою мух і потрапляють на харчові продукти. В кишечнику людини, куди яйця надходять разом із їжею або водою, з них виходять личинки, які пробуравлюють стінку кишки й опиняються в кров'яному руслі. З кров'ю вони мігрують до печінки, далі в серце, звідти через легеневу артерію — в легені. Руйнуючи стінки легеневих капілярів, личинки виходять у альвеоли, а звідти по дихальних шляхах мігрують через гортань у травну систему, де й розвиваються в дорослих самців і самок. Під час такої міграції по тілу людини, що триває близько двох з половиною місяців, личинки линяють і ростуть. Живуть аскариди близько 11—12 місяців.

Аскаридоз протікає в два етапи: перший пов'язаний з міграцією личинок, другий — з паразитуванням дорослих особин у кишечнику. Личинки під час міграції пошкоджують стінки кишечника, печінку й особливо легені. У хворих спостерігається алергічна реакція на паразита — кропивниця, сверблячка, кашель тощо. Інколи розвиваються навіть запалення легенів, плеврит, бронхіальна астма. Перебування дорослих червів у кишечнику хазяїна супроводжується загальною інтоксикацією організму продуктами обміну паразита, а також розладом функцій кишечника. Спостерігаються зниження апетиту, гострі болі в животі, порушення сну, недокрів'я, завороти та непрохідність кишок. Аскариди можуть мігрувати в печінку, викликаючи закупорювання жовчних проток, або у стравохід, глотку й через ротову порожнину в дихальні шляхи, що може призвести до задухи. Особливо великої шкоди завдають аскариди дітям.

Джерелом поширення аскаридозу є хворі люди, що

виділяють величезну кількість яєць. Найчастіше аскаридозом заражаються діти та особи, що працюють у сільському господарстві. Велике значення в боротьбі з аскаридозом мають такі профілактичні санітарно-гігієнічні заходи: миття рук перед їдою, миття та термічна обробка (обливання окропом) перед вживанням фруктів і ягід (особливо суниці, полуниці), знезараження людських фекалій.

Життєві цикли інших видів аскарид подібні до людської, наприклад у *A. suum*, що паразитує лише в свиней.

Ряд Спіруриди (*Spirurida*)

Спіруриди — найбільш багатий видами ряд нематод-паразитів хребетних. Представники цього ряду паразитують у всіх тканинах і органах і викликають небезпечні захворювання людини та свійських тварин. Серед них ще з давніх часів відомий паразит людини ришта (*Dracunculus medinensis*), а також збудник «слонової хвороби» — нитчатка Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*).

Ришта, або людська нитчатка (*D. medinensis*), поширена головним чином у країнах з теплим кліматом — у Африці, Південній Азії та Латинській Америці, в деяких районах Середньої Азії. Самки досягають понад 120 см завдовжки і 0,5—1,7 мм завширшки, самці значно менші — довжина 12—13 см, ширина 0,2—0,4 мм. Остаточним хазяїном ришти є людина, собака, кішка. Статевозрілі самки паразитують у підшкірній клітковині, локалізуючись переважно на ногах, іноді — на руках, шиї, статевих органах тощо. Навколо паразита утворюється пухир, який з часом розривається, й назовні висовується кінець згорнутої в клубок самки. У разі контакту з водою (під час купання або промивання рани) стінка тіла ришти лопається, й назовні випинається матка, з якої у воду виходить безліч дрібних личинок (мікрофілярій). Для подальшого розвитку личинки мають потрапити в проміжного хазяїна — рачка циклопа (рис. 206).

Рачки проковтують мікрофілярій, із кишечника циклопа вони проникають у порожнину тіла, ростуть і на 12-й день стають інвазійними. Людина заражується, вживаючи сиру воду з циклопами, що мають інвазійних личинок. Звільнившись від тканин рачка, личинки проникають у стінку кишечника остаточного хазяїна та з кров'ю надходять під шкіру. Через кілька місяців паразити досягають статевої зрілості. Самці гинуть, незабаром після запліднення самок.

Паразитуючи під шкірою, ришта спричинює нариви, які завдають людині великих страждань — коли паразит лока-

лізується поблизу суглоба, хворий не може рухатися.

Дракункульоз — це природно-вогнищеве захворювання. Так, на території Узбекистану тривалий час (до 1930 р.) вогнище дракункульозу існувало в районі Старої Бухари, де єдиним джерелом питної води були ставки (хаузи), в яких купалися люди та собаки й де у великій кількості розмножувалися циклопи. У боротьбі з дракункульозом,

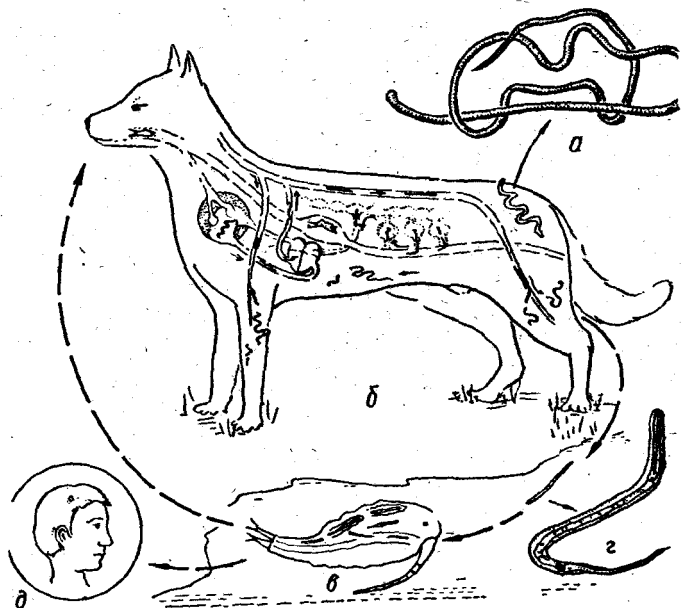


Рис. 206. Життєвий цикл *Dracunculus medinensis* (ряд *Spirigurida*):

а — загальний вигляд ришти; б, в — основні хазяї; г — проміжний хазяїн (циклоп); г — інвазійна (для проміжного хазяїна) личинка

крім хімічних препаратів, велике значення мають профілактичні заходи — очищення водойм від органіки, яка сприяє розмноженню циклопів, заборона вживати сиру воду в місцях поширення хвороби, упорядкування водопостачання тощо. Традиційним способом лікування ришти є намотування кінця тіла паразита, що висовується назовні, на паличку або марлю та повільне (протягом двох тижнів) витягування його з нариву.

Філярія Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*) також трапляється в тропічних і субтропічних країнах. Це тонкі нитковидні нематоди, самки яких досягають 10 см завдовжки (товщина 0,24—0,30 мм), а самці — 4 см. Дорослі черви

мешкають у лімфатичних протоках і вузлах. Статевозрілі самки продукують величезну кількість личинок (мікрофілярій), які мігрують у кров'яне русло. Перебування мікрофілярій у організмі людини характеризується певною циклічністю — вдень вони локалізуються в судинах серця, легень, а вночі з'являються в периферійних судинах.

Проміжними хазяями філярії Банкрофта є кровосисні комарі, що найбільш активні саме вночі. Під час ссання крові людей — носіїв філярій личинки разом з кров'ю потрапляють до кишечника комара, звідки проникають у порожнину тіла та мускулатуру, де продовжують свій розвиток. Кінець кінцем вони потрапляють у ротовий апарат комара. Під час ссання крові здорової людини личинки активно виходять із хоботка на поверхню шкіри людини, а звідти через тріщини в шкірі або через ранку, що утворилася під час укусу комара, проникають у кров. Після міграції по організму людини паразити опиняються в лімфатичній системі, де досягають статеві зрілості (рис. 207). Дорослі черви живуть в організмі людини до 17 років, мікрофілярії в кров'яному руслі зберігають життєздатність протягом 70 днів. Вони викликають закупорювання лімфатичних судин, що спричинює запалення лімфатичних залоз, застій лімфи. Це призводить до патологічного збільшення розмірів різних частин тіла, найчастіше кінцівок, причому уражені місця можуть досягати величезних розмірів (слонова хвороба).

Єдиний остаточний хазяїн філярії Банкрофта — людина. Тому основним заходом боротьби з цим паразитом є перш за все оздоровлення населення як головного джерела інвазії. Крім того, велике значення має також боротьба з їх переносниками — кровосисними комарами.

Нематоди — одна з найбільш численних і поширених груп тварин. Майже всі багатоклітинні тварини та рослини різних систематичних груп, а також органи й тканини людини стали середовищем проживання нематод.

Вільноживучі нематоди відіграють величезну роль у загальному кругообігу речовин і енергії в біосфері. Чисельність нематод у природних біоценозах величезна. Загальна кількість нематод, що мешкають у ґрунті на площі 1 м² або на дні водойм, обчислюється мільйонами екземплярів. Нематоди — найважливіша група деструкторів органічної речовини, оскільки мають високу інтенсивність обміну речовин, короткі життєві цикли в поєднанні з великою чисельністю. Жоден процес гниття не відбувається без участі нематод. Разом із бактеріями та нижчими грибами нематоди забезпечують кінцеву мінералізацію органічного

матеріалу, повертаючи його ґрунту й створюючи умови для розвитку безлічі нових поколінь живих істот. Крім того, нематоди включені в ланцюги живлення екосистем. Живлячись бактеріями та органічним детритом, нематоди в свою чергу є їжею для багатьох ракоподібних і риб у водних біоценозах, а також для кліщів і личинок комах у ґрунті. Значна кількість видів нематод — хижаки, що живляться нематодами, коловертками тощо. За сучасними нау-

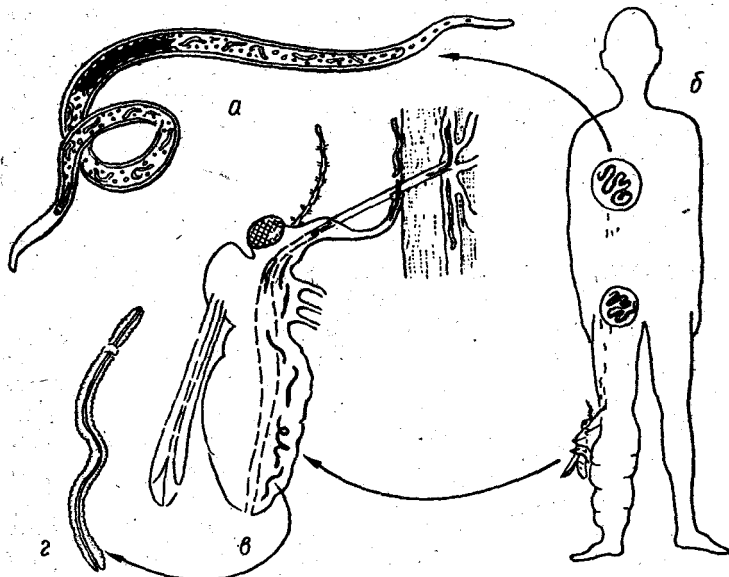


Рис. 207. Життєвий цикл *Wuchereria bancrofti* (ряд Spirurida): а — доросла нитчатка з лімфатичного вузла людини; б — основний хазяїн; в — проміжний хазяїн (комар); г — мікрофілярії в комарі; д — мікрофілярії в підшкірних капілярах

ковими відомостями, значна частина енергетичного потоку бентичних (донних) систем проходить через нематод. Отже, нематоди беруть активну участь у трансформації енергії в екосистемах.

Вони відіграють і непряму роль у морських екосистемах. Нематоди можуть стимулювати ріст бактеріальної флори. Виділяючи величезну кількість слизу, вони змінюють фізичні властивості ґрунтів.

ТИП ГОЛОВОХОБОТНІ (СЕРНАЛОРНУНСНА)

Це невелика група червоподібних організмів, переважна більшість яких живе в морях, лише представники одно-

го класу — Волосові (Gordiacea) частину життя мешкають у морях і прісних водоймах, а частину — в організмі членистоногих. Розміри їх тіла коливаються від 225 мкм до 1,5 м. Головохоботні мають такий же рівень організації, як і коловертки, скреблянки, гастротрихи та нематоди, тому їх тривалий час відносили до типу Nematelminthes, хоча й визнавали штучність цього об'єднання.

Тіло цефалоринх складається з двох відділів — *головного (хобота)* і *тулуба*. В хоботі розрізняють *ротовий конус, середню частину з гачками (скалідами)*, загнутими назад, і *шийну частину*. Війчастого покриву немає, тіло вкрите кутикулою, є шкірно-м'язовий мішок, під яким міститься первинна порожнина тіла (*схізоцель*). Цефалоринхи мають наскрізний кишечник. Видільна система належить до протонефридального типу, а в деяких представників типу її взагалі немає. Нервова система складається з навколوجلоткового кільця та непарного черевного нервового стовбура. Цефалоринхи — роздільностатеві тварини, дробіння яйця в них відбувається радіально, майже рівномірно. На місці бластопора утворюється анальний отвір, а рот відкривається на передньому кінці зародка незалежно від бластопора. Ця ознака називається *вторинноротістю*. Головохоботні розвиваються з метаморфозом — із яйця виходить личинка, що відрізняється від дорослої особини. До типу Cephalorhyncha належать чотири класи: Приапуліди (Priapulida), Кіноринхи (Kinorhyncha), Волосові (Gordiacea, або Nematomorpha) та Лорицифери (Loricifera). За планом будови та особливостями ембріонального розвитку головохоботні стоять осторонь інших первинно-порожнинних червів, тому вони були виділені російським вченим В. В. Малаховим в окремих тип, до якого він відніс і нещодавно описану групу Loricifera.

КЛАС ПРИАПУЛІДИ (PRIAPULIDA)

Це морські бентосні (придонні) тварини, які поширені в помірних зонах і на великих глибинах у екваторіальній зоні Світового океану. Відомо 15 їх видів.

Приапуліди мають циліндричне тіло білуватого кольору довжиною від кількох міліметрів до 10—15 см. На передньому кінці тіла міститься великий, до 1/3 довжини всього тіла хобот, що може змінювати свою форму — втягуватися в тонкий клиноподібний виріст, вкорочуватися й розширюватися або втягуватися у порожнину тіла за допомогою особливих м'язів-ретракторів. Ротовий конус у приапулід не виражений. На хоботі містяться загнуті на

зад шипи — скаліди, розташовані поздовжніми рядами. Їх кількість кратна п'яти. У найбільш поширеного в північних морях виду *Priapulus caudatus* налічується 25 шипів. Поверхня тулуба вкрита численними кільцевими складками й боріздками, неправильно розкиданими короткими виростами-папілами й зрідка шипиками. У деяких видів на задньому кінці тіла міститься *хвостова зябра* — довгий гроноподібний придаток, що складається з численних видовжених часточок; інколи трапляються дві зябри (рис. 208).

Шкірно-м'язовий мішок складається з тонкої еластичної кутикули, одношарового епідермісу, базальної мембрани та двох шарів м'язів — кільцевого та поздовжнього. Ультраструктура кутикули проста. Вона складається з більш щільного зовнішнього шару та тонковолокнистого внутрішнього. На зябрових придатках кутикула дуже тонка. Час від часу стара кутикула відшаровується, під нею утворюється нова кутикула, а стара скидається, тобто відбувається линяння. Епідерміс має звичайну клітинну будову. Кільцеві та поздовжні м'язи добре розвинені, за їх допомогою тіло приапуліди може видовжуватися й скорочуватися.

Під шкірно-м'язовим мішком міститься велика порожнина тіла, яка продовжується в хобот і зяброві придатки (рис. 209). Вона заповнена рідиною, в якій плавають численні клітини двох типів. Клітини одного типу містять дихальний пігмент (гемеритрин) і призначені для запасання кисню, іншого — фагоцитують дрібні часточки (бактерій), а також утворюють скупчення, що закривають рани у разі механічного пошкодження тканин.

Природа порожнини тіла приапулід тривалий час була предметом дискусій. Одні вчені вважали її первинною, інші — вторинною, або цілком, на тій підставі, що вона нібито вистелена зсередини мезодермальним епітелієм. Проте електронно-мікроскопічні дослідження показали, що епітеліальної вистилки під шкірно-м'язовим мішком немає, внутрішній шар м'язів — кільцевий — безпосередньо контактує з порожнинною рідиною, кишечник також оточений шаром кільцевих і поздовжніх м'язів, які контактують з порожнинною рідиною.

У порожнині тіла містяться довгі стрічкоподібні *м'язи-ретрактори* хобота, одним кінцем вони прикріплені до внутрішньої стінки ротового конуса, а другим — до бічної стінки тіла. Рухаються приапуліди дуже своєрідно. Вони мешкають у щільних піщаних ґрунтах, риючи в них ходи за допомогою хобота та всього тіла. Роздувши тіло й закріпившись таким чином у ході, приапуліда з силою викидає

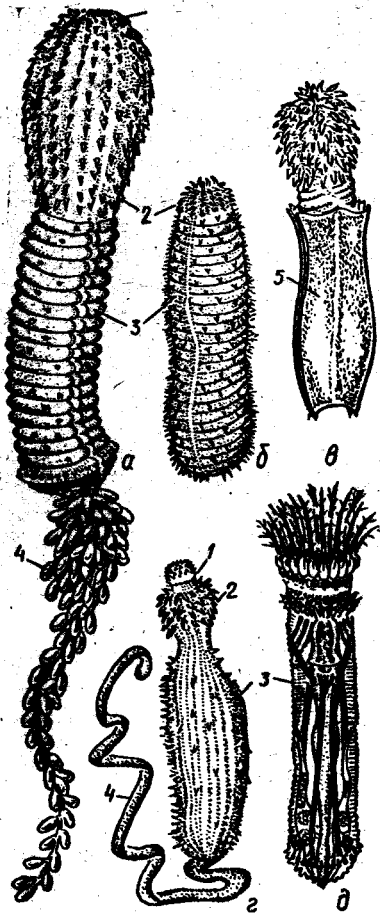


Рис. 208. Приапуліди — *Priapulus caudatus* (а), *Halicyrtus spinulosus* (б), його личинка (в), *Tubificus corallicola* (с), *Maccabeus tentaculatus* (д):

1 — хобот; 2 — скаліди; 3 — тулуб; 4 — зябровий придаток; 5 — панцир

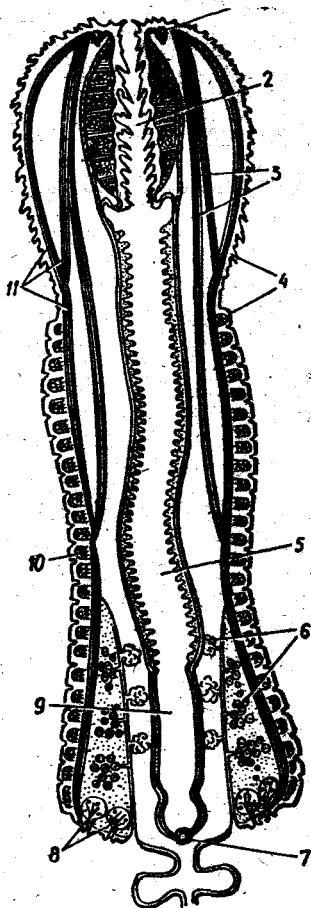


Рис. 209. Схема будови приапуліди:

1 — нервові кільця; 2 — глотка; 3 — м'язи — ретрактори хобота; 4 — кутикула; 5 — середня кишка; 6 — уrogenітальний орган; 7 — анальний отвір; 8 — залози; 9 — задня кишка; 10 — кільцева мускулатура; 11 — поздовжні м'язи

уперед хобот, який може звужуватися та набувати клиноподібної форми, завдяки чому легко проникає в щільний ґрунт. Після цього, скорочуючи кільцеві м'язи тулуба й нагнітаючи порожнинну рідину в хобот, черв роздуває його та закріплює в ґрунті за допомогою скалід, а потім, скорочуючи поздовжні м'язи, підтягує тулуб до хобота. Як бачимо, велике значення у здійсненні рухових функцій ма-

ють велика суцільна порожнина тіла та рідина, що її заповнює й перекачується з тулуба в хобот і в зворотному напрямку. Порожнина хвостової зябри сполучається із загальною порожниною тіла, отже, перекачування порожнинної рідини зумовлює рух і обмін рідини в зябрі.

Травна система тварин починається ротовим отвором на кінці хобота, оточеним кутикулярними зубцями. Кишечник має вигляд прямої трубки та поділяється на глотку, стравохід (передня кишка), середню та задню кишку, що відкривається на задньому кінці тіла, а в разі наявності зябрового відростка — біля його основи. Мускуліста глотка має кутикулярні зуби, задня частина стравоходу утворює розширену ділянку з могутньою мускулатурою та кутикулярними шипиками для подрібнення їжі.

Приапуліди — хижакі, які полюють на багатощетинкових черв'яків, голотурій, офіур й інших безхребетних.

Вони дихають всією поверхнею тіла або через зябровий придаток, який має дуже тонкі покриви, що полегшує дифузію кисню через них до порожнинної рідини. Органи виділення представлені протонефридіями, з'єднаними із статевими органами в єдиний *урогенетальний (сечостатевий) комплекс*. Нервова система складається з навколوجلоткового нервового кільця та червного стовбура. Ендонного мозку в приапулід, як і в інших *Cephalogyncha*, немає. Його функцію виконує навколوجلоткове кільце, що складається з нервових клітин та їх відростків. Від кільця відходять тоненькі поздовжні периферійні нерви, що тягнуться вздовж усього тіла й відгалужуються до м'язів. По всій довжині червного стовбура галузяться тоненькі кільцеві нерви. Спеціалізованих органів чуття в приапулід немає. Їх функції виконують скаліди та папіли, всередині яких виявлено чутливі нервові клітини. Імовірно, вони є механорецепторами.

Видільні та статеві органи приапулід об'єднані в загальну сечостатеву систему. Вона складається з двох довгих органів, розташованих обабіч кишечника в задній частині тулуба й прикріплених до стінок тіла за допомогою тоненьких плівок-мезентеріїв. Видільна частина кожного з них представлена протонефридіями, які мають вигляд кількох невеличких пучків, які складаються з численних клітин із миготливим полум'ям. Статева частина складається з численних статевих мішечків, що на одному кінці сліпо замкнені, а другим відкриваються в сечостатеву протоку. Обидві протоки сполучаються із зовнішнім середовищем за допомогою пари отворів на задньому кінці тіла.

Приапуліди — роздільностатеві тварини, проте самки не

відрізняються від самців. Дробіння яйця у пріанулід є радіальним, багатоклітинним і недетермінованим. Ротовий отвір проривається на передньому кінці яйця без будь-якого зв'язку з бластопором. Анальний отвір утворюється на місці бластопора. З яйця виходить личинка, яка вже має хобот, але на відміну від дорослої тварини її тулуб оточений панцирем, що складається з судільних спинної, черевної та кількох бічних пластин. Перетворення личинки на дорослу особину відбувається шляхом линяння й може тривати кілька років. Пріанулід живуть у прибережній зоні — літоралі (наприклад, *Pranulus*), на коралових рифах (родина *Tubiluchidae*), а також на великих глибинах (ряд *Seticoronaria*). *Seticoronaria* будують навколо тіла трубки з сторонніх часток.

КЛАС КІНОРИНХИ (KINORHYNCHA)

Це морські бентосні тварини, що мешкають у морському мулі, піску та на водоростях. Вони трапляються в усіх морях і океанах, більша частина видів живе в субліторалі та літоралі. Відомо близько 100 видів кіноринхів, у Чорному морі — 14 видів, із них три — ендеміками, наприклад *Centroderes spinosus*, *Semnoderes ponticus*.

Кіноринхи мають видовжене тіло від 0,18 до 1 мм завдовжки, яке складається з короткого хобота та видовженого тулуба (рис. 210, 211). У хоботному відділі можна виділити ротовий конус, на якому містяться напрямлені наперед кутикулярні вирости, середню частину, озброєну загнутими назад шипами-скалідами, та гладеньку шийну ділянку. Тулуб вкритий кутикулярним панцирем, що складається з окремих кілець — *зонітів*, найчастіше їх 11. Кутикулярний покрив кожного зоніта утворений трьома пластинками твердої кутикули: спинною (дорзальною) та двома черевними (вентральними). Тверді пластинки кутикулярного панцира з'єднані зв'язками з гнучкої волокнистої кутикули. На тулубі, особливо на його задньому кінці, є численні кутикулярні шипи й щетинки. В кутикулярному панцирі кожного зоніта є численні пори, зв'язані із залозами, з яких виділяється слиз. Під кутикулою залягає клітинна гіподерма. Мускулатура не утворює суцільного м'язового мішка, вона розбита на окремі пучки. Кільцеві м'язи зберігаються тільки в хоботі, поздовжні утворюють дві стрічки спинних і дві — черевних м'язів. Вони складаються з окремих м'язів, що з'єднують передні краї сусідніх зонітів. Крім того, в кожному зоніті спинна та черевні пластинки зв'язані парою спинно-черевних м'язів. Складна система

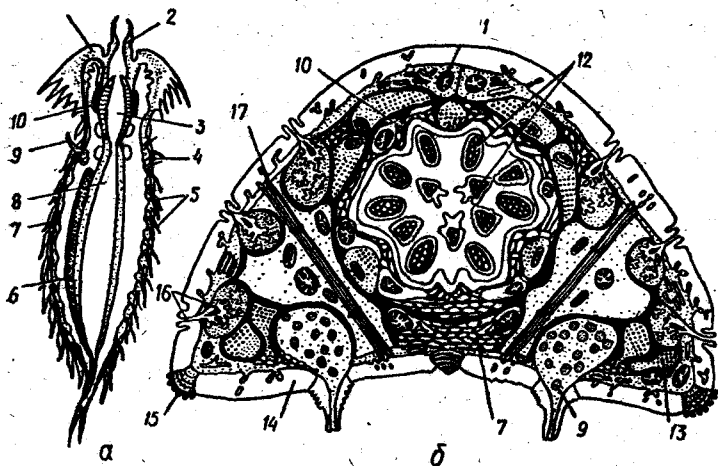


Рис. 210. Схема будови кіноринхів — поздовжній (а) та поперечний (б) зрізи:

1 — хобот зі скальдами; 2 — ротовий конус; 3 — глотка; 4 — кутикулярні пластинки зонітів; 5 — синіні щетинки; 6 — гонада; 7 — вентральний нервовий стовбур; 8 — середня кишка; 9 — прикріпна трубочка; 10 — навколوجلоткове нервове жіцце; 11 — гінодерма; 12 — скальди вгорнутого хобота; 13 — поздовжні м'язи; 14 — кутикула; 15 — волокнисті зв'язки між окремими пластинками зоніта; 16 — залоза; 17 — дорзовентральні м'язи

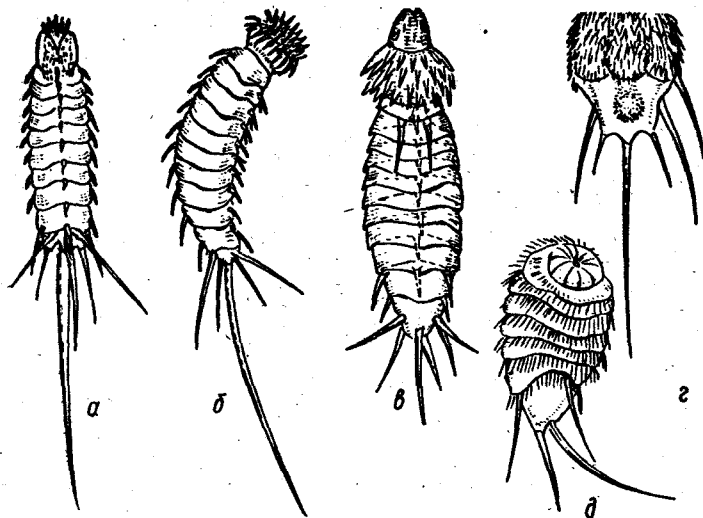


Рис. 211. Кіноринхи:

а — *Semnoderes armiger* з частково вгорнутим хоботком; б — із вивернутим хоботком; в — *Centroderes spinosus*; г — д — дві стадії личинкового розвитку

м'язів-ретракторів забезпечує вгортання хобота (див. рис. 210).

Між стінкою тіла та внутрішніми органами є порожнина тіла, заповнена темною зернистою масою. Жодних клітинних елементів у порожнині тіла не виявлено. Органи досить щільно прилягають один до одного, тому порожнина тіла невелика й має вигляд щілини між органами.

Рух кіноринхів здійснюється за допомогою хобота та тулуба. Назва цих тварин означає рухливохоботні. У русі тварин беруть участь м'язи тіла та порожнинна рідина, велике значення має також будова панцира. За рахунок скорочення спинно-черевних м'язів тіло сплющується й видовжується, що збільшує тиск порожнинної рідини. При цьому хобот витягується вперед й за допомогою скалід, які загнуті назад, закріплюється в ґрунті. Під час скорочення поздовжніх м'язів тулуб вкорочується та підтягується до хобота. Рухова активність кіноринхів забезпечується гнучкістю короткого панцира, яка зумовлена його поділом на зоніти. М'язи також поділяються на окремі пучки, що з'єднують сусідні зоніти. Така будова кіноринхів нагадує метамерію (розчленування тіла на подібні частини) членистоногих. Має місце також метамерія черевного нервового стовбура. Проте це не свідчить про спорідненість кіноринхів з членистоногими, які стоять на значно вищому рівні організації.

Травна система кіноринхів починається ротовим отвором на кінці хобота, рот веде в мускулясту глотку, яка може втягуватися в глибину ротового конуса особливими м'язами. Глотка переходить в середню кишку, за якою розташована задня, що відкривається анальним отвором на задньому кінці тіла. Живляться кіноринхи дрібними часточками детриту або одноклітинними водоростями. Тварина оточена слизистим чохлам, до якого прилипають часточки їжі. Під час скорочення поздовжніх м'язів слиз разом із часточками їжі рухається до заднього кінця тіла, кіноринх вигинається й пропускає хвостові шипи через скаліди хобота, поїдаючи частки їжі.

Видільна система тварин представлена парою нерозгалужених протонефридальних каналів із одним миготливим полум'ям у кожному.

Нервова система складається з навкологлоткового нервового кільця, що лежить на межі між ротовим конусом і середньою частиною хобота, та вентрального нервового стовбура, на якому міститься скупчення нервових клітин (ганглії), по одному в кожному зоніті. Утворення мета-

мерних гангліїв на нервовому стовбурі пов'язане з метамерією зонітів і м'язів.

Органи чуття представлені скалідами та групами чутливих щетинок на скалідах, до яких підходять чутливі клітини, та парою дрібних вічок, що лежать над навколотовою нервовим кільцем.

Кіноринхи — роздільностатеві тварини. Гоноди мають вигляд пари видовжених мішків, що лежать обабіч тіла й відкриваються назовні двома окремими отворами на останньому зоніті. В яєчниках, крім яйцеклітин, утворюються жовточні клітини, а поблизу від статевих отворів у їх стінках є невеличкі кишечні-сім'яприймачі, де сперма зберігається до запліднення яєць. У самців пара сім'яників із сім'япроводами; копулятивного органа немає. Під час парубання самець прикріплює до заднього кінця тіла самки мішечок із спермою — *сперматофор*. Ембріональний розвиток кіноринхів не досліджений. Із заплідненого яйця виходить личинка з неповним числом зонітів, яка росте, линяє, нарощуючи зоніти один за одним (див. рис. 211).

КЛАС ВОЛОСОВІ (GORDIACEA, АБО NEMATOMORPHA)

Волосові — порівняно невелика група паразитичних червів, для яких характерний личинковий паразитизм. Описано понад 300 їх видів. У фауні України відомо два види — поширений прісноводний *Gordius aquaticus* і *Nectopema agile*, що паразитує в ракоподібних Чорного моря. Вільний спосіб життя ведуть лише личинки, які щойно

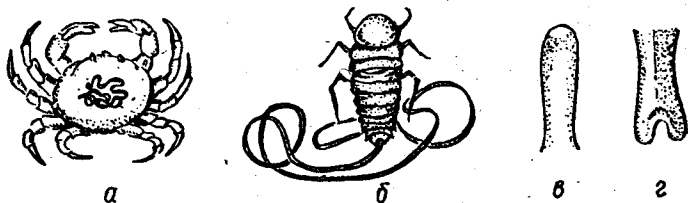


Рис. 212. Волосові:

а — морський волос *Nectopema agile* в крабі; б — *Chordodes*, що виходить із таргана; в — передній; г — задні кінці тіла *Gordius aquaticus*.

вийшли з яєць, і дорослі черви. Волосові мешкають у морях і прісних водоймах. Личинки паразитують у комах, а морські види — в ракоподібних.

Тіло у волосових довге, ниткоподібне, 40—50 см завдовжки; у деяких видів — до 1,5 м завдовжки (ширина 1—3 мм). Завдяки такій формі та темно-коричневому забарвленню Gordiacea одержали назву «живий волос», або «кінський волос». Дорослі волосові не мають хобота, він є лише в личинок. Передній кінець тіла закруглений, задній кінець у самців роздвоєний (рис. 212).

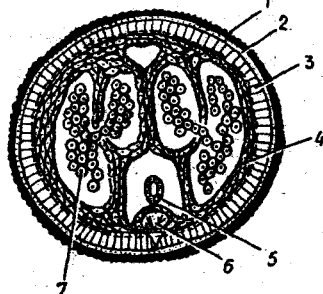


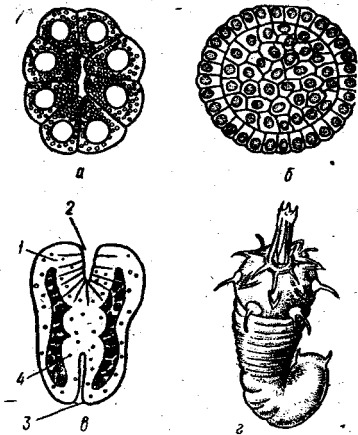
Рис. 213. Схема будови самки волосових на поперечному зрізі:

1 — кутикула; 2 — гіподерма; 3 — поздовжні м'язи; 4 — паренхіма; 5 — кишечник; 6 — вентральний нервовий стовбур; 7 — яєчник

Покриви волосових утворені щільною багатошаровою кутикулою, під якою залягає тонкий шар гіподерми, що утворює лише одне поздовжнє потовщення — черевний валик. Під гіподермою залягає суцільний шар поздовжніх м'язів. Великий проміжок між кишечником і стінкою тіла заповнений паренхімою, в якій є значні лакунарні простори. Паренхіма складається з пухиреподібних клітин, між якими є добре розвинена волокниста міжклітинна речовина (див. рис. 212). Дорослим волосовим властива типова ундулююча локомоція, яка базується на взаємодії кутикули та поздовжньої мускулатури, хоча вигинають тіло при цьому на відміну від нематод у дорзовентральному напрямку. Напружений стан кутикули підтримується високим тургором клітин паренхіми.

Травна система волосових рудиментарна. Ротовий отвір у більшості видів відсутній, передня кишка не має просвіту та не з'єднується з середньою. Задня кишка функціонує як статева клоака. На жодній стадії розвитку волосових їх травна система не бере участі в поглинанні поживних речовин. Молоді личинки, які ще не перейшли до паразитизму, існують за рахунок енергетичних запасів, одержаних із яйця. Паразитичні личинки живляться, але їжа надходить через кутикулу, яка в цей період має велику проникність. Волосові, що залишили свого хазяїна, в зовнішньому середовищі не живляться, проникність їх кутикули помітно знижується. Вони живуть за рахунок енергетичних резервів, які накопичили під час паразитичного періоду розвитку.

Органів виділення у волосових немає, можливо, їх функцію виконує кишечник.



Нервова система складається з навкологлоткового нервового кільця та зв'язаного з ним черевного стовбура, що залягає в черевному валику гіподерми. Органи чуття розвинені слабо. У самців є чутливі статеві сосочки, у деяких

Рис. 214. Ембріональний розвиток *Gordius* — бластула (а), паренхімула (б), формування вторинного рота (в), личинка, що вийшла з яйця (г):

1 — зачаток хоботного відділу; 2 — вторинний рот; 3 — бластопор; 4 — зачаток кишечника

видів на передньому кінці локалізовані скупчення темного пігменту, що нагадують очі.

Волосові — роздільностатеві тварини. Самець відрізняється від самки меншими розмірами та будовою заднього кінця тіла. Жіноча статева система складається з двох виводжених яєчників із численними бічними виростами. Задні кінці яєчників переходять у короткі яйцепроводи, які впадають у непарну матку з невеличким трубчастим сім'яприймачем. Матка відкривається в задню кишку, яка, таким чином, перетворюється на клоаку. Чоловіча статева система складається з двох довгих ковбасоподібних сім'яників, що тягнуться вздовж тіла та переходять у сім'япроводи, які відкриваються в клоаку. Під час копуляції самець охоплює задній кінець тіла самки своїм роздвоєним заднім кінцем.

Характерними рисами ембріонального розвитку є вторинноротість, як у приапулід, і недетермінованість дробіння яйцеклітини. Після копуляції доросла самка відкладає близько 1 млн яєць. Кладка має вигляд довгих і тонких слизистих шнурів. Із яєць виходять личинки, відмінні за будовою від дорослих черв'яків. Вони коротенькі, 0,1—0,4 мм завдовжки, на передньому кінці є хобот, який складається з ротового конуса, озброєного трьома кутикулярними загостреними пластинками (стілетами), середньої частини з двома-трьома ярусами скалід і задньої частини, що переходить у тулуб (рис. 214).

Розвиток волосових відбувається в одному або рідше двох хазяях. Личинка потрапляє до свого хазяїна — найчастіше комаху — через тонкі місця покривів, пробиваючи

їх хоботом. У інших випадках личинка проковтується хазяїном, далі з кишечника мігрує в його порожнину тіла, а звідти — в мускулатуру або інші тканини. Якщо розвиток личинки відбувається у двох хазяях, другим хазяїном є, як правило, хиже членистоноге, яке поїдає першого хазяїна. Личинка розвивається протягом кількох місяців, виростаючи до розмірів дорослої стадії, але ніколи не досягає статевої зрілості всередині хазяїна. Кінець кінцем личинка виходить у воду з організму хазяїна, який при цьому, як правило, гине. У воді волосові досягають статевої зрілості, копулюють, відкладають яйця й невдовзі гинуть.

КЛАС ЛОРИЦИФЕРИ (LORICIFERA)

Це морські бентосні тварини, що мешкають між піщаними ґрунту, щільно прилипаючи до них. Вперше ці тварини були відкриті шведським вченим А. Крістенсеном у 1983 р. Вони поширені в морях і океанах на різних глибинах, їх знайдено на глибинах від від 20 до 500 м. Вивчення цієї групи тільки розпочате, але вже описано дві родини, три роди, дев'ять видів, перший із них *Napaloricus mysticus*.

Лорицифери — дуже дрібні організми з довжиною тіла 225—385 мкм (ширина 90 мкм). Їх тіло поділяється на хоботний і тулубний відділи. У хоботному відділі розрізняють ротовий конус, оточений вісьмома-дев'ятьма загостреними шипами-стилетами, середню частину, озброєну дев'ятьма рядами скалід, і шийну область із шийними скалидами. Тулуб одягнений в кутикулярний панцир — *лоріку*, яка складається з шести пластин, із яких одна спинна, одна черевна та чотири бічних. Пластинки панцира мають тонку комірчасту скульптуру. Через пори на поверхні панцира відкриваються протоки залоз. На задній частині лоріки є особливі залози, які водночас є й органами чуття, — *флоскули* (рис. 215).

Внутрішня будова лорицифер вивчена недостатньо через їх дрібні розміри, але загальні риси вже відомі. Рот відкривається на верхівці ротового конуса, глотка має розширення — м'язовий бульбус, за яким ідуть стравохід і об'ємна середня кишка, за нею — задня; анальний отвір відкривається на задньому кінці тіла. У глотку відкривається пара слинних залоз. Видільна система представлена парою протонефридів.

Нервова система тварин складається з навкологлоткового нервового кільця та вентрального нервового стовбура, проте вона містить ряд гангліїв — на навкологлотково-

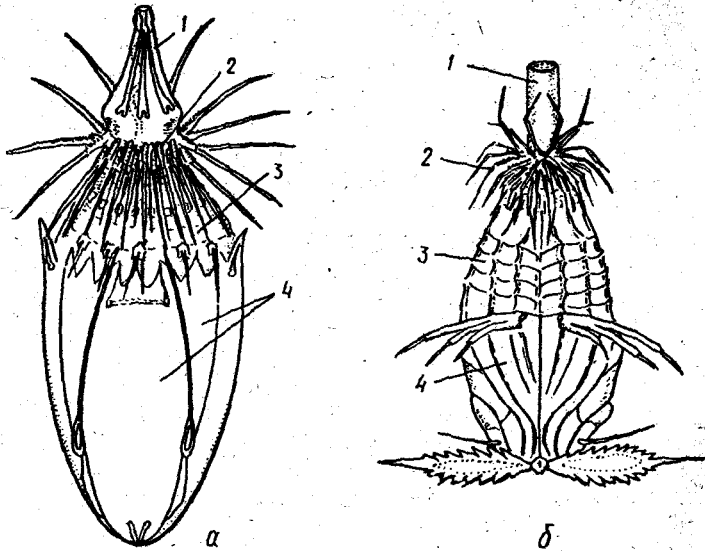


Рис. 215. Лорицифери — доросла самка (а) та личинка (б)
Nanaloricus mysticus:

1 — ротовий конус; 2 — озброєна скальдами середня частина хобота;
 3 — шийний відділ хобота; 4 — панцир тулуба

му кільці лежать дволопатеви дорзальний ганглії і вісім гангліїв, що іннервують скальди, які, імовірно, є органами нюху. На вентральному стовбурі є великий вентральний ганглії у шийній області, кілька тулубних гангліїв і великий анальний, що лежить поблизу від ануса.

Лорицифери — роздільностатеві тварини, у самок є парні яєчники та непарний сім'яприймач, у самців — парні сім'яники. Деталі будови статеві системи ще не з'ясовано, у самців виявлено копулятивні шипи. Не вивчено й ембріональний розвиток цих тварин, але відомі їх личинки. Личинка відрізняється від дорослих тварин неозброєним ротовим конусом, панцирем, що має поздовжню складчастість, і наявністю особливих локомоторних придатків. Личинки періодично линяють.

А. Крістенсен описав лорицифер як новий для науки тип тварин, близький до цефалоринхів. Проте В. В. Малахов вважає, що вони поєднують ознаки організації припулід і кіноринхів і становлять із ними та волосовими єдиний тип — Головохоботні.

ББК 28.691я73
Щ 61
УДК 592

*Розповсюдження та тиражування
без офіційного дозволу видавництва заборонено*

Рецензенти:
д-р біол. наук, проф. **В. П. Шарпіло**,
д-р біол. наук, проф. **В. М. Бровдій**

Редакція літератури з природничих і технічних наук

Зав. редакцією **А. С. Мнишенко**

Редактор **Л. Д. Кожем'яко**

Щербак Г. Й. та ін.
Щ61 Зоологія безхребетних: Підручник: У 3 кн.
Кн. 2 / Г. Й. Щербак, Д. Б. Царичкова, Ю. Г. Вервес. —
К.: Либідь, 1996. — 320 с.
ISBN 5-325-00663-0.

У другій книзі підручника розглянуто п'ять типів безхребетних тварин: Кільчасті черви, Камптозої, Ехіуриди, Сипункуліди, Членистоногі. Висвітлено фізіологічні основи функціонування окремих систем органів тварин, що перебувають на різних рівнях організації, екологічні особливості розглянутих груп безхребетних, їхню роль у біоценозах та практичне значення.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Щ 1907000000 – 036 Без оголошення
224 – 96

ББК 28.691я73

ISBN 5-325-00661-4 (кн. 2)
ISBN 5-325-00663-0

© Г. Й. Щербак, Д. Б. Царичкова,
Ю. Г. Вервес, 1996

ЗМІСТ

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (Annelida)	5
Клас Багатощетинкові (Polychaeta)	7
Підклас Бродячі (Errantia)	25
Підклас Сидячі (Sedentaria)	27
Підклас Мізостоміди (Myzostomida)	31
Клас Динофіліди (Dinophilida)	33
Клас Малошетинкові (Oligochaeta)	37
Клас П'явки (Hirudinea)	52
Підклас Стародавні п'явки (Archihirudinea)	61
Підклас Справжні п'явки (Euhirudinea)	61
ТИП КАМПТОЗОЇ, АБО ВНУТРІШНЬОПОРОШИЦЕВІ (Kamptozoa, або Entoprocta)	64
Клас Камптозої, або Внутрішньопорошицеві (Kamptozoa, або Entoprocta)	64
ТИП ЕХІУРИДИ (Echiurida)	68
Клас Ехіуриди (Echiurida)	69
ТИП СИПУНКУЛІДИ (Sipunculida)	74
Клас Сипункуліди (Sipunculida)	75
ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (Arthropoda)	81
Підтип Зябродишні, або Ракоподібні (Branchiata, або Crustacea)	89
Клас Цефалокаріди (Cephalocarida)	113
Клас Зяброні ракоподібні (Branchiopoda)	114
Клас Реміпедії (Remipedia)	122
Клас Максилоподи (Maxillopoda)	123
Підклас Містакочаріди (Mystacocarida)	124
Підклас Вусоні (Cirripedia)	125
Підклас Веслоні (Copepoda)	130
Підклас Зяброхвості, або Коропіїди (Branchiura)	134
Клас Черепашкові ракоподібні (Ostracoda)	136
Клас Вищі раки (Malacostraca)	139
Підтип Трахейнодишні (Tracheata)	163
Клас Губоні (Chilopoda)	164
Клас Двопарноногі (Diplopoda)	173

Клас Пауроподи (Pauropoda)	179
Клас Симфіли (Symphyla)	181
Клас Покритошелепні (Entognatha)	182
Клас Комахи, або Відкритошелепні (Insecta, або Ectognatha)	186
Підклас Первиннобезкрилі, або Щетинкохвістки (Apterygota, або Thysanura)	240
Підклас Крилаті (Pterygota)	241
Підтип Трилобітоподібні (Trilobitomorpha)	269
Клас Трилобіти (Trilobita)	269
Підтип Хеліцерові (Chelicerata)	272
Клас Меростомові (Merostomata)	272
Підклас Евриптериди (Eurypterida)	272
Підклас Мечохвости (Xiphosura)	274
Клас Павукоподібні (Arachnida)	279
Підклас Скорпіони (Scorpiones)	291
Підклас Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones)	293
Підклас Сольпуги (Solifugae)	295
Підклас Косарики (Opiliones, або Phalangina)	296
Підклас Павуки (Aranei)	298
Підклас Кліщі (Acarina)	303
Доповнення до типу Arthropoda. Клас Морські павуки (Pantopoda)	309
ТИП ТИХОХОДИ (Tardigrada)	313
Клас Тихоходи (Tardigrada)	313

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Більшість кільчастих червів — вільноживучі тварини. Вони мешкають у морях, прісних водоймах та ґрунтах. Лише незначна частина їх видів веде паразитичний спосіб життя. Вони мають розміри від кількох міліметрів до трьох метрів. Відомо понад 12 тис. видів.

Анеліди — найвище організовані черви, що мають усі системи органів, властиві представникам вищих типів тваринного світу: вторинну порожнину тіла (целом), кровоносну систему, органи руху, а інколи й органи дихання.

Тіло кільчастих червів складається з *головної лопаті (простомія)*, *тулуба*, що поділений на кільця-*сегменти*, та *анальної лопаті (нігідія)*. Для них характерна поява органів руху — *параподій*, рухомих бічних виростів тіла із щетинками, чутливими вусиками й інколи зябрами. У найбільш повному вигляді параподії представлені в класі Багатощетинкових.

Кільчасті черви мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок, вкритий ззовні еластичною кутикулою. У деяких групах на покривах частково зберігається в'язкий епітелій. Загальну схему будови кільчаків показано на рис. 1.

Целом, на відміну від первинної порожнини тіла, має власні стінки, утворені мезодермальним епітелієм. Як правило, кожний сегмент тулуба має пару (правий і лівий) целомічних мішків, що підстилають зсередини шкірно-м'язовий мішок і з'єднуються один з одним під і над кишкою. Створюється внутрішня сегментація, яка відповідає зовнішній. Целомічні мішки заповнені рідиною, що становить внутрішнє середовище організму. Целом виконує важливі функції: він є гідростатичним скелетом, на який опирається мускулатура; забезпечує транспорт поживних речовин; у ньому можуть тимчасово нагромаджуватися кінцеві продукти обміну; він бере участь в осморегуляційних процесах; на його стінках утворюються гонади, а в порожнині дозрівають статеві продукти.

Травна система починається ротовим отвором на першому сегменті тулуба і складається з ротової порожнини, глот-

ки, середньої та задньої кишок, остання відкривається анальним отвором на пігдії.

Органи виділення — трубчасті нефридії; в основному в кожному сегменті знаходиться одна пара нефридіїв. Спостерігається перехід від сліпо замкнених на внутрішньому кінці протонефридіїв до метанефридіїв, що відкриваються у целом.

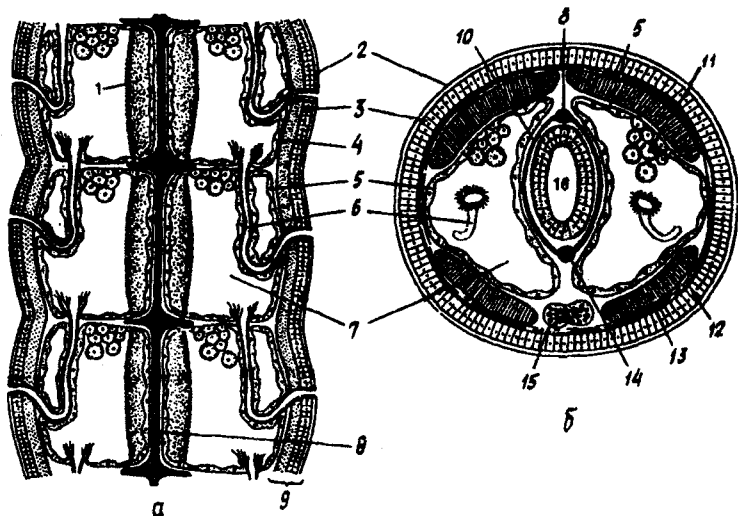


Рис. 1. Схема будови кільчастих червів:

a — поздовжній переріз; *б* — поперечний переріз; 1 — кишка; 2 — кутикула; 3 — епідерміс; 4 — дисепімент; 5 — целомічний епітелій; 6 — метанефридії; 7 — целом; 8 — спинна кровоносна судина; 9 — шкірно-м'язовий мішок; 10 — навколокишковий синус; 11 — гонада; 12 — кільцева мускулатура; 13 — поздовжня мускулатура; 14 — червона кровоносна судина; 15 — червоний нервовий ланцюжок

Кровоносна система, як правило, добре розвинена, замкнена, тобто кров рухається по судинах і не потрапляє в порожнину тіла.

Будова кровоносної системи однакова в усіх класів кільчастих червів: спинна та червона судини з'єднані кільцевими; є навколокишковий кровонесний синус (або сітка капілярів), розгалуження капілярів у стінках шкірно-м'язового мішка та зябер, якщо вони є. Лише в класі П'явки (*Hirudinea*) спостерігається редукція кровоносної системи та заміщення її системою целомічних лакун (див. далі).

Більшість кільчастих червів дихають усією поверхнею тіла, деякі мають спеціалізовані органи дихання — шкірні зябра, що розташовані на пароподіях або на простомії.

Нервова система складається з головного мозку — парного надглоткового ганглію, що з'єднаний кільцевими стов-

бурами з тулубним мозком. Останній складається з пари більш-менш зближених (або злитих разом) черевних стовбурів з парними гангліями в кожному сегменті й зветься *черевним нервовим ланцюжком*. У багатьох кільчастих черв'яків є органи чуття — очі, нюхальні ямки, різні придатки з рецепторами дотику та хімічного чуття.

Серед кільчастих черв'яків є роздільностатеві та гермафродити. Гонади утворюються в стінках целому (виняток — представники класу *Dinophilida*). Запліднення зовнішнє або внутрішнє. Дробіння яйця спіральне детерміноване. Розвиток у морських видів (клас *Polychaeta*) з метаморфозом, у прісноводних та наземних форм розвиток прямий.

Для більшості кільчастих черв'яків характерне повторення окремих частин тіла та органів. У кожному сегменті тіла є подібні елементи будови: парні целомічні мішки, нефридії, гонади, ганглії, кільцеві судини, параподії. Таке явище повторення подібних структур зветься *метамерією*. Якщо всі сегменти зовні однакові, метамерія вважається *гомономною*, якщо ж сегменти різних ділянок тіла відмінні за будовою, то метамерія *гетерономна*. Гетерономність — результат спеціалізації окремих частин тулуба до виконання певних функцій.

Систему типу *Annelida* різні автори подають дещо по-різному, але загально визнано чотири класи: Багатощетинкові (*Polychaeta*), Динофіліди (*Dinophilida*), Малощетинкові (*Oligochaeta*) та П'явки (*Hirudinea*). Перші два класи часто об'єднують у підтип Безпояскові (*Aclitellata*), решту — у підтип Пояскові (*Clitellata*).



КЛАС БАГАТОЩЕТИНКОВІ (POLYCHAETA)

Цей клас об'єднує понад 6 тис. видів морських (переважно) та прісноводних (рідше) тварин. Відомий один тропічний вид *Lucastopsis catarractarum* із родини *Nereidae*, який живе на плантаціях бананів і какао й живиться гнилим листям, солодкими плодами. У Чорному та Азовському морях знайдено близько 200 видів.

Розміри поліхет становлять від кількох міліметрів до кількох метрів (*Eunice gigantea*).

Тіло багатощетинкових (рис. 2) складається з головної лопаті (простомій), сегментованого тулуба та анальної лопаті (пігідій). На простомії розташовані органи чуття: пара

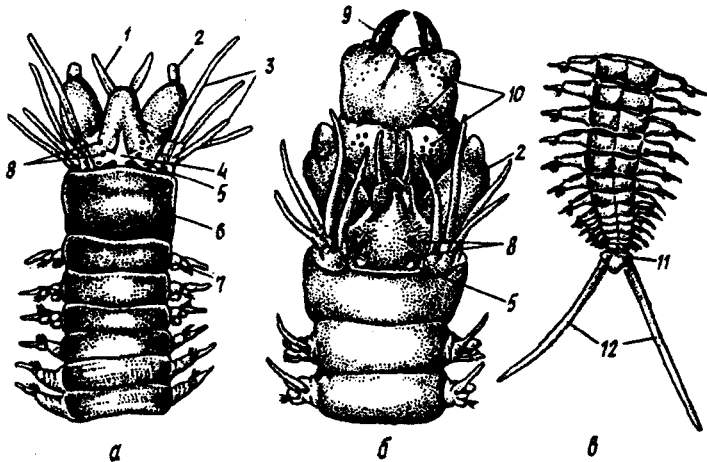


Рис. 2. Зовнішня будова *Nereis pelagica*:

a — передній кінець із втягнутим букальним відділом; *б* — з вивернутим; *в* — задній кінець;
 1 — антена; 2 — палець; 3 — вусики перистомія; 4 — простомій; 5 — нюхальна ямка; 6 — перистомій;
 7 — пароподій; 8 — очі; 9 — щелепа; 10 — букальний відділ; 11 — пігдій; 12 — пігдальні вусики

пальп, пара або кілька пар антен, очі, нюхальні ямки. У різних представників певні органи простомія можуть видозмінюватись або зникати, особливо у риючих та сидячих форм. Простомій разом із першим або ще двома-трьома передніми сегментами (перистомієм) утворюють головний відділ. Злиття передніх сегментів, що веде до утворення головного відділу, зветься *цефалізацією*. На перистомії розташовані рот і вусики, які виконують функцію органів чуття.

Тулуб складається з різної кількості сегментів (від 5 до 800).

У більшості поліхет кожний сегмент тулуба, крім перистомальних, має по парі бічних виростів — пароподій.

Пароподія (рис. 3) — мускулястий, нечленистий виріст стінки тіла, що складається із суцільної базальної части-

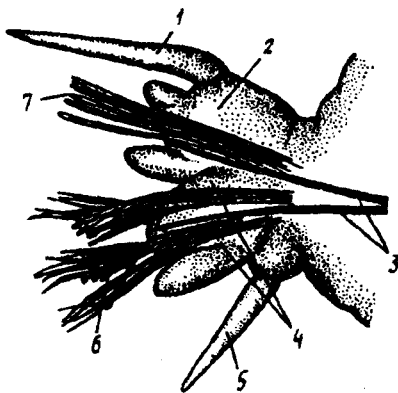


Рис. 3. Пароподія *Nereis pelagica*:

1 — спинний вусик; 2 — нотоподія; 3 — опорні щетинки;
 4 — невроподія; 5 — черевний вусик; 6 — щетинки невроподія; 7 — щетинки нотоподія

ни і двох гілок — спинної (нотоподія) та черевної (невроподія). На нотоподії та невроподії розташовані органи хімічного чуття й дотику — відповідно спинний та черевний вусики. У багатьох поліхет спинний вусик перетворюється на зябра. Як правило, усередині параподії є пара товстих опорних щетинок, а назвні стирчать пучечки тонких щетинок досить складної будови, що різняться довжиною, товщиною тощо. Щетинки складаються з хітиноподібної речовини. Параподії рухаються спереду назад: чіпляючись щетинками за субстрат, тварина просувається вперед, синусоїдально звиваючись, при цьому обидві параподії одного сегмента рухаються одночасно в протилежних напрямках. Плаваючі форми мають ластоподібні параподії; у деяких спинна лопать зникає. При плаванні синусоїдальний рух зберігається. У сидячих та риючих форм параподії частково редукуються чи зовсім відсутні, як у *Polygordius*.

Анальна лопать (пігідій) у багатьох форм, що ведуть активний спосіб життя, має пару органів чуття — анальні вусики.

Зовні тіло поліхет укрите тоненьким шаром пружної кутикули, до складу якої входять колагенові волокна; хітин відсутній. Кутикула виконує тільки захисну функцію. Під кутикулою розташований одношаровий епітелій (епідерміс), де часто знаходяться залозисті клітини (рис. 4). Вони найкраще розвинені у сидячих поліхет. Їхній секрет — слизоподібна речовина — може тверднути, утворюючи навколо тіла захисну хітиноїдну трубку, що часом просякнута вуглекислим кальцієм. У деяких форм частина епітелію війчаста, і війки утворюють кільця та черевну смужку (*Protodrilus*).

М'язи гладенькі, утворюють два шари: зовнішній кільцевий та внутрішній поздовжній; останній, як правило, не суцільний, а розбитий на дві пари стрічок — спинну та черевну (рис. 5). Кільцевий шар біля параподій розпадається на кілька мускульних пучків, що рухають параподії та щетинки. У кожному сегменті є по парі діагональних м'язів, які навкіс перетинають порожнину тіла, прикріплюючись одним кінцем до базальної мембрани епідермісу по обидва боки черевного нервового ланцюжка, іншим — біля основи параподій. Вони також беруть участь у русі параподій. У товщі м'язів є порожнини, всередині яких містяться опорні щетинки параподій. Вони зв'язані зі стінкою тіла спеціальними м'язами. У перистомії є спеціальні м'язи, що вип'ячують букальний відділ (див. далі), та м'язи, що втягують глотку разом із букальним відділом.

Ізсередини до мускулатури шкірно-м'язового мішка щільно прилягає шар клітин — перитонеальний епітелій, або

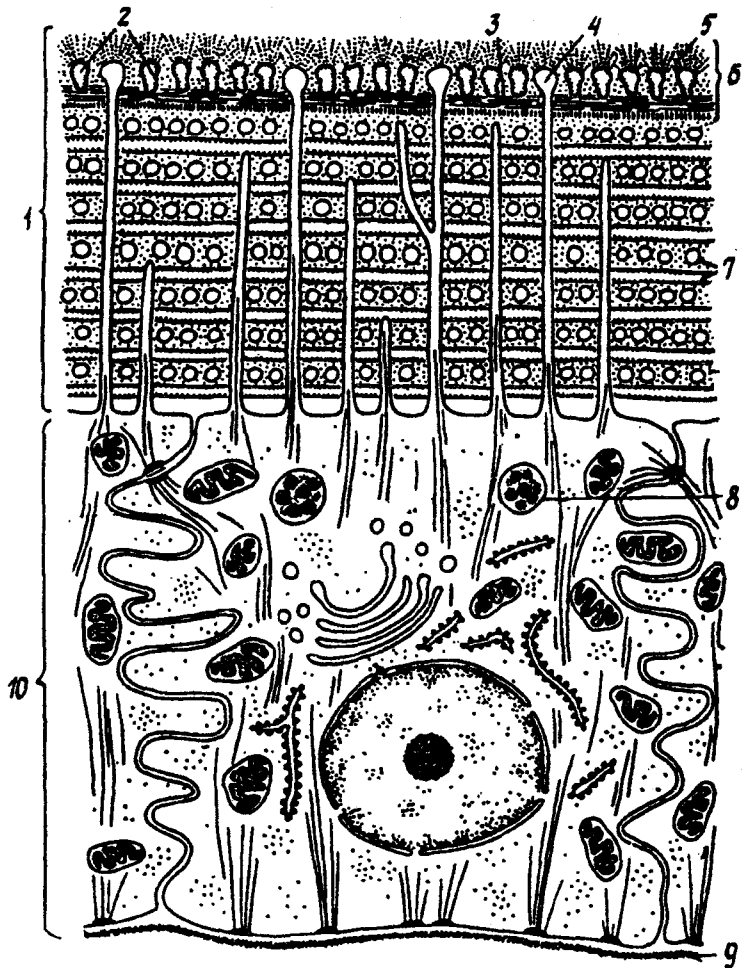


Рис. 4. Схема будови кутикули поліхет за даними електронної мікроскопії:

1 - кутикула; 2 - еліпсоїдні тіла; 3 - пластинчастий шар; 4 - відростки епідермальних клітин; 5 - мукопротеїновий шар; 6 - зовнішній шар кутикули без колагенових волокон; 7 - колагенові волокна; 8 - гранули пігменту; 9 - базальна мембрана; 10 - клітина епідермісу

целотелій, він вистилає вторинну порожнину тіла — целом (див. рис. 1).

Целом, як уже зазначалося, складається з пари мішків у кожному сегменті. Лівий та правий мішки огортають кишечник і, стикаючись над і під ним, утворюють двошарову

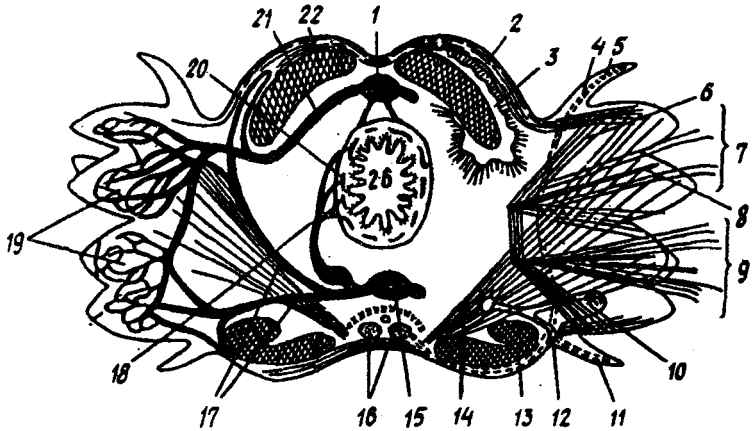


Рис. 5. Схема поперечного зрізу через сегмент тулуба *Nereis*:

1 - спинна судина; 2 - кільцева мускулатура; 3 - ціло-фагоцитарний орган; 4 - спинний вусик параподії; 5 - його нерв; 6 - м'язи щетинок; 7 - нотоподія; 8 - опорна щетинка; 9 - невроподія; 10 - метанефридій; 11 - черевний вусик; 12 - видільний отвір; 13 - параподальний нерв; 14 - діагональний м'яз; 15 - черевна судина; 16 - черевний нервовий ланцюжок; 17 - судина, що несе кров від черевної судини до параподії; 18 - внутрішня кільцева судина; 19 - капіляри параподії; 20 - навколокишковий синус; 21 - судина, що несе кров від параподії до спинної судини; 22 - поздовжня мускулатура

поздовжню перетинку — брижу (мезентерій), на якій підвішений кишечник. Стінки сусідніх целомічних мішків утворюють між сегментами двошарові перетинки, так звані септи, або дисепіменти. У септах часто є отвори, що з'єднують целоми сусідніх сегментів. У перистомії, як правило, септи відсутні. Целомічна рідина прозора, має амебоїдні клітини. Целомічні мішки кожного сегмента поліхет є своєрідним гідроскелетом, на який опираються м'язи при русі тварини.

Травна система починається ротовим отвором на перистомії, проходить через усе тіло у вигляді прямої трубки, яка складається з букального відділу і глотки, стравоходу, середньої та задньої кишок. На межі букального відділу і глотки у багатьох видів поліхет знаходяться хітиноїдні щелепи (див. рис. 2). Букальний відділ під час живлення може вивертатися назовні, тоді глотка переміщується вперед, а щелепи опиняються на передньому кінці букального відділу і захоплюють їжу. Глотка мускулиста, з невеликим просвітом. У передню частину стравоходу відкривається пара слинних залоз. Довга середня кишка має складчасті стінки, в її епітелії

є багато залозистих клітин, що виділяють травні соки з ферментами; тут їжа перетравлюється і всмоктується. Коротенька задня кишка закінчується анальним отвором на пігидії.

Поліхети живляться по-різному: одні з них — активні хижаки, які поїдають дрібних рачків, різних кільчастих червів, молюсків, мальків риб тощо; інші — детритофаги. Одні щелепами хапають і утримують здобич, інші — зішкрябають детрит із субстрату. Сидячі поліхети живляться дрібними організмами й органічними частинками, які підганяють до рота розвиненими головними щупальцями (пальпами).

Органи виділення — *нефридії* (рис. 6) завжди розміщені метамерно, попарно в кожному сегменті. Внутрішній кінець

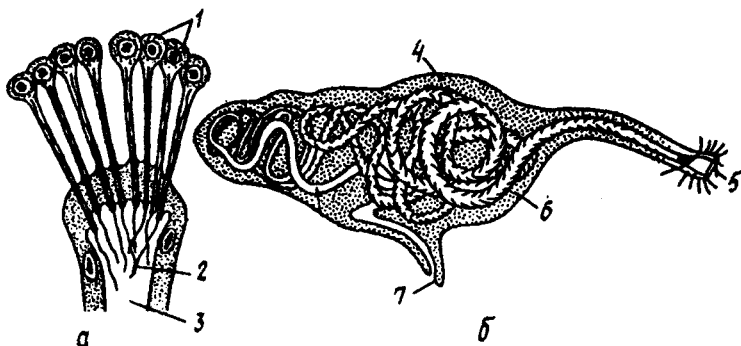


Рис. 6. Органи виділення поліхет:

a — кінцевий відділ нефридія *Phyllodoce* з соленоцитами; *б* — метанефридій *Nereis*; 1 — соленоцити; 2 — миготливе полум'я; 3 — каналець; 4 — залозиста маса; 5 — лійка; 6 — нефридіальний канал; 7 — видільний отвір

кожного нефридія знаходиться в целомічній порожнині сегмента, канал нефридія проходить через дисепимент у наступний сегмент і там відкривається на бічній стороні тіла назовні (див. рис. 1). Нефридії мають різну будову. В деяких поліхет є ще протонефридії, які, проте, відрізняються від таких у плоских червів. Замість термінальної клітини на кінці каналців у них є кілька булавоподібних клітин — соленоцитів, кожний з яких сліпим кінцем виступає в целом, а в порожнину нефридія відкривається каналом, усередині якого є джгутик. Сукупність джгутиків соленоцитів виконує функцію миготливого полум'я. У багатьох поліхет на місці соленоцитів утворюється лійка з війками, що відкривається в целом. Органи виділення такого типу називаються *метанефридіями*. Канал нефридія дуже довгий, звивистий, обплетений кровоносними капілярами і оточений компактною залозистою масою, що складається з целомічного епітелію.

Нефридії виконують функцію осморегуляції та виділення розчинених продуктів обміну.

Дослідження роботи метанефридія показало, що через лійку безперервно надходить целомічна рідина. Рухаючись по каналу, ця рідина зазнає змій. З неї в кров усмоктуються деякі іони, поживні речовини, а з крові до неї надходять продукти дисиміляції, які виводяться назовні у вигляді водного розчину.

Часто з кінцевим відділом нефридія пов'язані так звані *целомодукти*, що виводять з целому назовні статеві клітини. На відміну від нефридіїв — похідних ектодерми, целомодукти — це органи мезодермального походження. Вони містяться в сегментах попарно. Кожний з них має широку лійку, вкриту війками, коротеньку протоку й вивідний отвір.

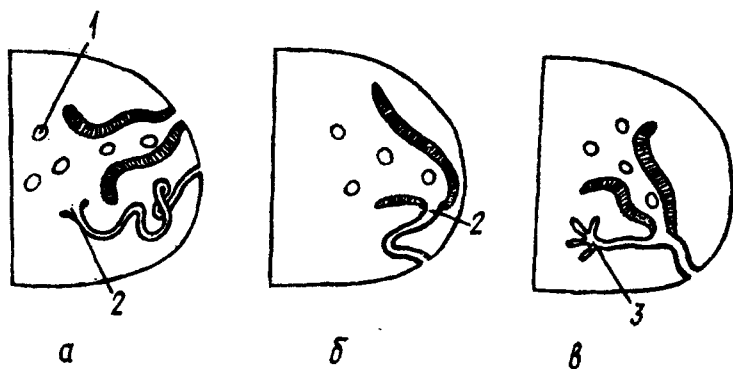


Рис. 7. Схема взаємовідносин між нефридіями та целомодуктами поліхет: а — самостійні целомодукт і метанефридій; б, в — нефроміксії (стінки нефридіїв зображено чорними, стінки целомодуктів заштриховано); 1 — статеві клітини; 2 — метанефридій; 3 — протонефридій

Дуже рідко в поліхет є і целомодукти, і нефридії, як, наприклад, у родині Capitellidae (рис. 7). У більшості поліхет нефридії й целомодукти об'єднуються в єдиний орган, що одночасно виконує функції виведення з організму надлишків води, розчинених у ній продуктів метаболізму та статевих клітин. Такі органи зветься *нефроміксіями* і мають різноманітну будову. В одних випадках, наприклад у *Itma latifrons*, лійка целомодукта зростається з нефридіальним каналом і через неї виводяться статеві клітини та екскрети. В інших — на одному нефридіальному каналі сидять лійка целомодукта і кінцева частина протонефридія (соленоцити), тобто вони мають спільний вивідний канал (*Alciopa cantrainii*). Часто кількість органів виділення скорочується (олігомеризація), особливо у сидячих поліхет.

Крім нефридіїв, видільну функцію виконують спеціальні клітини, що розташовані на стінках кровоносних судин і здатні нагромаджувати продукти азотного обміну (гуанін, солі сечової кислоти тощо). Ці клітини згодом відмирають, їх вміст потрапляє до целома, а звідти через нефридії — назовні. Такі клітини називаються *хлорагогенними*.

Кровоносна система (див. рис. 5) складається зі спинної та черевної судин, що залягають відповідно у спинному і черевному мезентеріях над і під кишечником. Крім цих судин, навколо кишечника між його зовнішньою стінкою та целомічним епітелієм є вузький щілиноподібний простір — навколокишковий синус. У великих поліхет замість нього утворюється навколокишкове плетиво судин. Ще одна поздовжня судина тягнеться вздовж черевного нервового ланцюжка (навколонервова). По навколокишковому синусу та спинній судині кров рухається ззаду наперед; по черевній і навколонервовій — спереду назад. Поздовжні судини з'єднуються між собою метамерними кільцевими судинами. Кожний сегмент має дві судини: одна несе кров від спинної судини до навколокишкового синуса, а звідти насичену поживними речовинами кров до черевної судини, інша — від черевної і навколонервової судин до стінки тіла, параподій та зябер (якщо вони є), де судини розпадаються на капіляри. У шкірі та зябрах кров насичується киснем, звідти повертається до спинної судини і навколокишкового синуса.

Стінки кровоносних судин утворені опорною пластинкою — щільною речовиною з окремими вкрапленими в неї клітинами. Великі судини (спинна, деякі кільцеві) мають мускулатуру, завдяки якій пульсують. Кров поліхет розносить поживні речовини від кишечника до органів тіла, а також виконує дихальну функцію. У багатьох видів вона містить у розчиненому вигляді дихальні пігменти — гемоглобін чи хлорокруорин.

У частини видів спеціалізовані органи дихання відсутні, і газообмін відбувається через покриви тіла, особливо в параподіях. Багато видів поліхет мають зябра різної будови: у частини сидячих поліхет на зябра перетворюються пальпи або перистомальні вусики; у більшості — спинний вусик параподій. Зябра мають листоподібну, пірчасту або кущоподібну форму. Усередині зябер є кровоносні капіляри, і через їх поверхню відбувається газообмін. Як правило, зябра розташовані не на всіх сегментах, а лише на певних ділянках тіла.

Нервова система (рис. 8) складається з головного мозку — парного надглоткового ганглія, від якого відходять навколог-

лоткові конективи*, що огинають глотку і з'єднуються під нею з парою черевних стовбурів, які тягнуться вздовж усього тіла. У деяких поліхет (*Polygordius*, *Protodrilus*) на черевних стовбурах немає гангліїв, уздовж стовбурів розташовані нервові клітини; в інших (*Aelosoma*) — відособлені ганглії ледь помітні; в більшості поліхет у кожному сегменті тіла є пара добре розвинених гангліїв. У примітивних форм (*Aelosoma*) черевні стовбури широко розставлені, ганглії з'єднані поперечними комісурами**, утворюється «нервова драбина». У більшості видів стовбури зближені, комісури вкорочені, а парні черевні ганглії злиті, в результаті чого утворюється нервовий ланцюжок.

Від кожного ганглія черевного нервового ланцюжка відходять нерви, що іннервують мускулатуру шкірно-м'язового мішка і пароподій відповідного сегмента. Кожен ганглії приймає відростки чутливих нейронів, що входять до складу різних рецепторів (наприклад, дотику). Ганглії черевного нервового ланцюжка забезпечують чутливість і рухові реакції в межах відповідного сегмента.

Надглотковий ганглії поліхет — досить складне утворення (рис. 9, а). Він складається з трьох відділів: переднього, середнього й заднього мозку. Передній мозок іннервує пальпи, середній — очі й антени, задній — нюхальні ямки. У бродячих поліхет у середньому мозку є так звані стебельчасті,

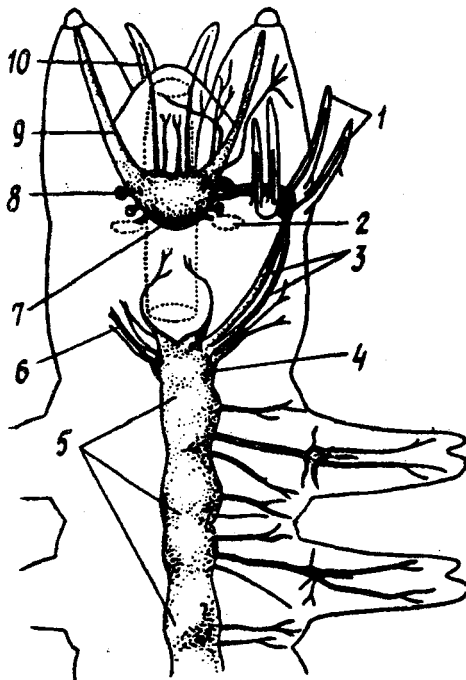


Рис. 8. Нервова система передньої частини тіла *Nereis*:

1 - перистомальні вусики; 2 - нюхальні органи; 3 - навкологлоткові конективи; 4 - підглотковий ганглії; 5 - черевний нервовий ланцюжок; 6 - нерви перистомію; 7 - надглотковий ганглії; 8 - очі; 9 - пальпальний нерв; 10 - антена

* Нервові стовбури, що з'єднують різноіменні ганглії.

** Нервові стовбури, що з'єднують однойменні ганглії.

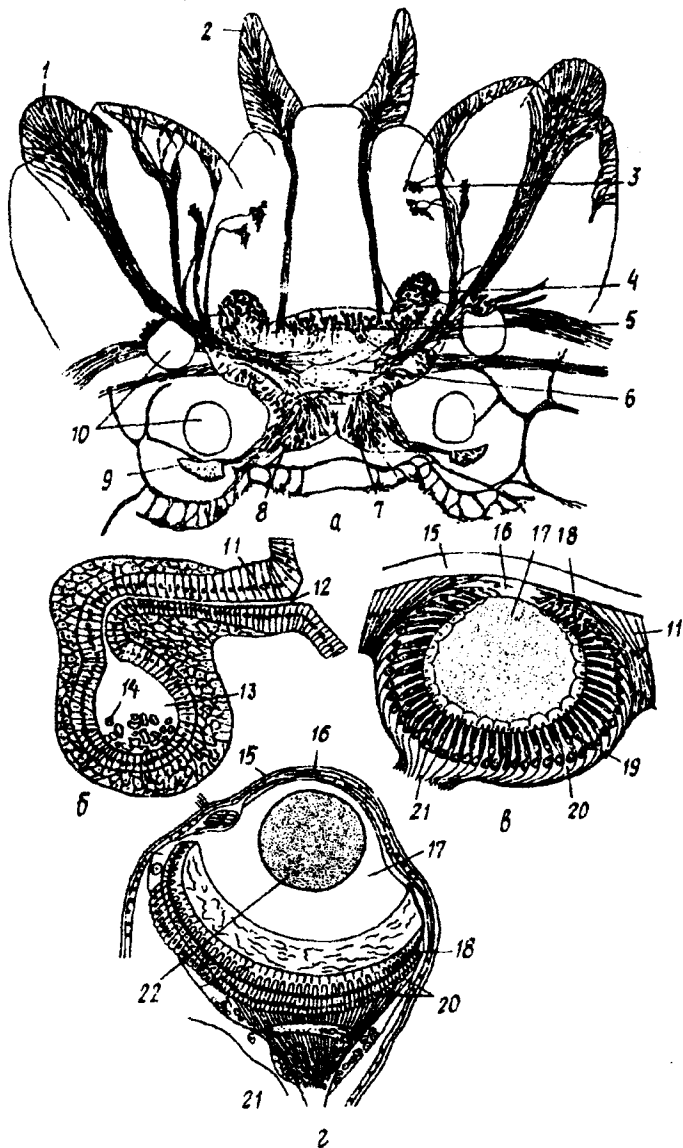


Рис. 9. Органи чуття поліхет:

а — чутливі закінчення на простій *Nereis*; б — статочист *Arenicola marina*; в, г — переріз через око *Nereis* та *Alicjora cantraiini* відповідно; 1 — пальці з їхніми чутливими клітинами; 2 — антени; 3 — нервові закінчення на м'язах; 4 — стебельчасті пла; 5 — передній мозок; 6 — середній мозок; 7 — задній мозок; 8 — чутливі клітини нюхальних органів; 9 — нюхальні органи; 10 — очі; 11 — епідерміс; 12 — протока статочиста; 13 — його пухирець; 14 — статоліти; 15 — кутикула; 16 — рогавка; 17 — склоподібне тіло; 18 — світлочутливі палички; 19 — пігментні клітини; 20 — зорові клітини сітківки; 21 — нерв; 22 — кришталік

бо грибоподібні, тіла — пара компактних скупчень нервових клітин грибоподібної форми. Стебельчасті тіла є вищим асоціативним центром мозку. У сидячих поліхет, яким не властивий активний пошук їжі, вони відсутні, й загальна будова мозку значно спрощена.

Надглотковий ганглії є центром, який одержує та обробляє інформацію від органів чуття й регулює діяльність черевних нервових стовбурів, координуючи та об'єднуючи роботу сегментарних гангліїв.

Органи чуття представлені багатьма рецепторами в шкірі крім того, спеціалізованими органами. Органи дотику та хімічного чуття — пальпи, антени, перистомальні, парадодіальні та пігідіальні вусики. Вони густо вкриті чутливими клітинами, відростки яких утворюють нерви, що зв'язані з гангліями: пальпальний та антенальний нерви — з надглотковим ганглієм, перистомальний — з підглотковим (першим ганглієм черевного нервового ланцюжка), парадодіальні та анальні — з відповідними гангліями (рис. 9, а). Органами хімічного чуття є також нюхальні ямки — заглиблення на простоміумі, що оточені шкірним валиком; на їхньому дні є чутливі війчасті клітини, відростки яких зв'язані із задньою частиною надглоткового ганглія.

У багатьох видів підкласу Сидячі поліхети є також парні органи рівноваги — статоцисти (рис. 9, б). У піскожила (*Aegnicola marina*) вони лежать по боках першого сегмента, у сабелід (родина *Sabellidae*) — у другому сегменті, в деяких видів статоцисти метамерні й зустрічаються в кількох передніх сегментах, наприклад у *Scoloplos* — у IV-XIII сегментах. Кожен з них має вигляд устеленого чутливими клітинами пухирця, що зв'язаний із зовнішнім середовищем вузьким каналом. Усередині пухирця знаходяться конкреції — «слухові камінці». Статоцисти сприймають коливання води або ґрунту, в результаті чого тварина ховається в трубку. Бродячі поліхети статоцистів не мають.

Майже всі поліхети мають очі різної будови (рис. 9, в, г). Найпростіші вони у бродячих поліхет — у вигляді бокалоподібного заглиблення ектодерми. Епітелій, що його вистилає, відіграє роль сітківки й складається з клітин двох типів: світлочутливих та пігментних. Світлочутливі клітини продовжуються в нервові волокна, що утворюють зоровий нерв, зв'язаний із надглотковим ганглієм. Середина бокала заповнена прозорою драглистою масою — склоподібним тілом. У деяких хижих поліхет (наприклад, у планктонної *Alcyora*) око ще більш ускладнене: воно відокремлюється від шкіри, перетворюючись на замкнений міхур, де формуються двоопуклий кристалик та склоподібне тіло, а епітелій над кри-

шталиком стає прозорим, утворююч рогівку. Таке око навіть здатне до акомодациї: завдяки дії скоротливих волоконець кришталік може наближатися до сітківки або віддалятися від неї, що дає змогу тварині розглядати предмети на різних віддалях (рис. 9, з). Ці очі належать до типу неінвертованих. У бродячих поліхет вони (два або чотири) розташовані на спинній стороні простоміума.

У сидячих поліхет, які живуть у трубках, численні очі розвиваються на шупальцях, пальпах, параподіях і навіть на пігидії. Вони сприймають лише зміну ступеня освітлення, що спричиняє реакцію ховання в трубку. Ці очі мають таку ж будову, що й у турбеларій, і належать до інвертованого типу.

Поліхети, як правило, роздільностатеві тварини. Статевий диморфізм у них відсутній. Гонادی утворюються метамерно в більшій частині або кількох сегментах у стінках целома. Статеві продукти через розриви целомічного епітелію потрапляють до целома, де дозрівають, плаваючи в целомічній рідині. Назовні вони виходять по-різному: через розриви стінок сегментів (*Nereis*, *Eunice* тощо), іноді через спеціальні статеві протоки — парні целомодукти. У більшості поліхет лійки целомодуктів сполучаються з нефридіями, утворюючи різноманітні нефроміксії (див. рис. 7). Запліднення зовнішнє.

У багатьох видів гонади розвиваються лише в певній, переважно задній частині тіла, що зветься *епітокною*. Вона різко відрізняється від передньої *атокної* частини: на її параподіях з'являються широкі плавальні лопаті й довші щетинки, змінюється колір, редукується кишечник.

Поліхети розмножуються також нестатевим способом. Іноді нестатевий і статевий способи розмноження правильно чергуються, тобто має місце *метагенез*.

Нестатеве розмноження найчастіше відбувається поперечним поділом тіла. Частини, що відділилися, відновлюють голову або хвостовий відділ. У видів роду *Stenodrilus* тіло може розпадатися на кілька частин; до складу кожної з них входить від одного до шести сегментів. Кожна частина перетворюється на нового черва. Таке розмноження не пов'язане із статевим дозріванням; досягши певних розмірів, черв автоматично розпадається на кілька частин. У деяких видів цього роду статеве розмноження взагалі невідоме. Значно рідше відбувається брунькування (наприклад, у *Syllis ramosa*). На тілі утворюється багато бічних бруньок, з яких розвивається тільки задня частина черва, голова формується вже після відшнування бруньки (рис. 10, а). Все це свідчить про здатність поліхет до регенерації.

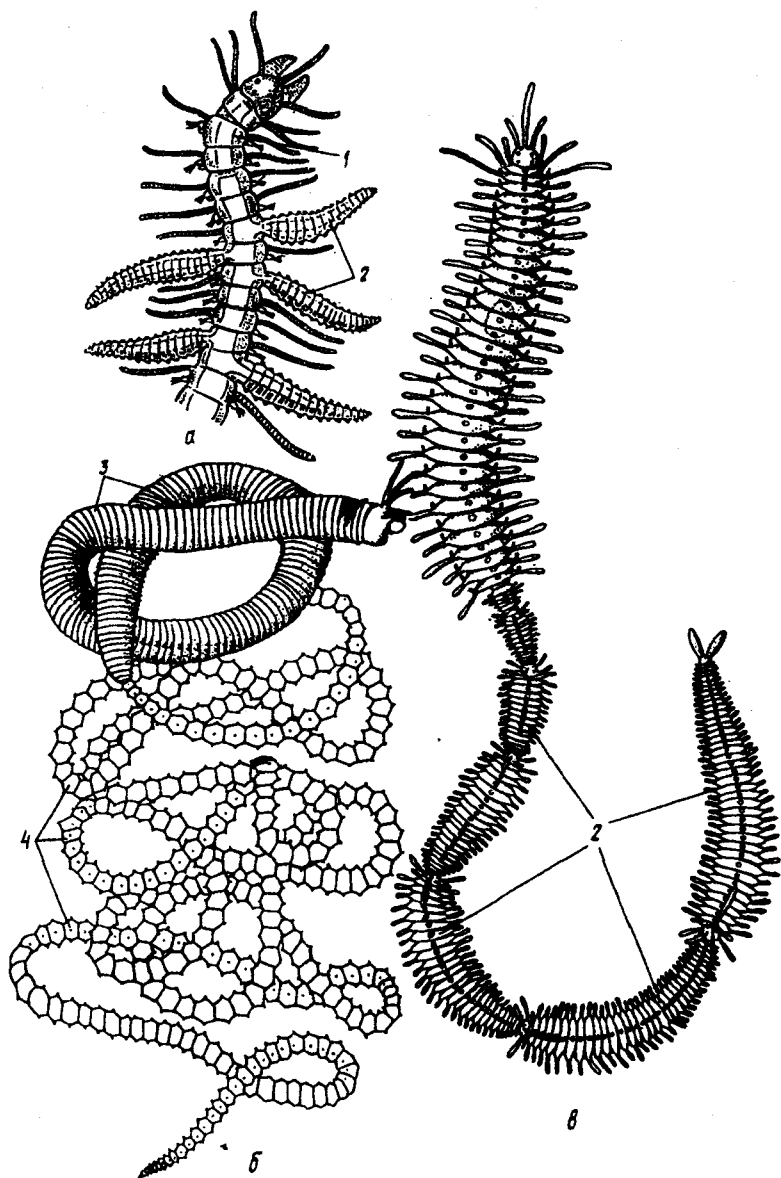


Рис. 10. Розмноження поліхет:

а - бічне брудкування *Syllis gamosa*; б - неповна епітокія тихоокеанського палоло *Eunice viridis*;
 в - нестатеве розмноження *Aulolites*; 1 - атокна та 2 - епітокні особини; 3 - атокна частина тіла;
 4 - епітокна

Часто нестатеве розмноження поліхет пов'язане із статевим, для якого характерне явище епітокії. *Епітокія* — це різка зміна зовнішньої форми та внутрішньої будови поліхети або її частини під час дозрівання статевих продуктів. Розрізняють повну епітокію, коли все тіло тварини змінюється, і неповну, коли епітокною стає лише частина тіла, здебільшого задня, а передня залишається атокною. Прикладом повної епітокії може бути перебудова тіла у *Nereis virens*, у якого збільшуються розміри тіла, змінюється будова парapoдій тощо. Поліхета підіймається з дна в товщу води і викидає через розриви стінок тіла статеві продукти, після чого гине.

При неповній епітокії (рис. 10, б), в одному випадку, наприклад у тихоокеанського палоло (*Eunice viridis*) задня епітокна частина тіла відривається від передньої, підіймається в товщу води, де викидає статеві продукти, після чого гине. Атокна частина залишається на дні, у неї регенерується задній кінець тіла, і тварина готується до нового циклу. В іншому випадку цілі тварини, які складаються з атокної та епітокної частин, підіймаються з дна, де переважно живуть, і плавають за допомогою міцних веслоподібних парapoдій біля поверхні води; згодом вони випускають велику кількість статевих продуктів. Це явище характерне для родини *Nereidae*, зокрема *Nereis pelagica*.

Заслуговує на увагу розмноження видів роду *Autolitus* (рис. 10, в). У них ще до відокремлення епітокної частини формується головний відділ з придатками і відокремлюється вже сформована статевозріла особина (самець чи самиця), що пристосовані до існування в товщі води й складної статевої поведінки. Часто ще до відділення першої статевої особини попереду від неї утворюється друга, третя і так до 30 статевих особин, які утворюють довгий ланцюжок. Згодом він розпадається, статеві особини відпливають, а нестатєва (атокна) материнська лишається на дні. Після виділення біля самиці статевих продуктів самець гине. Самиця відкладає яйця у виводкову сумку, розташовану на черевній стороні тіла. Своім тілом вона захищає потомство, доки воно перебуває в сумці. Тут проходять усі його личинкові стадії, і тільки остаточно сформована молодь виходить із сумки. Під час пелагічного існування самиці не живляться і після виходу молоді гинуть.

Дробіння яйця у поліхет повне, найчастіше нерівномірне, спіральне і детерміноване, тобто вже на ранніх стадіях точно визначено подальший розвиток кожного бластомера. В результаті дробіння утворюється кулеподібна бластула. Гастрюляція відбувається шляхом інвагінації або епіболії. Гастрю-

ла має бластопор на вегетативному полюсі. Потім бластопор видовжується по одній із сторін гастрული (майбутній черевній) до її екватора, набуває щілиноподібної форми і заростає по всій довжині, ззаду наперед. Передній залишок бластопора перетворюється на ротовий отвір, а на місці його заднього краю проривається анальний отвір. Так утворюється наскрізний кишечник. Подібний розвиток й у нематод (див. кн.1, с. 294).

Прямий розвиток у поліхет буває дуже рідко; як правило, з яйця виходить личинка *трохофора* (рис. 11, а). Це типова планктонна личинка, що рухається за допомогою війок. Тіло її більш-менш кулеподібне або дещо витягнуте, на верхньому полюсі розташована тім'яна китиця війок, які сидять на групі ектодермальних клітин. Це орган чуття, біля нього часто лежать інші органи чуття — пара вічок, коротенькі щупальця, статодисти. Приблизно по екватору трохофори проходить кільце війок — *прототрох*, або передротовий віночок, який поділяє тіло личинки на верхню півкулю — епісферу та нижню — гіпосферу. Безпосередньо під прототрохом розташований рот, на нижньому (вегетативному) полюсі — анус. Крім прототроха, у багатьох трохофор є ще додаткові війчасті кільця — *метатрох*, або післяротовий віночок, що міститься позаду рота, та *телотрох* — перед анальним отвором.

В епісфері, під тім'яною пластинкою, лежить нервовий ганглій, що іннервує органи чуття личинки. З ним зв'язані нервові меридіональні і кільцеві стовбури. Кишечник трохофори має вигляд вигнутої трубки і складається з ектодермального стравоходу, ентодермальної середньої кишки та ектодермальної задньої.

Між стінкою тіла трохофори і кишечником розташована первинна порожнина тіла, в якій містяться поодинокі мезодермальні клітини (мезенхіма) та м'язи. У нижній півкулі личинки є пара протонефридів.

Біля нижнього полюса трохофори з обох боків від кишечника лежать дві великі клітини — мезодермальні телобласти, іноді вони починають ділитися, утворюючи дві мезодермальні смужки.

Після деякого періоду планктонного життя починається метаморфоз трохофори. Задня половина тіла личинки значно подовжується і поділяється одночасно на кілька (найчастіше 3, 7 або 13) сегментів, на яких розвиваються зачатки параподій та щетинки або віночки війок. У цей час телобласти починають ділитись, утворюючи два тяжі — мезодермальні смужки, що лежать по боках від кишечника. Якщо ці смужки вже були у трохофори, то тепер їх клітини посилено діляться. Згодом усередині кожної з мезодермальних смужок клітини розсуваються, й утворюється порожнина — зачаток целома.

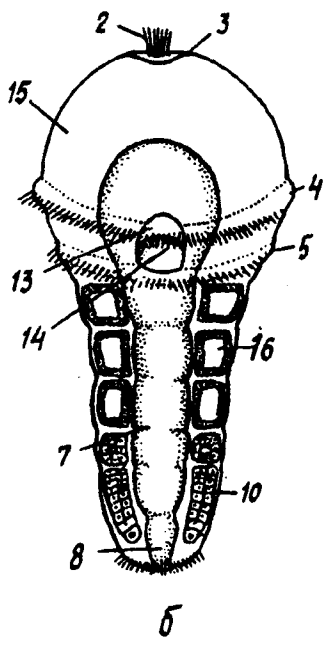
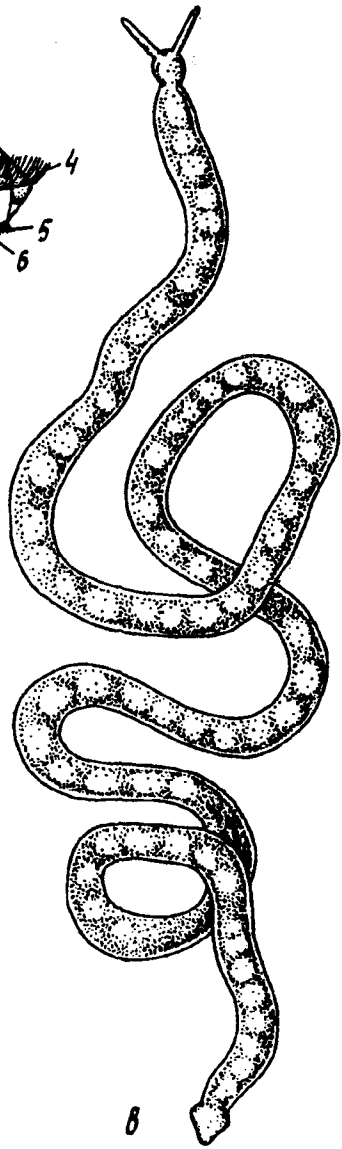
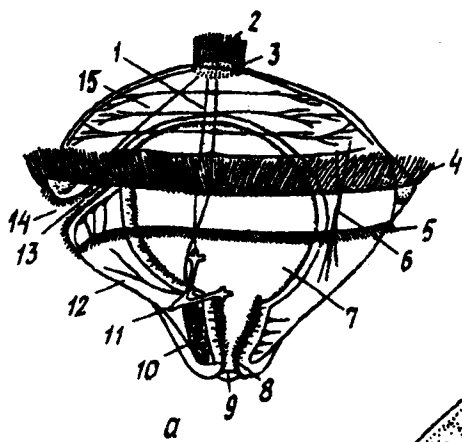


Рис.11. Метаморфоз Polygordius:

a – трохофора; *б* – її дальший розвиток; *в* – доросла особина; 1 – нервові стовбури; 2 – тім'яна китиця; 3 – тім'яна пластинка; 4 – прототрох; 5 – метатрох; 6 – м'язи; 7 – середня кишка; 8 – задня кишка; 9 – анус; 10 – мезодермальна смужка; 11 – протонефридій; 12 – гіпосфера; 13 – передня кишка; 14 – рот; 15 – епісфера; 16 – целомічні мішки

Найчастіше ціломічні мішки залишаються у личинки суцільними, проте в деяких видів вони розділяються, утворюючи по парі ціломів у кожному сегменті. Личинку, що має кілька сегментів, називають *метатрохофорою*. Її тіло складається з головної лопаті (простомія), яка становить майже незмінену верхню півкулю трохофори, кількох сегментів і маленької анальної лопаті (пігідія) — ділянки нижньої півкулі трохофори навколо ануса (рис.12). Сегменти, що утворились у метатрохофори, називають *личинковими*, або *ларвальними*.

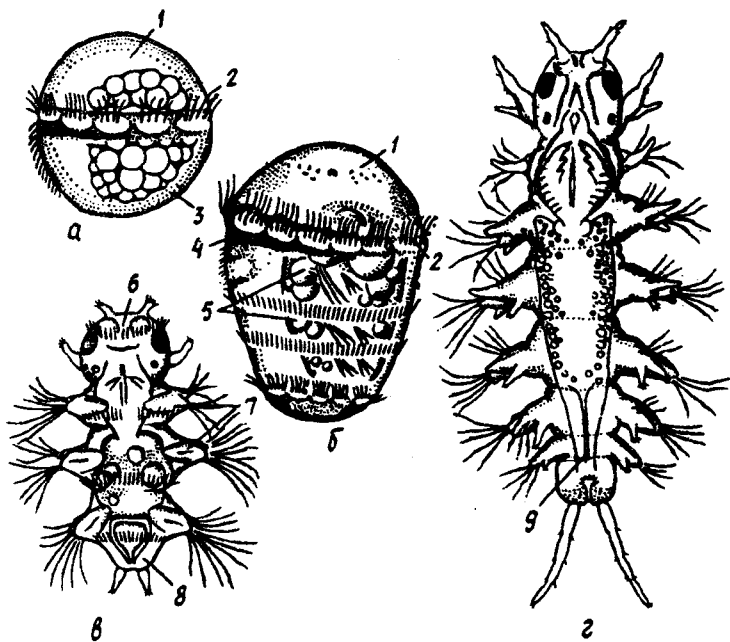


Рис. 12. Личинкові стадії *Nereis*:

а - трохофора; б - метатрохофора; в - нектохета; г - молода донна форма; 1 - епісфера; 2 - прототрох; 3 - гілосфера; 4 - рот; 5 - зачатки пароподій; 6 - простомій; 7 - пароподій; 8 - пігідій; 9 - зона росту

У багатьох видів поліхет метатрохофора перетворюється на наступну личинкову стадію — *нектохету*, в якій вже з'являються головні придатки — антени, пальпи, лопаті пароподій із щетинками, тобто вона більше схожа на дорослу особину, але має лише ларвальні сегменти і веде планктонний спосіб життя (рис. 12, в). На епісфері в неї розвиваються очі, антени, органи нюху. Зв'язані з ними нервові клітини, об'єднуючись, утворюють головний мозок (надглот-

ковий ганглій). В ектодермі черевної сторони тіла з'являються зачатки гангліїв червоного нервового ланцюжка. Згодом на задньому кінці личинки, перед анальним отвором, утворюється зона росту, спереду від якої один за одним формуються сегменти, що звуться *постларвальними* (рис. 12, з).

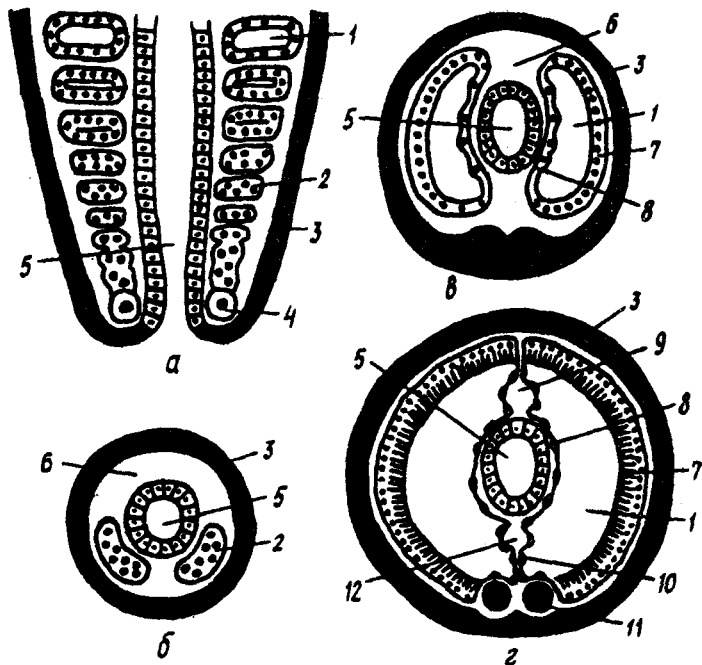


Рис. 13. Розвиток целома кільчастих червів:

a – фронтальний зріз через зону росту; *б* – *2* – поперечні зрізи через черва на різній відстані від зони росту; 1 – целом; 2 – мезодерма; 3 – ектодерма; 4 – телобласт; 5 – кишка; 6 – первинна порожнина тіла; 7, 8 – зовнішній та внутрішній листки мезодерми; 9, 12 – спинна та черевна кровоносні судини; 10 – мезентерій; 11 – черевний нервовий ланцюжок

У зоні росту клітини мезодермальних смужок інтенсивно діляться, від них відділяються парні зачатки целомічних мішків. Кожен сегмент, що утворюється, має пару таких зачатків, які, розростаючись, утворюють целомічні мішки (рис. 13). Зовнішньою стороною кожного мішка підстилає шкірно-м'язовий мішок відповідного сегмента, внутрішньою оточує кишечник. Стінками целомічних мішків, що прилягають один до одного над і під кишечником, утворюються спинна і черевна брижі, а в місці стикування розташованих один за одним мішків — поперечні перетинки між сегментами — септи, або дисепіменти. Кровоносні судини виникають між

двома шарами ціломічного епітелію у спинній та черевній брижах (мезентеріях). За рахунок клітин мезодермальних смужок формуються також мускулатура шкірно-м'язового мішка і кишечника, клітини ціломічної рідини, крові, хло-рагогенні клітини. Утворення сегментів у зоні росту триває дуже довго, іноді до кінця життя черва, що призводить до значного збільшення їх кількості.

Отже, у поліхет є дві групи сегментів, що різняться способом утворення. Ларвальні сегменти виникають першими, всі одночасно, розчленуванням нижньої півкулі трохофори. Постларвальні сегменти утворюються послідовно один за одним у зоні росту.

У частини поліхет (підклас *Myzostomida*) тіло протягом життя складається лише з ларвальних сегментів. Таких тварин називають *олігомерними*. У більшості ж формуються і постларвальні сегменти. Це *полімерні* кільчаки. У полімерних кільчастих червів гонади, целоמוдукти та нефридії розвиваються лише в постларвальних сегментах.

До класу Багатощетинкових належать три підкласи: Бродячі (*Errantia*), Сидячі (*Sedentaria*) та Мізостоміди (*Myzostomida*).



ПІДКЛАС БРОДЯЧІ (ERRANTIA)

До цього підкласу належать переважно вільноживучі хижі поліхети або рідше детритофаги. Вони мають головну лопать з добре розвиненими органами чуття, переважно гомономну метамерію тулуба, параподії вповодж усього тіла; часто на них є добре розвинені зябра. Більшість бродячих поліхет живе на поверхні дна, проте деякі види утворюють слизові трубки або зариваються в ґрунт; є й плаваючі форми.

До цього підкласу належать ряди *Phyllodoceomorpha*, *Nereitomorpha* та *Eunicetomorpha*. Вони представлені різними життєвими формами (рис. 14, а, б). Пелагічні види, що мешкають у товщі води, мають добре розвинені органи чуття, зокрема великі очі, в букальному відділі є міцні щелепи. Параподії видозмінені у своєрідні плавці. Це переважно хижаки, наприклад *Tomopteris pacifica*, що живе в північно-західній частині Тихого океану. Тіло в нього прозоре, параподії не мають щетинок, одна пара вусиків дуже довга. У другого виду, *Vanadis minuta*, на передній частині букального

відділу є пара пальцеподібних утворів, якими черв захоплює здобич.

Бентосні форми, що населяють дно, мають типові двогіллясті параподії з довгими щетинками, що в основному призначені для повзання. Серед них перш за все слід згадати представників родини Nereidae з ряду Nereidomorpha, які меш-

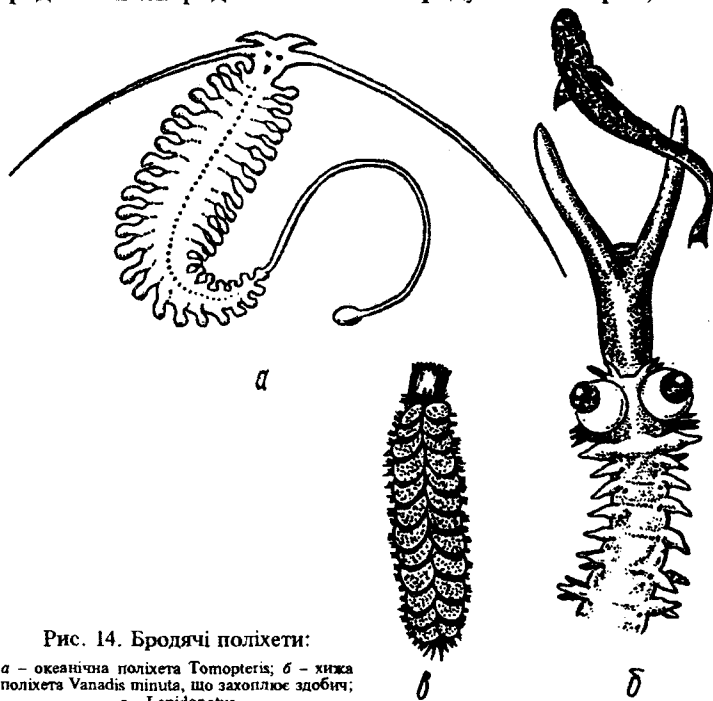


Рис. 14. Бродячі поліхети:

a – океанічна поліхета *Tomopteris*; *b* – хижка поліхета *Vanadis minuta*, що захоплює здобич; *c* – *Lepidonotus*

кають в усіх морях світу. Серед заростей морської капусти в північних морях знаходить собі притулок *Nereis pelagica*, що досягає 20 см завдовжки (див. рис. 2), та більший (до 40 см) *N. virens*. Його тіло забарвлене в зелені тони й переливається всіма кольорами райдуги. Кілька видів цього роду живуть у Чорному та Азовському морях (*N. cultifera*, *N. succinea*, *N. diversicolor*).

Нереїди мешкають у норах, виритих у мулі та піску, вони поліфаги й живляться як рослинною, так і тваринною їжею. Під час розмноження вони підіймаються на поверхню води завдяки рухам змінених параподій і там вільно плавають, випускаючи статеві продукти. Через деякий час у планктоні з'являється величезна кількість личинок, які розносяться течіями і згодом осідають на дно.

Дуже поширеними є поліхети з родини Aphroditidae ряду Phyllososeomorpha. Їхнє тіло плескате й відносно коротке. Спина вкрита двома рядами великих лусок (елітри), які захищають і маскують тварину. Під луски самиці відкладають яйця й носять їх там деякий час. З яєць виходять трохофори, які згодом переходять до життя в товщі води. Афродити — хижі тварини, вони можуть вивертати назовні свою довгу глотку, на кінці якої є чотири щелепи; ними вони захоплюють здобич (поліхет, молосків тощо). У північних морях часто трапляються Harmothoe та Lepidonotus (рис. 14, в), а також досить великий (близько 10 см) хижий черв морська миша (Aphrodita aculeata), вкрита довгими блискучими щетинками.

До бентосних форм належать також численні види ряду Eunicomorpha. Серед них особливо відомий палоло, про якого вже згадувалось вище (див. рис. 10, б). Сюди ж належать представники родин Protodrillidae та Polygordiidae, що мають простішу будову, ніж інші поліхети. Це порівняно дрібні черви (від 1 мм до 8 см), тіло яких складається з кількох десятків сегментів. Вони живуть у прибережній смузі моря або на невеликих глибинах (до 20 м) у піщаному ґрунті, пересуваючись у щілинах між піщинками. Ці черви не мають справжніх пароподій; замість них є або пучечки щетинок (Saccocirrus), або кільця війок (Protodrillus). У Polygordius (див. рис. 11) відсутні і війки й щетинки, він рухається лише за рахунок скорочення поздовжніх м'язів. Деякі вчені виділяють ці родини разом з диніофілідами в окремий клас Archannelida, підкреслюючи первинну примітивність їх будови. Проте останнім часом, після детального вивчення, вважається більш імовірним, що організація цих червів дещо спростилася в процесі пристосування до життя в піщаному ґрунті. Про це свідчить складна будова їхнього мозку, наявність почленованого целома, розвинена кровоносна система, особливості розвитку.

ПІДКЛАС СИДЯЧІ (SEDENTARIA)

Представники цього підкласу живуть у морському ґрунті та на різних підводних предметах. Вони утворюють, як правило, за рахунок виділення шкірних залоз, тимчасові або постійні захисні трубки з органічної речовини, часто просякнуті вуглекислим кальцієм.

Головна лопать звичайно слабко розвинена або зовсім редукована; її придатки перетворюються на головні щупальця або зябра, які виставляються з трубки, але можуть швидко в неї втягуватись. Тіло здебільшого гетерономне: складається

з двох-трьох відділів, сегменти яких істотно різняться між собою; нефридії є лише в частині сегментів. Відомі риючі та сидячі форми.

До підкласу *Sedentaria* належать чотири ряди: *Drilomorpha*, *Spiromorpha*, *Terebellomorpha* та *Serpulimorpha*. Серед них виділяють дві екологічні групи: риючі форми, які живляться переважно органічними речовинами ґрунту, й форми, що живуть у трубках і живляться дрібними частинками, що уловлюються з води їхнім щупальцевим апаратом.

До першої групи належать представники ряду *Drilomorpha*, наприклад піскожили; другу групу становлять переважно представники інших трьох рядів. Серед риючих форм найбільш відомі піскожили — великі (завдовжки до 30 см) черви. Так, *Aegnicola marina* (рис. 15, а) живе на піщаній літоралі (прибережній частині дна, яка звільняється під час відпливу) у Білому та Баренцовому морях, *A. branchialis* — на піщаних мілинах у Чорному морі. Тіло піскожила поділене на три частини, що різко відрізняються одна від одної: передню (шість сегментів) із невеликими параподіями, але без зябер, середню (13 сегментів) із параподіями, що несуть зябра, й задню, до складу якої входить різна (у різних особин) кількість сегментів, без будь-яких придатків. Це яскравий приклад гетерономної сегментації. Целом у піскожилів має поперечні перетинки (септи) лише в передній частині, в інших целом суцільний. Це зумовлює перистальтичні рухи тіла черва: целомічна рідина за допомогою м'язів весь час перекачується ззаду наперед, що супроводжується послідовним розширенням та звуженням сегментів. Таким чином черв убуравлюється в ґрунт і розширює стінки нірки. Черв заковтує пісок із детритом і дрібними організмами, якими живиться, вивертаючи та втягуючи букальний відділ. Пісок з неперетравленими рештками викидається на протилежному кінці нірки. Піскожил утворює в піску U-подібну трубку, стінки якої скріплені виділеннями шкірних залоз. Біля заднього кінця сформованої нірки завжди накидана купка піску, що його викидає піскожил, на передньому утворюється воронка, куди втягується пісок із різними органічними включеннями. Перистальтичні рухи черва спричиняють безперервну течію води через нірку, що сприяє вентиляції зябер. Як правило, піскожили живуть колоніями, що займають значні території.

Більшість видів *Sedentaria* утворює трубки, які прикріплюються до кам'яного дна, скель, черепашок молюсків, панцирів крабів, трубок інших поліхет, водоростей. У багатьох видів до органічної рогоподібної речовини, яку виділяють шкірні залози, приклеюються сторонні частинки: піщинки, уламки черепашок молюсків тощо, що підвищує міцність

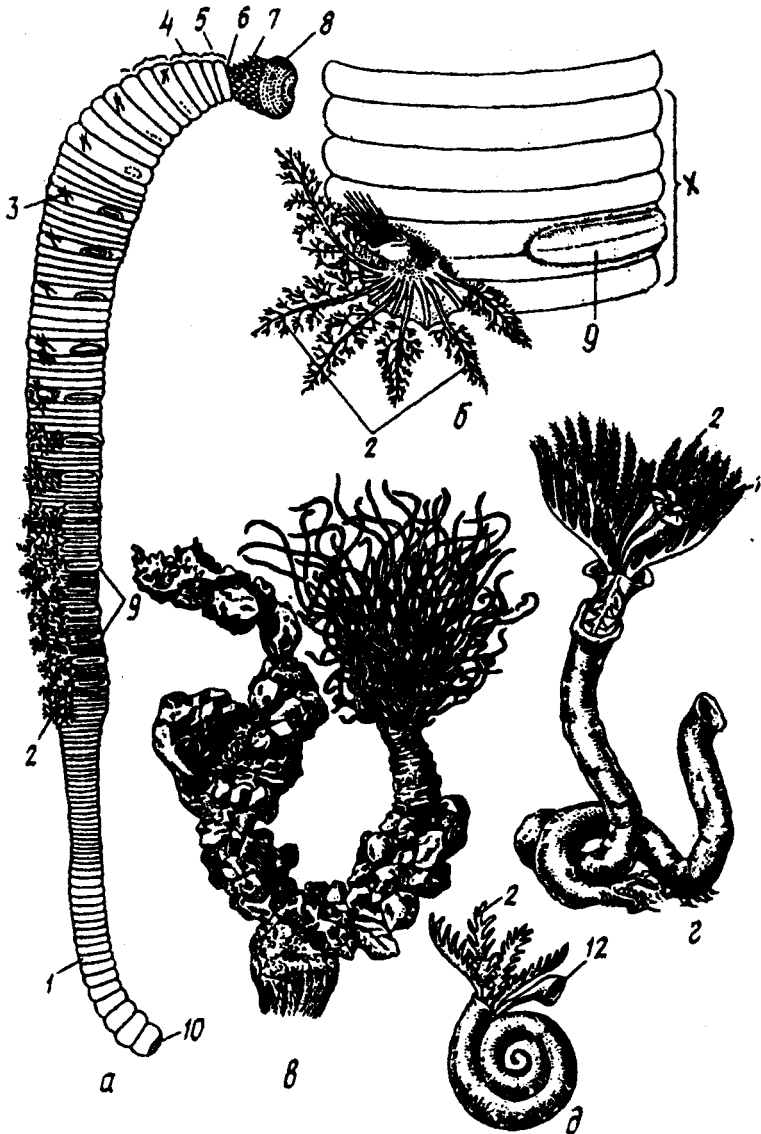


Рис. 15. Сидячі поліхети:

a – загальний вигляд піскожила *Aeneicola marina*; *б* – сегмент із середньої частини його тіла; *в* – *Telopus* в органічній трубці, інкрустованій дрібними камінцями; *г, д* – відповідно *Serpula* та *Spirorbis* у вапнякових трубках; *1* – хвостовий відділ; *2* – зябра; *3* – ногоподія; *4* – передні сегменти без пароподій; *5* – перистомій; *6* – простомій; *7* – букальний відділ; *8* – глотка; *9* – невродій; *10* – анус; *11* – шупальця; *12* – кришечка

трубки; у деяких форм органічна основа трубки просякнута вуглекислим кальцієм.

Для поліхет, що живуть у трубках, характерна наявність на передньому кінці тіла, який висовується з трубки, численних придатків: ловильних, дихальних, захисних. Це найчастіше видозмінені пальпи, іноді вусики першого сегмента. Частина тіла, що розташована в трубці, поділяється на два відділи: передній — більш мускулястий, укритий залозистими щитами, які беруть участь у побудові трубки, має більш-менш розвинені параподії; та задній — із редукованими параподіями, який виконує в основному статеву функцію.

У різних рядах і родинах спеціалізація головних придатків і поділ сегментів тіла на відділи різні. У представників ряду *Terebellomorpha* на простоміумі містяться численні (іноді понад 100) довгі ниткоподібні щупальця, що призначені для збирання їжі (рис. 15, *в*). Висовуючися з трубки, вони стеляться в усі боки по поверхні ґрунту. Черевна сторона щупальця має поздовжній миготливий рівчачок, по якому харчові частинки підганяються до рота. Друга група придатків — це ниткоподібні, але коротші, ніж щупальця, зябра, що лежать на параподіях передніх сегментів. *Serpulimorpha* теж мають добре розвинені головні придатки — «зябра», але іншої будови. Це пара лопатей, від переднього краю яких відходять численні пірчасті щупальця, вкриті миготливим епітелієм (рис. 15, *г, д*). Головні зябра, рухаючись, женуть воду разом із дрібними організмами до ротового отвору черва.

Трубки сидячих поліхет часто вкривають усе дно на невеликих глибинах. Нерідко вони зростаються між собою, утворюючи масивні глиби. Наприклад, трубки *Sabellaria alveolata* суцільною ковдрою вкривають прибережні скелі біля берегів Південної Англії, утворюючи поселення, схожі на коралові рифи. Інші види, наприклад із родини *Serpulidae*, утворюють міцні зростання вапнякових трубок кількох сотень особин. Трапляються ці черви серед коралових рифів або прикріплюються до черепашок молосків. Багато видів серпулід обліплюють днища суден і підводні споруди, приростаючи до них. Це одні з найкрасивіших поліхет, їхні щупальця забарвлені в різні дуже яскраві кольори.

У морях на бурих та червоних водоростях часто знаходять спіральні вапнякові трубки, в яких живуть невеликі (до 10 мм) види роду *Spirorbis* (рис. 15, *д*). Пальпи в них трансформувалися у розгалужені головні зябра, призначені як для дихання, так і для фільтрації води та захоплення поживних частинок; із пальп утворюється також спеціальна кришечка.

У разі небезпеки черв утягує зябра в трубку й закриває її отвір кришечкою.

Представники родини Sabellidae живуть у трубках на дні, їхні головні зябра дуже розгалужені й теж забарвлені в різні яскраві кольори. Вони живляться не тільки живими організмами, а й трупами дрібних планктонних тварин, які весь час осідають на дно. Види одного з родів *Manayunkia* населяють гирла річок, що впадають в Азовське та Каспійське моря. Поліхети *Nuonia invalida* та *Nuonicola kowalewskii* утворюють масові поселення в бентосі Дніпра, Дунаю та Південного Бугу. Щільність поселення *N. kowalewskii* в гирлі Дніпра досягає 2,5 тис. особин на 1 м².

Викопні трубки сидячих поліхет, а також їхні щелепи і щетинки добре зберігаються у викопному стані; відомі також добре збережені відбитки тіла цих тварин. Достовірні знахідки трубочок *Sedentaria* відомі з кембрійських відкладів. У крейдяний період сформувалися серпуліти — вапнякові породи, які цілком складаються з трубочок сидячих поліхет і утворюють шари завтовшки до 50 см.

ПІДКЛАС МІЗОСТОМІДИ (MYZOSTOMIDA)

Це невелика група ектопаразитів голкошкірих (морських лілій, зірок та офіур), що мають спрощену будову через паразитичний спосіб життя (рис. 16). Довжина тіла — кілька міліметрів.

Тіло сплюснене, дископодібне або округле. Передній кінець тіла з глоткою втягнений у шкірну кишеню, з якої він може вивертатися назовні. Кільчастість непомітна, але є чотири-п'ять пар нерозгалужених параподій із щетинками, у деяких — численні бічні шупальця.

Тіло вкрите шкірно-м'язовим мішком звичайної для поліхет будови. Целом непочленований, але утворює розгалужені вирости. Він розташований у спинній частині тіла, має одну або кілька пар целомодуктів.

Рот веде в мускулясту глотку, за допомогою якої всмоктуються соки з тіла хазяїна. Середня кишка має від двох до 13 пар бічних відгалужень, де ці соки нагромаджуються. Задня кишка має розширення — клоаку, куди відкриваються також целомодукти. Кровоносної системи немає.

Нервова система складається з простого за будовою ганглія, що зв'язаний з двома зближеними між собою черевними стовбурами. Останні з'єднуються 10 поперечними комісурами. У представників роду *Muzostomum* черевні стовбури різко вкорочені й втратили метамерність, перетворив-

шись на суцільну масу, від якої відходять 10 пар нервів (рис. 16, а).

Мізостоміди роздільностатеві: самці мають сім'яники та копулятивний орган, яким вони пробивають покриви тіла самиць та впорскують сперму під її шкіру. Яєчники самиць

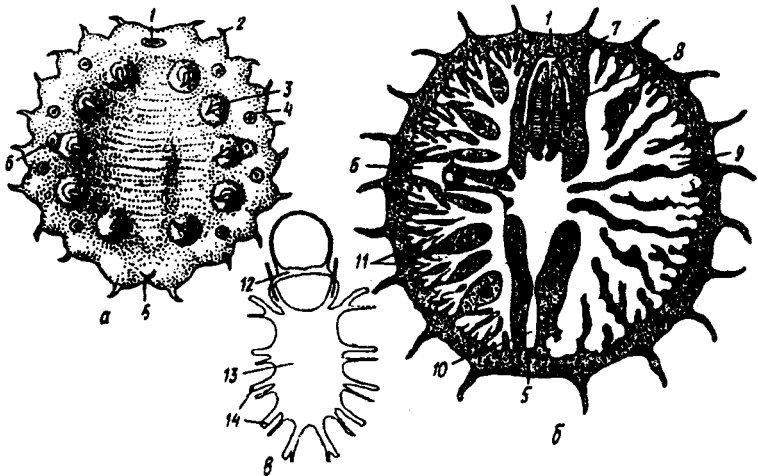


Рис. 16. Будова *Myzostomum elegans*:

а - загальний вигляд самця з черевної сторони; б - схема будови; в - нервова система; 1 - отвір, через який висувається передній кінець тіла; 2 - бічні шупальця; 3 - параподії; 4 - бічні органи; 5 - анус; 6 - чоловічий статевий отвір; 7 - рот; 8 - глотка; 9 - гилки кишечника; 10 - клоака; 11 - розгалуження целома; 12 - надглотковий ганглії; 13 - злиті черевні стовбури; 14 - нерви до параподій

(1-2 пари) розташовані в целомічному епітелії. Зрілі яйця потрапляють у целом, де відбувається запліднення, а потім через целомодукти та клоаку вибираються назовні.

З яйця виходить трохофора; наступна стадія — метатрохофора — має п'ять війчастих кілець, згодом вона перетворюється на дорослого черва.

Хоча Мізостоміди й не мають справжньої сегментації, їх можна віднести до метамерних тварин. В їхньому тілі метамерно повторюються параподії, комісури нервової системи, бічні відгалуження кишечника. Метатрохофора має п'ять сегментів, тож оскільки число метамерних органів у дорослих мізостомід, порівняно з метатрохофорою, не збільшується, всі їхні сегменти є ларвальними, тобто ці черви належать до олігомерних поліхет.

* * *

Поліхети відіграють досить важливу роль у житті світового океану і перш за все як необхідний калорійний корм для

багатьох риб, у тому числі цінних промислових видів. У зв'язку з цим цікаво згадати, що в 1939—1941 рр. розпочалась акліматизація *Nereis succinea* в Каспійському морі, куди з Азовського моря було завезено близько 70 тис. nereїд, які швидко освоїли нові місця й тепер посідають у загальній масі донної фауни цього моря третє місце після моллюсків і ракоподібних. Ними живляться всі види бентосних риб, а для осетрів та севрюги nereїс став основною, а інколи й єдиною їжею.

Поліхети-детритофаги виконують дуже важливу функцію, особливо в закритих морях. На дні моря нагромаджується багатий на детрит мул. Використовуючи його в їжу, поліхети активно включають детрит у кругообіг речовин через ланцюги живлення. Сидячі поліхети як фільтратори беруть участь в очищенні води від механічних та органічних часток. Вода стає прозорішою, поліпшуються умови для життя фотосинтезуючих організмів.

Практичне значення поліхет пов'язано з тим, що деякі з них, разом з іншими організмами, прирастають до різних підводних споруд і днищ суден. Деякі види споживаються в їжу, й перш за все знаменитий палоло, який живе біля островів Фіджі та Самоа в Тихому океані. Самі черви оселяються в щілинах коралових рифів. Під час розмноження епіточна частина тіла, наповнена статевими продуктами, відділяється, як правило, одночасно в усіх особин популяції. Така масова поява палоло відбувається в певні дні останньої чверті місячної фази, які добре відомі місцевим жителям. Вони збирають палоло у величезних кількостях і вважають його дуже поживною та смачною їжею.

КЛАС ДИНОФІЛІДИ (DINOPHILIDA)

До цього класу належить невелика група морських донних червів (кілька десятків видів) міліметрових розмірів.

Тіло динофілід видовжене, циліндричне і складається, як і в інших анелід, з головної лопаті (простоміума), тулуба і хвостової частини (пігідія). До складу тулуба входить невелика кількість, наприклад шість у *Dinophilus vorticoides* (рис. 17), нечітко відокремлених сегментів із поперечними війчастими поясками; ще два пояски війок є на головній лопаті.

Будова шкірно-м'язового мішка не така, як у інших анелід. Значна частина епідерміса представлена війчастим епітелієм. Це, передусім, досить широка черевна миготлива смужка, що тягнеться від навколоротової частини до хвостової, що також вкрита миготливим епітелієм. Війчасті пояски

з'єднані з червною смужкою. У динофілід немає справжньої кутикули, а оболонку, якою огорнено їх тіло, краще назвати «прокутикулою». Вона складається з виростів епітеліальних клітин і продуктів їх виділення (рис. 18). Ця оболонка вкриває все тіло, включаючи ділянки із війчастим епітелієм. Мус-

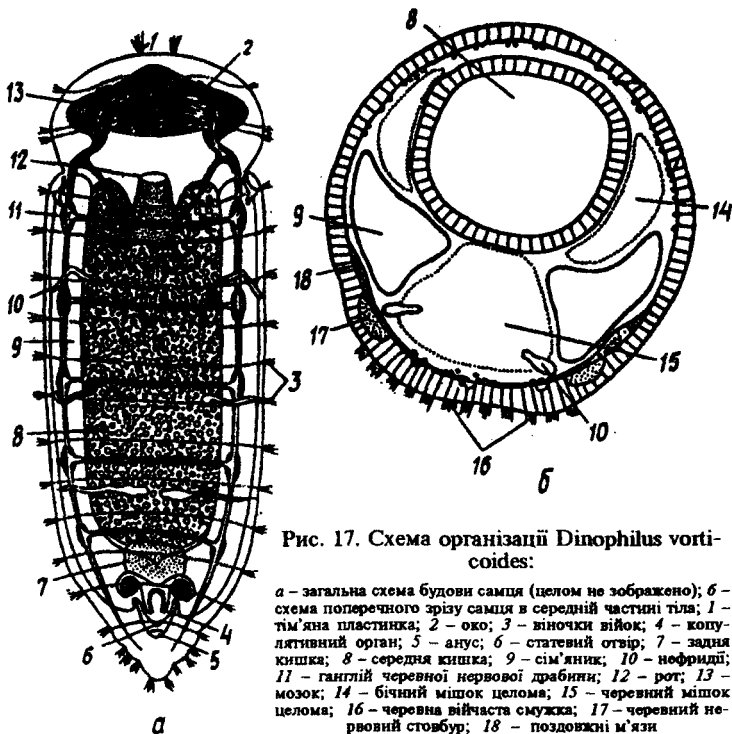


Рис. 17. Схема організації *Dinophilus vorticoides*:

а – загальна схема будови самця (целом не зображено); б – схема поперечного зрізу самця в середній частині тіла; 1 – тім'яна пластинка; 2 – око; 3 – віночки війок; 4 – копулятивний орган; 5 – анус; 6 – статевий отвір; 7 – задня кишка; 8 – середня кишка; 9 – сім'яник; 10 – нефриді; 11 – ганглії червоної нервової драбини; 12 – мозок; 13 – мозок; 14 – бічний мішок целома; 15 – черевний мішок целома; 16 – червона війчаста смужка; 17 – черевний нервовий стовбур; 18 – поздовжні м'язи

кулатура представлена окремими кільцевими і поздовжніми м'язами, які не утворюють суцільного шару.

Динофіліди мають добре розвинений целом. Він складається з трьох видовжених мішків: пари бічних, які лежать з боків від кишечника і з'єднуються між собою в задній третині тіла, та непарного черевного, що міститься під кишечником і з'єднується в середині тіла з бічними (див. рис. 17, б). Целом не метамерний, септи і мезентерії відсутні.

Між шкірно-м'язовим мішком, целомічними мішками та кишечником розташована *паренхіма*, утворена з великих клітин, де відкладаються запаси поживних речовин. Після їх використання під час зимівлі в інцистованому стані клітини паренхіми руйнуються, на їхньому місці утворюється скізо-

цельний простір, наповнений рідиною із залишками паренхімних клітин та клітинних мембран, а також напівзруйнованими органоїдами. Отже, залежно від фізіологічного стану одні й ті самі особини, поряд із целомом, спочатку мають паренхіму, а пізніше — первинну порожнину тіла (схізоцель).

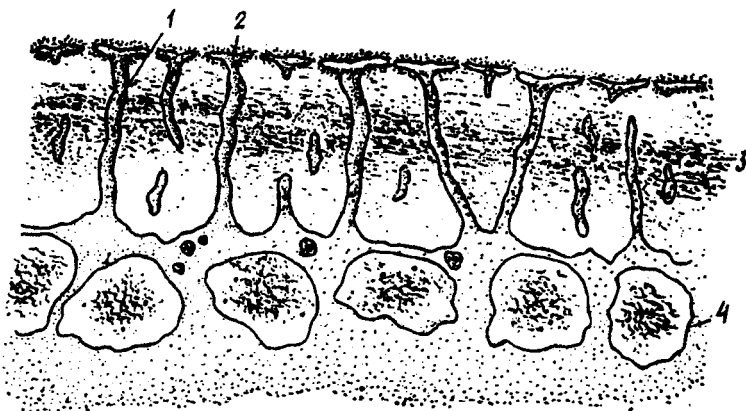


Рис. 18. Будова покривів *Dinophilus vorticoides* за даними електронної мікроскопії:

1, 2 – відповідно відростки та їх термінальні розширення епідермальних клітин; 3 – волокнистий шар; 4 – епідерміс

Травна система відкривається ротовим отвором на черевній стороні на межі між простоміумом та тулубом. Рот оточений підковоподібним валиком. Позаду рота є отвір посторального органа, в якому лежить щільний язичок, укритий складчастою кутикулою. Язичком динофіліди зішкрябують із субстрату діатомові водорості й інші дрібні організми, якими вони живляться. Рот веде до вузького стравоходу (передня кишка), уздовж якого розміщені групи слинних залозистих клітин. Середня кишка мішкоподібна, вона займає більшу частину тіла; її епітелій багатий на жовті та оранжеві ліпідні включення, які зумовлюють колір динофілід. Задня кишка коротенька й відкривається на спинній стороні тіла перед пігдієм. Епітелій усіх відділів кишечника має війчасті клітини; у середній кишці є ще й секреторні клітини.

Органи виділення представлені кількома парами метамерно розташованих протонефридів особливої будови (у самця *D. vorticoides* їх чотири пари, у самиці — шість). Кожен протонефридій починається тонкостінним пухирцем із миготливим полум'ям (видозмінений циртоцит), що удається в целом, далі йде проміжний відділ, від якого відходить

вивідний канал з численними війками в його стінках. Порожнина пухирця сполучається з вивідним каналом через вакуолі проміжного відділу.

Кровоносна система у динофілід відсутня. Газообмін відбувається через поверхню тіла.

Нервова система складається з надглоткового ганглія досить простої будови, від якого відходять навкологлоткові конективи, що огинають стравохід і з'єднуються на черевній стороні тіла з двома черевними нервовими стовбурами, які мають п'ять або шість пар гангліїв, з'єднаних попарно поперечними комісурами. Між товстими стовбурами є ще три дуже тонкі, додаткові. Отже, нервова система у динофілід має вигляд драбини з широко розставленими стовбурами (див. рис. 17, а).

Органи чуття представлені очима, окремими чутливими клітинами, розкиданими в шкірі, та органами нюху. Очі розташовані на спинній стороні простомуума і за будовою нагадують очі турбеларій. На передньому краї простомуума є довгі чутливі волоски, що належать чутливим клітинам; це рецептори дотику. Такі ж поодинокі рецептори трапляються по всій поверхні тіла. Органи нюху мають вигляд пари невеличких ямок із миготливим епітелієм і розташовані на першому сегменті тулуба.

Динофіліди роздільностатеві. Гонади парні, мають вигляд довгих мішків, що лежать по боках тіла. У самців це пара ковбасоподібних сім'яників, що лежать по обидва боки від черевного целомічного мішка. У статевозрілих особин вони з'єднуються один з одним широкими перемичками спереду і ззаду. Від сім'яників відходять парні протоки, які утворюють розширення — сім'яні пухирці, а потім зливаються в непарну протоку, що відкривається назовні й має копулятивний орган. Як відбувається запліднення, незрозуміло. У самиць є дві пари яєчників, що лежать, як і сім'яники у самця, по обидва боки черевного целомічного мішка. Вони не мають вивідних протоків. У статевозрілої самиці в черевному целомічному мішку міститься сперма самця, а пізніше туди через розриви стінок яєчника потрапляють яйцеклітини, які запліднюються. Отже, на відміну від інших кільчастих черв'яків, у динофілід гонади лежать поза целомом, лише пізніше статеві продукти потрапляють до нього. Розвиток відбувається без метаморфозу. Динофіліди не здатні до регенерації. Нестатеве розмноження у них невідоме.

Динофіліди живуть на літоралі у скупченнях нитчастих водоростей. *Dinophilus vorticoides*, що населяє узбережжя Білого та Баренцового морів, найбільш вивчений вид. Він має своєрідний життєвий цикл. Молоді особини, що вийшли з

яєць навесні, ростуть, досягаючи 0,5—0,8 мм, і наприкінці літа інцистуються, переходячи в стан спокою. Вони виділяють навколо себе захисну оболонку, їхнє тіло округлюється, війки зникають, рот і анус замикаються. У такому стані тварини зимують, у лютому—березні виходять із цисти, знову ростуть (до 1,2—1,5 мм) і стають статевозрілими. Відклавши яйця, самиці гинуть. Перебуваючи в інцистованому стані, динофіліди, як уже зазначалося, живляться за рахунок поживних речовин паренхіми.

Щодо природи цих тварин немає єдиної думки. Динофіліди мають певні риси метамерної будови (війчасті кільця, протонефридії, нервова драбина), проте справжні сегменти у них відсутні, цілом не метамерний. Одні вчені вважають їх неотенічними личинками кільчастих черв'яків (метатрохофорами), що здатні розмножуватись, інші, й це більш ймовірно, — окремою гілкою, що рано відокремилася від інших кільчаків і зберегла низку рис примітивнішої організації. Водночас вони набули й ознак спеціалізації: спрощення життєвого циклу, відсутність здатності до регенерації.

До недавнього часу динофілід розглядали у складі класу Polychaeta і відносили до ряду Eunicetomorpha. Деякі вчені виділяють їх в окремий ряд і разом з деякими іншими поліхетами (Polygordiidae тощо) об'єднують у клас (або навіть підтип) Archiannelida. Остаточо це питання не вирішено.

КЛАС МАЛОЩЕТИНКОВІ (OLIGOSCHAETA)

Малощетинкові живуть у прісних водоймах, ґрунті, рідше (близько 200 видів) у морях. Більшість олігохет — ріючі форми, деякі живуть на поверхні дна серед решток, що гниють; невелика кількість видів паразитує на зябрах ракоподібних. Відомо близько 5000 видів. У прісних водоймах України виявлено близько 200 видів олігохет, у фауні Чорного та Азовського морів — 33 види. Ґрунтові олігохети тут вивчено недостатньо, відомо близько 35 видів дощових черв'яків. Більшість малощетинкових має розміри від 0,5 мм до 40 см, а деякі види тропічних земляних черв'яків (*Megascolides australis*) досягають 3 м.

За загальним планом будови олігохети близькі до Polychaeta. Це виключно полімерні кільчаки, що втратили пароподії та більшість додатків простомію. Вони мають гомоморфну метамерію, проте на певних сегментах тіла у статевозрілих особин є кільцеподібне розширення — поясок, епідерміс якого виділяє речовину кокона. Гермафродити, статеві органи розташовані лише у певних сегментах тіла. Розвиток прямиий, без метаморфозу.

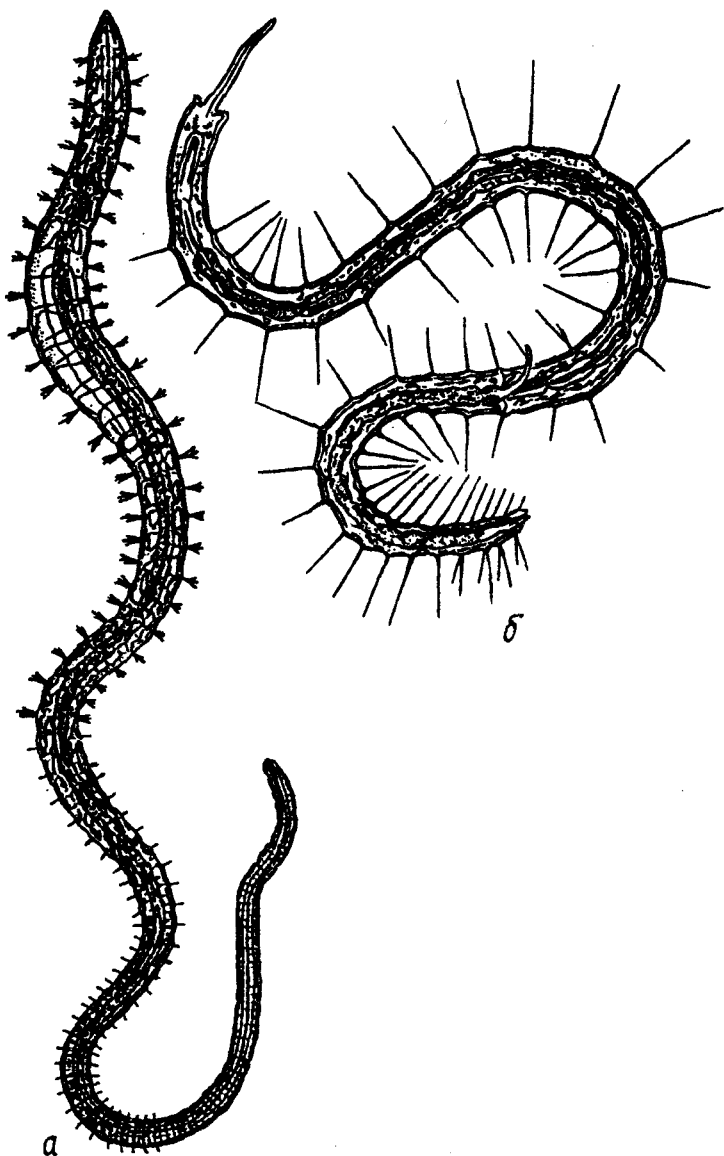


Рис. 19. Олігохети:

а - трубочник *Tubifex tubifex* (родина Tubificidae); б - *Stylaria lacustris* (родина Naididae)

Тіло олігохет більш-менш витягнуте, майже циліндричне (рис. 19). Простомій, як правило, не має придатків та очей, і лише в деяких морських видів є парні очі (родина Naididae). Зрідка простомій буває витягнутий у хоботок. Перистомій відсутній, рот розташований на першому сегменті тулуба (рис. 20). Кількість сегментів коливається від 5—6 до 500—600. Параподії редуковані, на їх місці залишаються парні щетинки. У кожному сегменті, крім першого, є, як правило, чотири пучечки щетинок — два спинні та два черевні. Іноді спинні пучечки редуковані, або, рідше, можуть взагалі зникати. У кожному пучечку, як звичайно, є пара щетинок, а у водних форм — від 2 до 10—15, причому різноманітної форми (голкоподібні, гачкоподібні, пірчасті тощо). У деяких тропічних форм (рід *Pheretima*) щетинок буває до 150, вони утворюють віночки навколо кожного сегмента. Щетинки беруть участь у рухах черв'я: риючі форми впираються ними у стінки нірки, водяні за їх допомогою плавають. На статевих сегментах є особливі щетинки, розміщені поблизу від чоловічих статевих отворів. Вони розширюють отвори сім'яприймачів партнера при копуляції. Крім того, біля отворів сім'яприймачів є особливі гострі й товсті ножеподібні щетинки, які мають поздовжній

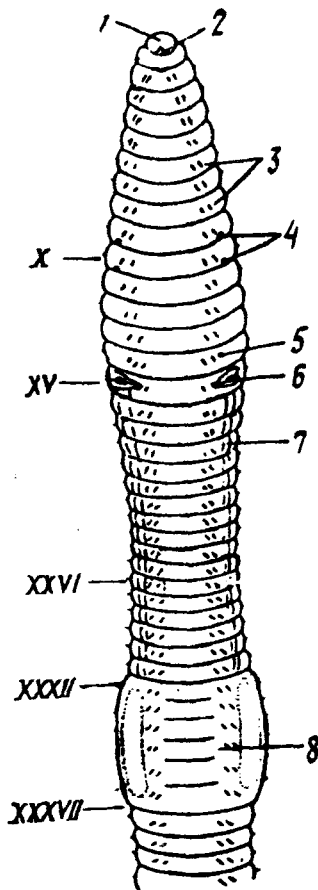


Рис. 20. Передня ділянка тіла дощовика *Lumbricus terrestris* із черевної сторони:

1 - простомій; 2 - рот; 3 - черевні щетинки; 4 - отвори сім'яприймачів; 5 - жіночий статевий отвір; 6 - чоловічий статевий отвір; 7 - сім'яна борозенка; 8 - поясок; X - XXXVII - сегменти

жолобок. Вони з силою впираються в шкіру партнера і, ймовірно, спрямовують сперму до сім'яприймачів.

Шкірно-м'язовий мішок (рис. 21) має характерну для кільчаків будову й складається з тонкої еластичної кутикули,

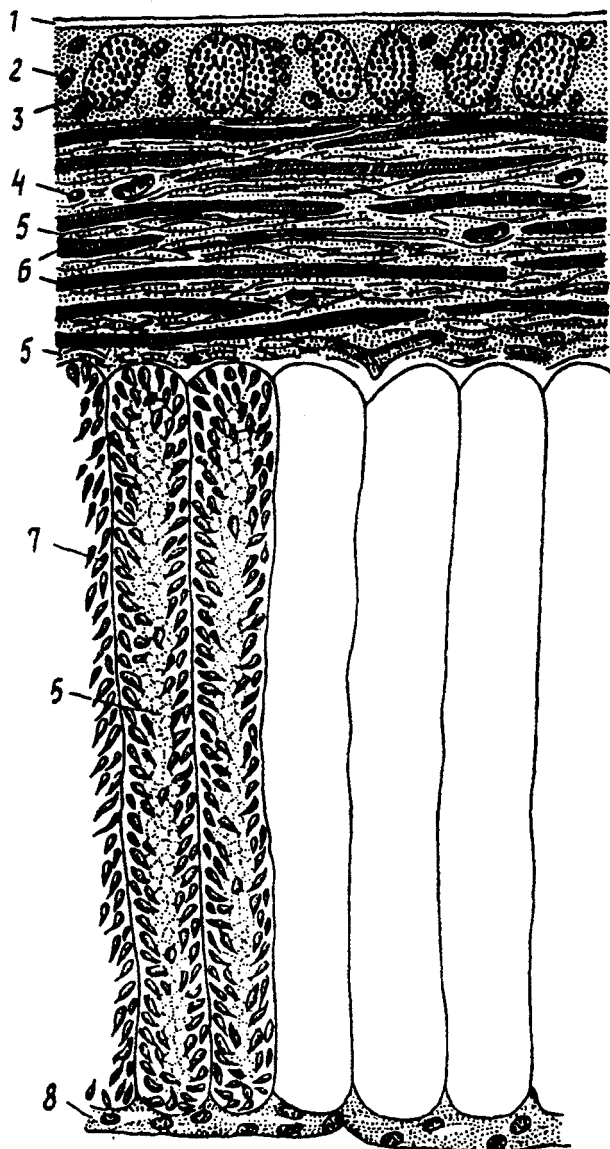


Рис. 21. Будова шкірно-м'язового мішка *Lumbricus terrestris*:

1 – кутикула; 2 – епідерміс; 3 – слизова залоза; 4 – ядро сполучнотканинної клітини; 5 – сполучна тканина; 6 – кільцеві м'язові волокна; 7 – поздовжні м'язові волокна; 8 – перитонеальний епітелій

шкірного епітелію (епідерміса) та двох шарів м'язів: тонкого кільцевого й товщого поздовжнього. Між мускульними волокнами рихло лежать клітини сполучної тканини. У місцях відходу щетинок утворюються впинання кутикули та епідермісу — щетинконосні мішечки. Шкіра олігохет багата на залозисті клітини, що лежать між епітеліальними. Слиз, який вони виділяють, змащує тіло, в ґрунтових олігохет робить його вологим, що є необхідною умовою для шкірного дихання. Численні слизові та білкові одноклітинні залози розташовані в епітелії пояса; вони виділяють речовину кокона.

Під шкірно-м'язовим мішком міститься шар перитонеального епітелію, що щільно прилягає до нього і вистилає вторинну порожнину тіла — целом (рис.22). Целом най-

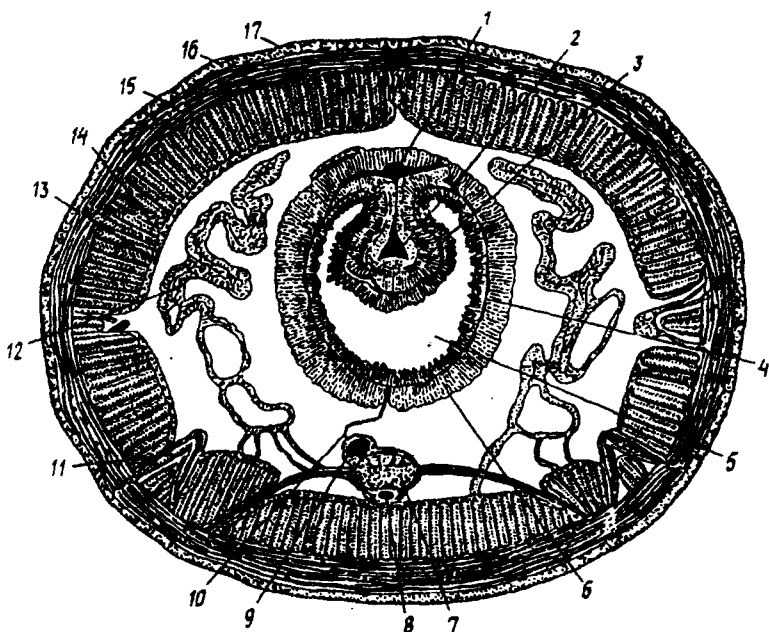


Рис. 22. Схема поперечного зрізу через середню частину тіла *Lumbricus terrestris*:

1 - спинна кровносна судина; 2 - судини тифлозоля; 3 - тифлозоль; 4 - кишковий судинний плексус; 5 - середня кишка; 6 - хлорогенні клітини; 7 - черевний нервовий ланцюжок; 8 - субневральна судина; 9 - черевна кровносна судина; 10 - мезентерій; 11 - щетинконосний мішок; 12 - метанефридій; 13 - целомічний епітелій; 14 - поздовжня мускулатура; 15 - кільцева мускулатура; 16 - епідерміс; 17 - кутикула

частіше поділений дисепиментами на окремі сегменти, проте в межах кожного сегмента правий і лівий целоми не відокремлені; у них відсутній спинний мезентерій, а в деяких видів

частково або цілком і черевний. У кожному дисепименті є один отвір під кишечником, через який проходять черевний нервовий ланцюжок та черевна кровоносна судина. Інколи дисепименти зникають, наприклад в *Aelosoma*. У целомічній рідині плавають численні клітини різноманітної форми — *амебоцити*, головна функція яких — фагоцитоз твердих ексреторних частинок, бактерій і різних сторонніх тіл. Крім того, в порожнинній рідині часто трапляються так звані *ексреторні тільця*. Це порівняно великі (до 1—2 мм) грудки, які складаються з безлічі амебоцитів, що оточують продукти розпаду різних клітин, інколи навіть паразитів.

На середніх та задніх сегментах багатьох ґрунтових видів (*Lumbricus* та ін.) поблизу від міжсегментних боріздок є непарні *дорзальні пори*, що зв'язують цілком із зовнішнім середовищем. Через ці пори виступає целомічна рідина. Вважають, що вона змащує тіло, чим полегшує пересування тварини в ґрунті. Через пори задньої частини тіла з порожнини тіла виділяються ексреторні тільця.

Олігохети рухаються завдяки скороченню м'язів шкірно-м'язового мішка, целомічна рідина при цьому виконує функцію гідроскелета. Малощетинкові можуть повзати, плавати; риючі форми безперервно рухаються, прокладаючи ходи в ґрунті. Риття відбувається інакше, ніж у форм із суцільною по-

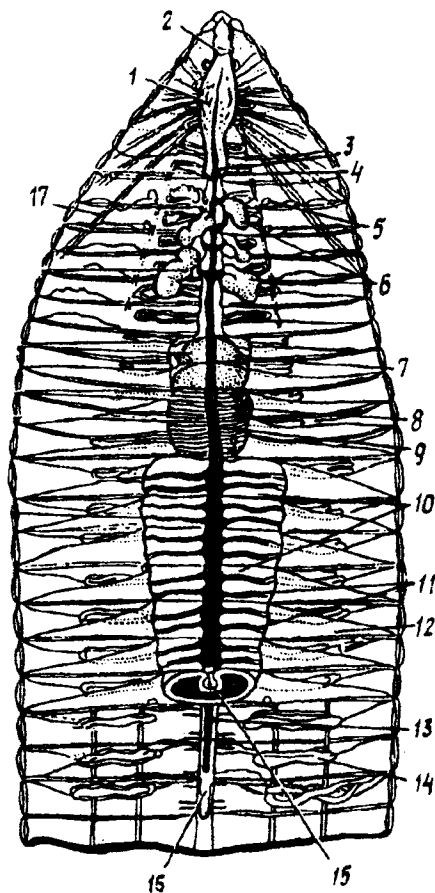


Рис. 23. Внутрішня будова *Lumbricus terrestris* (розтин зі спинної сторони):

1 – глотка; 2 – надглотковий ганглій; 3 – стравохід; 4 – серця; 5 – сім'яприймачі; 6 – сім'яні мішки; 7 – волю; 8 – м'язистий шлунок; 9 – спинна кровоносна судина; 10 – середня кишка; 11 – поперечні судини; 12 – дисепимент; 13 – черевна судина; 14 – метанефридій; 15 – тифлозоль; 16 – черевний нервовий ланцюжок; 17 – радіальні м'язи глотки

17 – радіальні м'язи глотки

рожниною тіла (наприклад, приапулід). Септи між сегментами не дають змоги рідині перекачуватись через усе тіло, вона рухається лише в межах 2—5 сегментів завдяки отворам у дисепиментах.

Травна система починається ротовим отвором, що веде в мускулясту глотку, куди відкриваються численні слинні залози. Глотка переходить у вузький стравохід, який на задньому кінці може розширюватись у волю, а далі йде м'язистий шлунок (рис. 23). Ці відділи належать до ектодермальної передньої кишки. У видів, котрі пропускають через кишечник ґрунт, є три пари вапнякових залоз, які відкриваються послідовно одна в одну та парою отворів — у стравохід. Вони забиті кристаликами вуглекислого кальцію. Їхня основна функція — вилучення з крові карбонатів, а також зв'язування надлишку вуглекислого газу в крові шляхом утворення розчинних бікарбонатів. Крім того, вапно надходить у стравохід, де нейтралізує гумінові кислоти, що містяться в ґрунті й шкідливі для органів травлення. Стінки середньої кишки багаті на війчасті та секреторні клітини. Тут їжа перетравлюється та всмоктується. У ґрунтових олігохет на спинній стороні середньої кишки є поздовжнє жолобоподібне вип'ячування в кишкову порожнину — *тифлосоль*, за рахунок якого значно збільшується поверхня кишки (рис. 22, 23). Він закінчується поблизу заднього кінця тіла, де середня кишка переходить у коротеньку задню, що відкривається анальним отвором на пігидії. Стінки кишечника зовні вкриті хлорогеною тканиною, клітини якої виконують видільну функцію: в них нагромаджуються продукти дисиміляції. Більшість олігохет живиться рослинними та тваринними рештками, пропускаючи через свій кишечник велику кількість ґрунту. Мешканці водойм живляться мікроскопічними водоростями, найпростішими, бактеріями.

Видільна система, як звичайно, представлена однією парою метанефридіїв у кожному сегменті, за винятком кількох передніх (ларвальних). Іноді кількість метанефридіїв зменшується або вони зовсім зникають (морські види родів *Parapais* та *Tubificoides*). Нефридій починається в сегменті з війчастої воронки. Від неї відходить тоненький канал із війками, що проходить через дисепимент у наступний сегмент. Тут нефридій утворює три лопаті, які складаються з петель каналу, оточених екскреторними клітинами ціломічного епітелію. Лопаті густо обплетені кровоносними капілярами. Продукти обміну дифундують із крові в порожнину каналу. Сеча збирається в кінцевому розширенні каналу — сечовому міхурці, який відкривається назовні видільним отвором. У деяких олігохет нефридії, об'єднуючись, утворюють парний видільний канал, що впадає в задню кишку.

Крім нефридіїв, у виділенні беруть участь так звані хлорогенні клітини, про які вже згадувалось вище. Це спеціалізовані видовжені клітини ціломічного епітелію, розташовані на поверхні кишки та судин. За новими даними, їхня функція набагато складніша: в них нагромаджуються, крім продуктів обміну, запасні поживні речовини (глікоген та ліпіди).

Кровоносна система в олігохет, як і в інших кільчаків, замкнена. Судини залягають під ціломічним епітелієм кишечника, дисепіментів, стінок тіла; капіляри проростають у товщу тканин. Кровоносна система складається з кишкового синуса, що може замінюватися кишковим сплетінням судин, спинної, черевної, кільцевих та поперечних судин, які не утворюють повних кілець. Кільцеві судини, що оточують стравохід, мають товсті м'язові стінки й виконують функцію сердець, що женуть кров із спинної судини до черевної. У різних олігохет їх кількість різна; *Lumbricus terrestris* має п'ять пар сердець (рис. 23). Крім того, у зв'язку зі шкірним диханням розвивається густа підшкірна сітка дрібних судин та капілярів. Це дуже тонкі судини, які проростають у товщу шкірно-м'язового мішка. Особливо багато їх у кільцевому шарі м'язів; найтонші їх гілочки проникають навіть у товщу епідерміса (рис. 24, а). У багатьох олігохет кров безбарвна; у

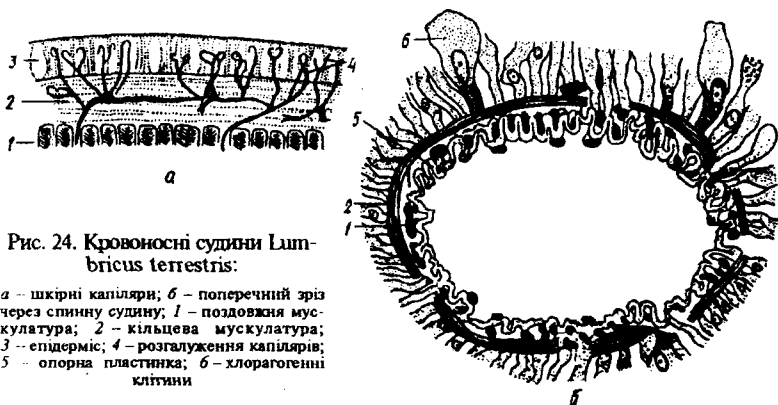


Рис. 24. Кровоносні судини *Lumbricus terrestris*:

а - шкірні капіляри; б - поперечний зріз через спинну судину; 1 - поздовжня мускулатура; 2 - кільцева мускулатура; 3 - епідерміс; 4 - розгалуження капілярів; 5 - опорна пластинка; 6 - хлорогенні клітини

частини вона має червоний колір завдяки наявності близького до гемоглобіну пігменту гемокруорину, розчиненого в плазмі. Зрідка (у деяких дощових черв'їв) пігмент міститься всередині спеціальних клітин (гемоцитів). У тропічних велетенських дощових черв'їв (рід *Megascolides*) кров зеленкувата завдяки присутності іншого пігменту — хлорокруорину. У крові є також багато безбарвних клітин різної будови. Стінки кровоносних судин утворені неклітинною опорною пластин-

кою, зовні вони вкриті хлорогеновими клітинами. Великі судини (спинна, кільцеві) мають у стінках м'язи (рис.24, б).

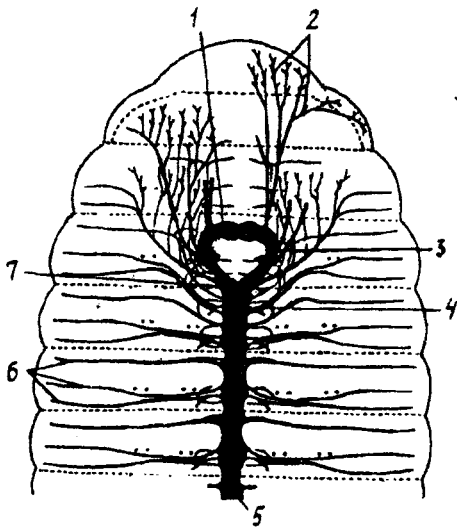
Дихальна система, як правило, відсутня: газообмін відбувається через тоненьку вологу шкіру та кровоносні капіляри. Проте деякі водяні форми мають зовнішні зябра. Так, у черв'як, що переднім кінцем закопуються в мул (роди *Dero* та *Aulophorus*), хвостовий відділ має вигляд широкої лопати, на якій розташовані парні листоподібні зябра. Поверхня зябер укрита війками, що спричиняють рух води; в зябрах багато кровоносних капілярів. У донних видів (наприклад, із родин *Tubificidae* та *Naididae*) до шкірного дихання приєднується кишкове.

Нервова система має типову для кільчаків будову і складається з парного надглоткового ганглію, навкологлоткових конективів та черевного нервового ланцюжка (рис. 25). Лише у деяких видів черевні стовбури широко розставлені, а ганглії з'єднані довгими комісурами (наприклад, в *Aelosoma*).

Органи чуття у малощетинкових розвинені слабо. Очі в основному відсутні, проте дощовики виявляють чутливість до світла. У їхньому шкірному

Рис. 25. Нервова система *Lumbricus terrestris*:

1 - надглотковий ганглії; 2 - нерв простомія і сегмента; 3 - навкологлоткова конектива; 4 - сегментарні ганглії; 5 - черевний нервовий ланцюжок; 6 - сегментарні нерви; 7 - підглотковий ганглії



епітелії розкидані поодинокі клітини або групи чутливих клітин — сенсиль. Вони бувають двох типів: чутливі бруньки й світлочутливі сенсиль (рис. 26). Чутливі бруньки залягають у шкірному епітелії всього тіла, але особливо багато їх на простомії. Це групи чутливих клітин, що лежать у шарі епідермісу. Зовнішній кінець кожної клітини має коротеньку чутливу паличку, яка проходить через кутикулу й підіймається над її поверхнею, а базальні кінці мають відростки, які разом утворюють нервово волокно. Чутливі бруньки є рецепторами дотику й хімічного чуття. Світлочутливі клітини поодинокі розсіяні в епідермісі або утворюють групи — сенсиль на тонких розгалуженнях шкірних нервів. Їх також

найбільше на простомії. Кожна клітина сенсيلي зв'язана з чутливим нервовим волокном.

Усі олігохети — гермафродити, їхня статевая система розташована в небагатьох сегментах і в представників різних родин — у різних місцях тулуба. Статевий апарат складається з гонад, чоловічих і жіночих статевих проток (целомодуктів),

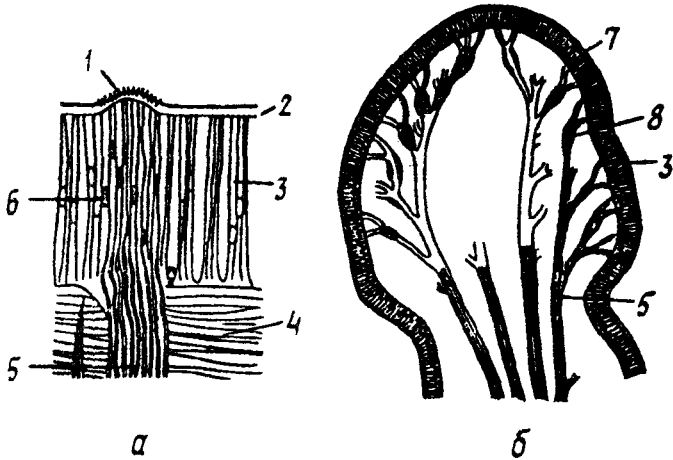


Рис. 26. Чутливі сенсиль *Lumbricus terrestris*:

a — зріз чутливої бруньки; *б* — скупчення світлочутливих клітин на нервах простомія; 1 — чутливі палички; 2 — кутикула; 3 — епідерміс; 4 — кільцеві м'язи; 5 — нервові волокна; 6 — чутливі клітини; 7 — простомій; 8 — світлочутливі клітини

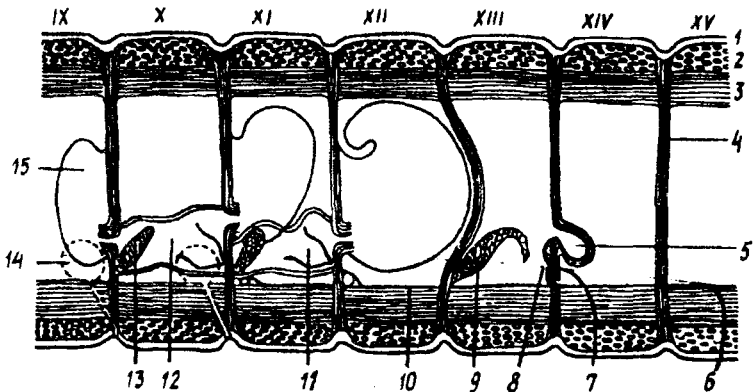


Рис. 27. Схема сагітального перерізу статевих сегментів (IX—XV) *Lumbricus terrestris*:

1 епідерміс; 2 — кільцеві м'язи; 3 — поздовжні м'язи; 4 — диссепімент; 5 — яйцевий мішок; 6 — чоловічий статевий отвір; 7 — жіночий статевий отвір; 8 — лійка яйцепроводу; 9 — яєчник; 10 — сім'япровід; 11 — лійка сім'япроводу; 12 — сім'яна капсула; 13 — сім'яник; 14 — сім'яприймач; 15 — сім'яний мішок

сім'яних та яйцевих мішків, сім'яприймачів. Крім того, до статевої системи належать шкірні залози пояска та статеві щетинки.

У дощовика *Lumbricus terrestris* чоловіча статевая система представлена двома сім'яниками, що залягають у Х та ХІ сегментах (рис. 27). Недозріла сперма потрапляє з них до сім'яних мішків — мішкоподібних випинань ціломічного епітелію, які прикривають собою сім'яники. Тут сперма дозріває й нагромаджується. Навпроти кожного з сім'яників у цілом відкривається миготлива лійка ціломодукта, яка продовжується у вивідну протоку. Обидві протоки з кожного боку об'єднуються в один сім'япровід, що відкривається на черевній стороні XV сегмента.

Жіноча статевая система складається з пари яєчників, що лежать у ХІІІ сегменті. Яйцеклітини потрапляють до целома, де дозрівають і нагромаджуються у яйцевих мішках; звідси вони виходять назовні через яйцеводи, що відкриваються в цілом лійкою, а назовні — отворами на ХІV сегменті. До жіночої статевої системи належать також сім'яприймачі — дві пари глибоких шкірних упинань на черевній стороні ІХ—Х сегментів, які не з'єднані з порожниною тіла. Вони призначені для зберігання сперми іншої особини при перхресному заплідненні.

При копуляції два черви з'єднуються черевними сторонами, головними кінцями назустріч одне одному так, що поясок одного черва пролягає навпроти отворів сім'яприймачів другого (рис. 28). При цьому пояски виділяють багато слизу, який огортає тіла обох особин у вигляді двох муфт. З отворів сім'япроводів черви виділяють сперму, яка скороченням м'язів переноситься до пояска, де й потрапляє у слизову муфту, а звідти — до сім'яприймачів партнера, які роблять ковтальні рухи й захоплюють сперму. Після цього черви розходяться. Отже, при копуляції відбувається лише обмін спермою, а не запліднення. Коли у черва дозрівають яйцеклітини, поясок виділяє слизову муфту, в якій також є поживні речовини для зародка. Черв починає зсувати муфту вперед. При цьому до неї спочатку потрапляють яйцеклітини, а потім сперма із сім'я-

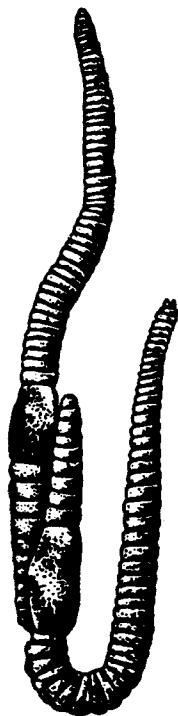


Рис. 28. Парування олігохет *Enchytraeus albidus*

приймачів, і таким чином у муфті відбувається запліднення. Далі черв скидає муфту через головний кінець, її кінці злипаються й утворюється кокон, де й дозрівають яйця.

У деяких видів олігохет відоме самозапліднення. Є види, що здатні до партеногенезу. Дуже рідко трапляються олігохети (наприклад, з родини Eudrilidae), в яких жіночі статеві протоки з'єднуються з сім'яприймачами, через що в них спостерігається внутрішнє самозапліднення.

Розвиток у малоцетинкових відбувається без метаморфозу. Яйця розвиваються всередині яйцевого кокона, з якого виходять повністю сформовані черви. У дрібних водяних олігохет, наприклад із родини Naididae, яйця багаті на жовток, який використовує зародок під час ембріонального розвитку. У більших за розміром червів, наприклад Lumbricidae, яйця бідні на жовток, але кокон має поживну білкову рідину. Зародок (рис.29), що розвивається всередині кокона, має рот,

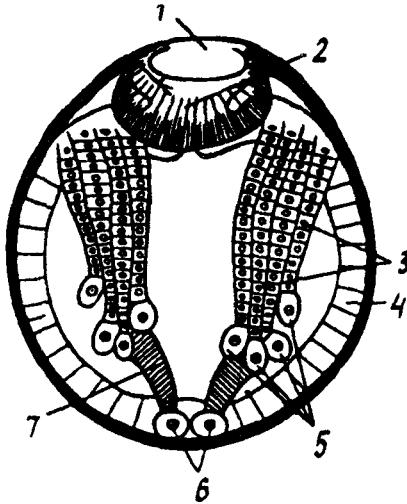


Рис. 29. Зародок Lumbricus із черевної сторони:

1 – рот; 2 – глотка; 3 – ектодермальні смужки; 4 – ентодерма; 5 – ектодермальні телобласти; 6 – мезодермальні телобласти; 7 – мезодермальні смужки

глотку й середню кишку, він активно заковтує білок і тому зветься «прихованою личинкою», яка перед виходом із кокона перетворюється на молодого черва. Молоді дощовики виходять назовні, розриваючи оболонку кокона.

Крім статевого розмноження, у водяних олігохет спостерігається нестатеве, шляхом поділу тіла. У деяких видів (Lumbriculus, Enchytraeus) тіло розпадається на кілька фрагментів, кожен з яких згодом відновлює втрачені частини. Це явище зветься *архітомією*. В інших випадках тіло поділяється

перетяжкою, проте обидві частини залишаються з'єднаними, передня нарощує задній кінець, а задня — передній. Потім молоді особини розходяться, однак іноді ще до цього кожна з них, у свою чергу, поділяється, утворюються ланцюжки з кількох особин (наприклад, у Aelosoma). Такий спосіб нестатевого розмноження зветься *паратомією*.

Загально визнаного поділу класу олігохет на ряди до цього часу немає, тому розглянемо найважливіші родини.

Широко відомі представники родини Naididae, що населяють в основному прісні водойми, але можуть мешкати в прибережній зоні моря або в його опріснених ділянках. Так, види роду Nais у великій кількості трапляються в різних типах річок і стоячих водойм. Це невеликі (10—15 мм) білуваті прозорі тварини з пучечками довгих тоненьких щетинок, на простоміумі є пара очей. Вони повзають по субстрату, водоростях, можуть і плавати. Живляться одноклітинними водоростями, найпростішими, детритом.

До родини трубочників (Tubificidae) належить понад 300 видів морських та прісноводних риючих червів. Більшість трубочників живуть у прісних водоймах. Найбільш поширений рід Tubifex. Це невеличкі черви, довжина тіла яких досягає 2—5 см. В Україні відомо близько 40 видів цього роду. Їх багато в замулених ґрунтах, де обмаль кисню. Всі вони мають в крові гемокруорин, який акумулює кисень. Переднім кінцем тіла трубочники занурені в мул, а заднім, в якому є багато шкірних кровеносних капілярів, роблять коливальні рухи у воді, полегшуючи газообмін. Живляться трубочники мулом, засвоюючи з нього органічні рештки. Вони можуть витримувати значне забруднення водойм різними речовинами (нафтопродукти, пестициди, миючі засоби тощо). У багатих на органіку водоймах їх концентрація досягає 100 тис. особин на 1 м² дна. Серед трубочників є й морські форми. У прибережній смугі тропічних морів мешкають види роду Phalodrilus, для яких характерний своєрідний симбіоз із бактеріями, що селяться під кутикулою червів. Ці бактерії здатні засвоювати сірководень, що утворюється при розкладі решток організмів. Кишечник у Phalodrilus відсутній, і вони живляться за рахунок симбіонтів.

Представники родини ракових п'явок — Branchiobdellidae — мешкають на зябрах і поверхні тіла прісноводних вищих раків. Пристосування до ектопаразитизму різко змінило їхню будову: раніш цих олігохет вважали п'явками. Їхнє тіло невелике (не більше 10—12 мм), потовщене, складається з головного відділу, що утворився злиттям простоміуму й чотирьох сегментів, та 11 сегментів тулуба, на кінці якого є присосок. Рот має хітинові верхню та нижню щелепи. Молоді особини живляться детритом, дорослі — кров'ю раків.

Види родини Enchytreidae мешкають у морях, прісних водоймах і ґрунтах. Їх налічується понад 400 видів. Це білуваті черви завдовжки 2—3 мм, інколи до 45 мм, із добре розвиненими щетинками. Деякі види, особливо ґрунтові, розмножуються у величезних кількостях. Вони живляться

гумусом. Часто акваріумісти розводять їх у горщиках із квітковою землею як корм для риб, тому їх звать «горщиківими червами».

Найбільш відомі так звані дощові черви, які відіграють велику роль у ґрунтоутворенні. Вони належать до кількох родин і не становлять єдиної систематичної групи. Найвідоміші з них справжні дощові черви (родина *Lumbricidae*) мають довжину від 20 мм до 1 м і товщину від 1 до 20 мм. Усі вони сапрофаги (живляться органічними рештками). За типами живлення розрізняють дві групи видів. Одні види, до яких належить широко відомий дощовик (*Lumbricus terrestris*), живляться рослинним опадом, навіть іноді зеленими частинами, затягуючи їх із поверхні ґрунту в нірки. Їх тіло дуже пігментоване, головна лопать добре розвинена; вони здатні виходити на поверхню, мешкати в підстилці й навіть у гнилій деревині (*Dendrobaena*). Види другої групи живляться ґрунтовим перегноем; пігментація їх тіла слабо розвинена, простоміум невеликий, шкірно-м'язовий мішок тонший, ніж у попередньої групи; вони мешкають у товщі ґрунту (більшість видів *Allolobophora*), деякі види мають постійні глибокі (до 1 м) ходи.

Черви здійснюють вертикальні міграції; чим ґрунт сухий або чим нижча його температура, тим глибше вони проникають у землю. Деякі види можуть утворювати на глибині спеціальні капсули, в яких переживають несприятливі пори року (зима, посушливий сезон тощо). При інтенсивному живленні черви викидають на поверхню горбки пропущеного через кишечник ґрунту — копроліти. За наявності та кількості останніх можна встановити чисельність самих червів.

Дощові черви поширені в різних ґрунтах, навіть у пустельних; у деяких ґрунтах їх чисельність величезна, наприклад у чорноземах вона досягає 10 млн на 1 га. В Україні відомо понад 50 видів дощових червів, із них цікаві ендемічні види Карпат (*Helodrilus cernosvitovianus*, *Allolobophora carpathica*) та рівнинної частини нашої країни (*Allolobophora leoni* та ін.). Ці види потенційно потребують охорони; деякі занесено до Червоної Книги України. Цікаво, що відомий з Альп і Карпат вид *Eisenia submontana* здатний світитися в темряві.

Зовнішньо подібний до *Lumbricidae* черв *Criodrilus lacuum* з родини *Criodrilidae* завдовжки 12—32 см веде водяний спосіб життя, мешкає в мулі прісноводних та солонуватих водойм, дуже поширений в Україні. Види родини *Megascolecidae* мають різні розміри, найбільші досягають довжини 3 м.

Вони живуть у ґрунтах на Півдні та Сході Азії, в Австралії, на островах Індонезії, один вид знайдено в Закавказзі, куди його завезла людина. Копроліти великих видів досягають 20—25 см висоти, мають вигляд башти.

Практичне значення олігохет. Трубочники та енхитреїди — добрий корм для риб, тому їх добувають і розводять. Трубочники через високу стійкість до забруднення перспективні для біологічного очищення стічних вод. Деяких велетенських мегасколецидів вживають у їжу аборигени Південно-Східної Азії й Південної Америки.

Деякі види дощових черв'яків розводять у промислових умовах для використання у вигляді харчових додатків для худоби й навіть людини. Звичайний у нас вид *Eisenia foetida* (комерційна назва «каліфорнійський червоний») живе у гноївці. В результаті селекції виведено його породи, здатні розкладати різні види гною, покидьки. Ці черви з успіхом культивуються в промислових умовах і використовуються, в тому числі й в Україні, для переробки різноманітних біологічних відходів; пропущені через кишечник черв'яків, ці відходи стають цінним комплексним добривом, а самі черви, перероблені на борошно, можуть бути використані як цінні добавки, які значно підвищують ефективність кормів для свійських тварин.

Проте найбільш відома роль дощових черв'яків у ґрунтоутворенні, на що вперше звернув увагу Ч. Дарвін. У праці «Утворення перегною ґрунту при «сприянні черв'яків» він показав їхній позитивний вплив на родючість ґрунту. Пізніше цим питанням зацікавилася багато вчених. Черви спушують та перемішують ґрунт, поліпшуючи його аерацію й проникнення в глибинні шари води: загальна довжина ходів черв'яків на 1 м² може сягати 1—8 км. У пропущеній через кишечник землі збільшується вміст мінеральних речовин, необхідних рослинам, зменшується кислотність ґрунту. За рік черви пропускають через себе шар ґрунту від одного до семи метрів завтовшки; їхня біомаса залежно від типу ґрунту становить від 10—20 до 2000—3000 кг/га.

Негативна роль олігохет незначна. Відомо, що більшість видів дощових черв'яків під час розмноження (у нас — червень-липень) стає отруйною і може спричинити загибель домашніх птахів. Деякі малощетинкові є проміжними хазяями гельмінтів. Так, процеркоїди паразита коропових риб *Saurophylaeus* (Cestoda) мешкають у целомі *Tubifex*, у дощових червах — личинки нематод, що викликають тяжкі захворювання свиней (*Metastrongylus*) та курей (*Syngamus*).

КЛАС П'ЯВКИ (HIRUDINEA)*

П'явки — це прісноводні, рідше — морські чи наземні хижі або кровосисні тварини, розмірами від кількох міліметрів до 20 і більше сантиметрів. Відомо близько 400 видів, із них в Україні — близько 30.

Тіло п'явок сплюшене, видовжене і складається зі сталої кількості сегментів (30 або 33). Простомій та пігідій здебільшого розвинені слабо, тіло має вторинну кільчастість. Є навколоротовий (передній) та задній присоски. Передній утворився з чотирьох, а задній — із семи злитих сегментів (рис. 30).

Шкіра п'явок утворює багато поперечних кілець, що не збігаються зі справжньою сегментацією: на кожний сегмент припадає три—п'ять таких кілець. У більшості п'явок відсутні не тільки параподії, а й щетинки, виняток становлять види підкласу Archihirudinea, в яких на передніх п'яти сегментах є щетинки, як і в олігохет (рис. 30, б). У статевозрілих особин, як і в олігохет, на певних сегментах з'являється потовщення — поясок.

Шкірно-м'язовий мішок складається з одношарового епідерміса, що виділяє на поверхні тонку кутикулу, підстиляючого його сполучнотканинного шару і кільцевих, діагональних та поздовжніх шарів м'язів (рис. 31). Тонка прозора кутикула часто злушується у вигляді тонких плівок. Це можна спостерігати при утриманні п'явок у лабораторії. Епідерміс складається з одного шару циліндричних клітин, проте в певних ділянках тіла (наприклад, у зоні пояска) епідерміс може бути багатошаровим. Війки в епідермальних клітинах відсутні. Шкірні покриви дуже багаті на залози, що виділяють слиз, який сприяє пересуванню п'явок і роботі їхніх присосків. Залозисті клітини пояска виділяють матеріал для формування кокона, куди відкладаються яйця. У більшості п'явок базальні кінці епідермальних клітин занурені в сполучнотканинний шар, зовнішню паренхіму, де знаходяться різноманітні пігментні клітини, м'язові волокна та капіляри лакуарної системи (див. далі). Пігментні клітини визначають забарвлення. Майже кожний вид п'явок має характерне забарвлення і своєрідний рисунок (смуги, плями).

Мускулатура у п'явок добре розвинена. Об'єм м'язів може становити до 65 % загального об'єму їхнього тіла. Крім м'язів шкірно-м'язового мішка, у них є ще пучки спинно-черевних м'язів. Способи пересування у п'явок різноманітні. Вони

* Автори вдячні доктору біологічних наук, професору В. М. Епштейну за цінні поради та допомогу.

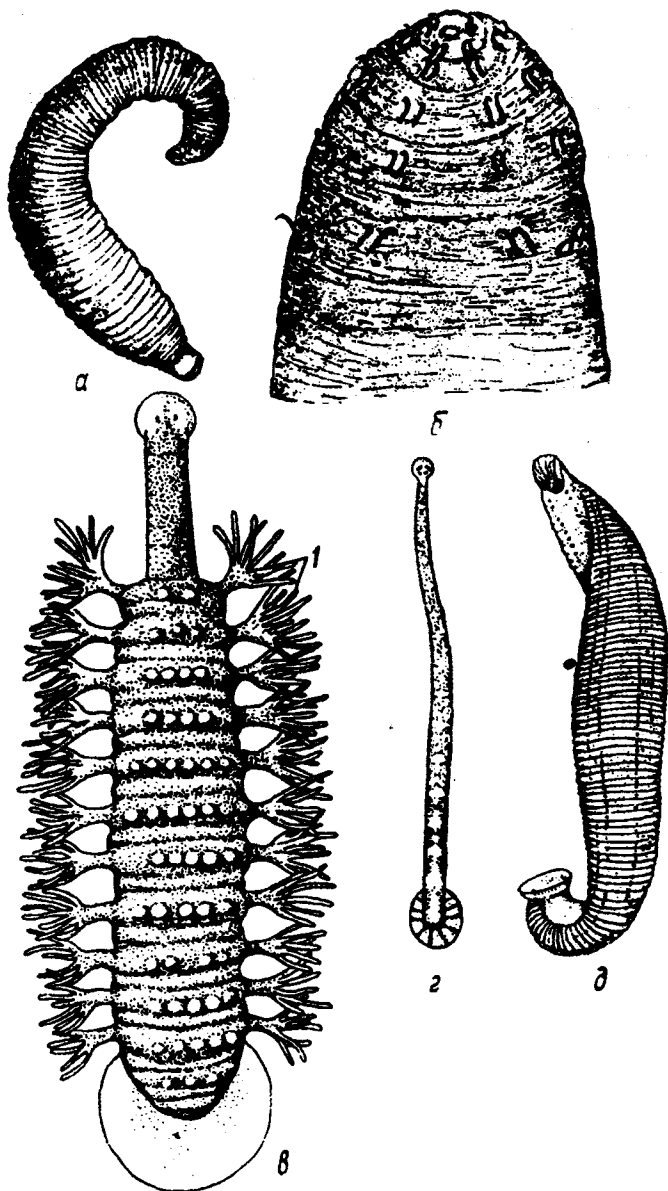


Рис. 30. П'явки:

а - *Acanthobdella peledina* (ряд *Acanthobdella*); б - її передній кінець із щетинками; в - *Ozobranchus* із зябрами; г - *Fiscicola geometra* (ряд *Rhynchobdella*); д - *Hirudo medicinalis* (ряд *Arhynchobdella*); 1 - зябра

крокують по субстрату, присмоктуючись поперемінно переднім та заднім присосками, підтягуючи тіло вперед; здатні швидко плавати, вигинаючи тіло то вгору, то вниз. Для багатьох п'явок характерні дихальні рухи: вони прикріплюються заднім присоском до субстрату і роблять тілом хвилеподібні рухи для полегшення газообміну в шкірі.

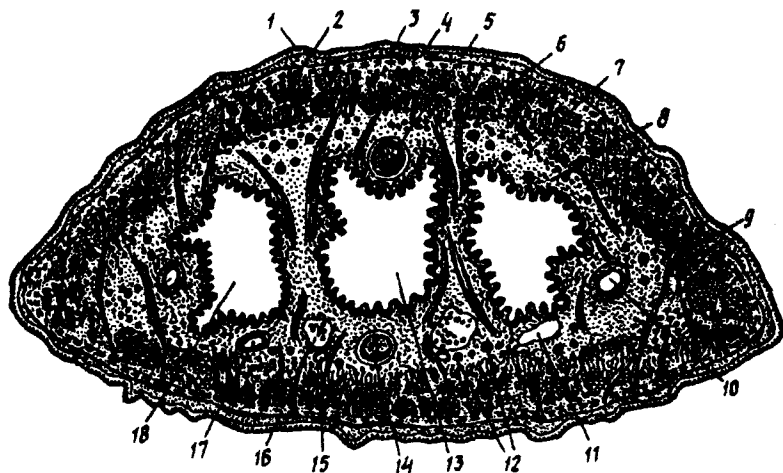


Рис. 31. Поперечний зріз медичної п'явки *Hirudo medicinalis*:

1 – шкірний епітелій; 2 – зовнішній шар паренхіми; 3 – кільцеві м'язи; 4 – діагональні м'язи; 5 – спинна лакуна; 6 – поздовжня мускулатура; 7 – ботриїдна тканина; 8 – внутрішня паренхіма; 9 – дорзовентральні м'язи; 10 – бічна лакуна; 11 – сечовий міхурець; 12 – дрібні лакунарні канали; 13 – шлунок; 14 – червона лакуна з червоним нервовим ланцюжком; 15 – сім'япривід; 16 – сім'яний мішок; 17 – нефрідій; 18 – бічна кишенька шлунка

У п'явок, на відміну від інших кільчастих червів, досить добре розвинена паренхіма. Вона складається з двох шарів: зовнішнього та внутрішнього. Зовнішня паренхіма розвивається між епідермісом і шаром поздовжніх м'язів. Внутрішня паренхіма заповнює проміжок між органами. Зовнішній і внутрішній відділи паренхіми тісно зв'язані між собою. Паренхіма складається з основної речовини, в якій містяться різні клітини: жирові, пігментні, а також особливі клітини, які огортають у вигляді чохла пучки м'язів. У жирових клітинах нагромаджується багато поживних речовин, які використовуються в періоди голодування. Пігментні клітини зеленого, бурого та червоного кольорів разом із шкірними пігментами визначають забарвлення п'явок. У різних клітинах паренхіми нагромаджуються продукти розпаду.

Сильний розвиток паренхіми в поєднанні з надзвичайно розвинутою мускулатурою зумовлює особливу щільність і міцність тіла п'явок. Розірвати п'явку, на відміну від інших кільчаків, дуже важко.

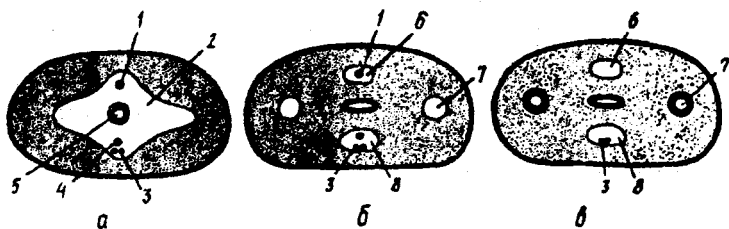


Рис.32. Схема будови целома п'явок:

a – поперечні зрізи *Acanthobdella* (ряд *Acanthobdellea*); *б* – *Piscicola* (ряд *Rhynchobdellea*); *в* – *Hirudo* (ряд *Arhynchobdellea*); 1 – спинна кровоносна судина; 2 – целом; 3 – черевний нервовий ланцюжок; 4 – черевна кровоносна судина; 5 – кишка; 6, 7, 8 – відповідно спинна, бічна та черевна лакуни

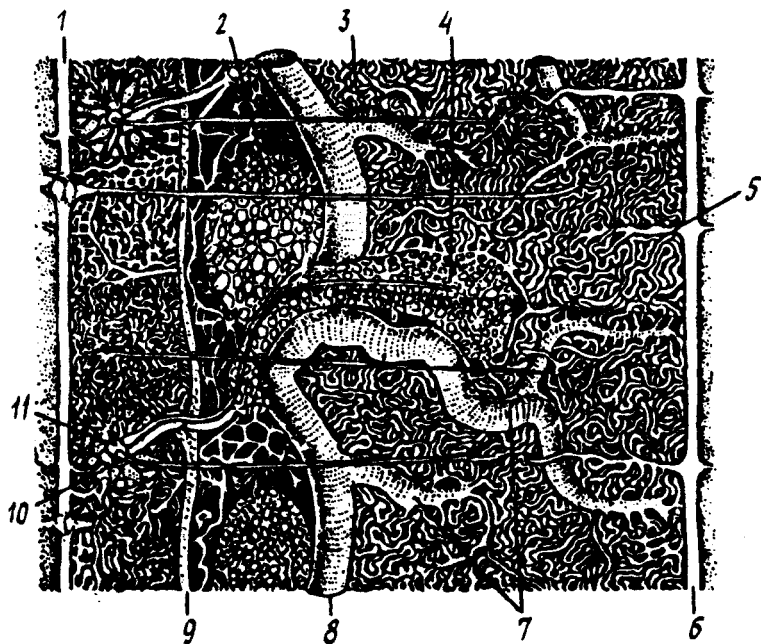


Рис.33. Частина лакунарної системи *Hirudo medicinalis*:

1 – черевна лакуна; 2 – сечовий міхурець; 3 – шкірна сітка капілярів; 4 – залозистий відділ нефрідію; 5 – лакунарний канал, що йде від спинної лакуни до шкіри; 6 – спинна лакуна; 7 – розгалуження бічної лакуни; 8 – бічна лакуна; 9 – сім'япровід; 10 – вільний кінець нефрідію; 11 – ампула

У щетинконосних п'явок є ще досить великий целом, в якому розташовані спинна й черевна кровonosні судини, черевний нервовий ланцюжок та кишечник. Паренхіма ж розвивається лише між шкірно-м'язовим мішком і стінками целома. У справжніх п'явок паренхіма розростається значно більше, і від целома залишаються чотири поздовжні лакунарні канали: спинний, черевний і два бічні, з'єднані між собою складною системою розгалужених поперечних лакун (рис. 32). У глоткових п'явок родини *Herpobdellidae* зникає ще й спинний канал.

Паралельно з розвитком паренхіми у п'явок спостерігається редукція кровonosної системи і заміна її новою транспортною системою — лакунарною, що є системою каналів целома. Справжня замкнена кровonosна система, подібна за будовою до системи олігохет, є лише в щетинконосних п'явок. У хоботних кровonosна система також замкнена, є спинна та черевна кровonosні судини, що залягають відповідно у спинній та черевній лакунах целома, проте у них відсутні кільцеві судини і шкірна сітка капілярів. У безхоботних п'явок кровonosна система зовсім відсутня, її функції взяв на себе целом. Поздовжні лакунарні канали у безхоботних п'явок з'єднані безліччю дуже розгалужених проміжних лакун, які утворюють густу сітку капілярів у паренхімі між шкірно-м'язовим мішком і кишечником (рис. 33). Від поздовжніх каналів також відгалужуються лакуни, що утворюють густу мережу в шкірних покривах. Їхні розгалуження лежать між основами епідермальних клітин. Наявність сітки капілярів у шкірі має велике значення для забезпечення газообміну. Целомічна рідина, яка заміщує у цих п'явок кров, рухається завдяки пульсації бічних лакун, що мають м'язові стінки (див.рис. 32, в).

Травна система п'явок (рис. 34) починається ротом, розташованим, як правило, на дні переднього присоска. У хоботних п'явок (*Rhynchobdellea*) частина глотки та передній кінець стравоходу перетворилися на хобот, здатний висовуватися й пробивати шкіру тварин. У безхоботних п'явок (*Arhynchobdellea*) у ротовій порожнині є три великі з зубчиками — щелепи, якими черв прокушує шкіру тварин. Зубчики утворені твердою органічною речовиною, просякнутою вуглекислим кальцієм. У деяких хижих п'явок (родина *Herpobdellidae*) щелепи редуковані.

У ротову порожнину відкриваються протоки слинних залоз. До складу слини в кровосисних п'явок входить білкова речовина — *гірудин*, що перешкоджає згортанню крові, завдяки чому п'явки висисають великі порції крові без перешкод. Гірудин має також бактерицидні властивості, і кров, що

міститься в кишечнику, не загниває. У хижих п'явок, які живляться іншими тваринами, заковтуючи їх цілком або частинами, гірудин відсутній. За глоткою та стравоходом іде шлунок, що належить до середнього відділу кишечника. У

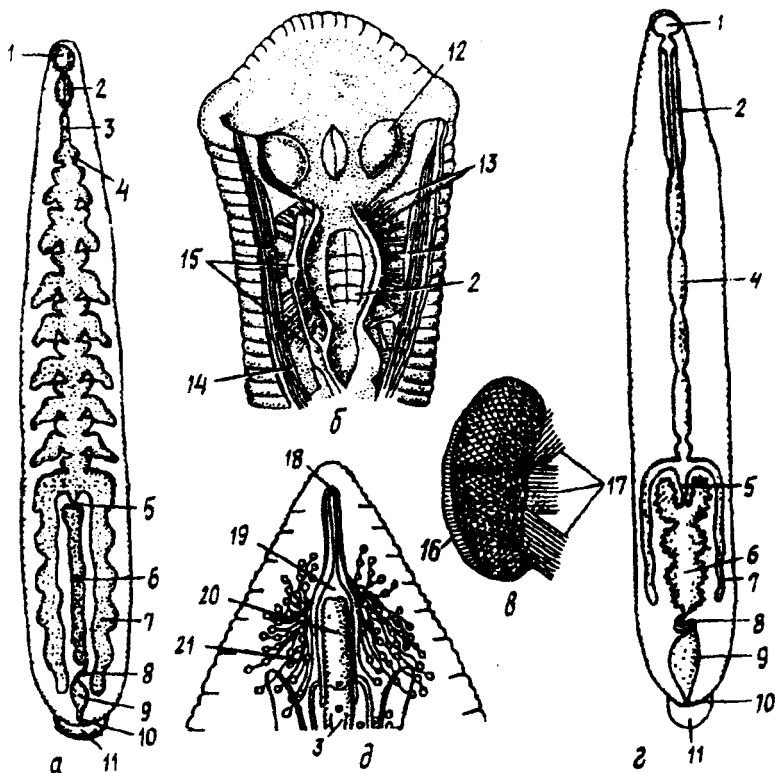


Рис. 34. Схема будови травної системи п'явок:

а - загальний вигляд кишечника; б, в - відповідно передній кінець та черепа кровосисної щелепної п'явки *Hirudo medicinalis*; г - кишечник хижої щелепної п'явки *Haemoris sanguisuga*; д - передній кінець хоботної п'явки *Glossiphonia complanata*; 1 - передній присосок; 2 - глотка; 3 - стравохід; 4 - шлунок; 5 - перехід шлунка в кишку; 6 - кишка; 7 - задній відросток шлунка; 8 - початок задньої кишки; 9 - задня кишка; 10 - анальний отвір; 11 - задній присосок; 12 - черепа; 13 - радіальні м'язи глотки; 14 - поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка; 15 - черевний нервовий ланцюжок; 16 - зубчики; 17 - м'язи, які рухають черепа; 18 - рот; 19 - пуха хоботка; 20 - хоботок; 21 - слинні залози

кровосисних видів він має від 6 до 11 пар бічних відростків, останні з них особливо великі й тягнуться до заднього кінця тіла. У шлунку нагромаджується та зберігається (більше двох місяців) випита кров.

Шлунок переходить у задній відділ середньої кишки, що має вигляд тоненької трубочки, на початку якої є пара не-

личких залозистих придатків. Тут їжа перетравлюється та всмоктується. Середня кишка переходить у коротеньку ектодермальну задню кишку, яка відкривається назовні анальним отвором, що міститься над заднім присоском. У хижих п'явок шлунок має лише одну пару бічних відростків (рис. 34, 2), а в деяких і вони зникають.

Основними органами виділення п'явок є метанефридії (рис. 35). Проте у зв'язку з редукцією целома метанефридії п'явок мають деякі особливості: їх значно менше, ніж сегментів тіла (не більше ніж 17 пар).

На внутрішніх кінцях метанефридії сліпо замкнені, але сліпий кінець нефридіального каналу щільно прилягає до вкритої війками лійки, яка широким кінцем відкривається в лакуну целома, а звуженим — у невеличкий мішечок-резервуар. Продукти обміну дифундують через стінки останнього в нефридіальний канал. Він довгий, утворює петлі й оточений безліччю нефридіальних клітин, пронизаних внутрішньоклітинними каналцями, що впадають у головний канал. Ця частина зветься *залозистим відділом*. Нефридіальний канал впадає у сечовий міхурець, який відкривається назовні видільним отвором — *нефропором*.

Функцію виділення виконує також так звана *ботриодна тканина* (хлорогогенні клітини). Це скупчення великих зернистих клітин, що вкривають стінки частини целомічних лакун. Особливо багато їх навколо капілярної сітки в паренхімі. Вони вилу-

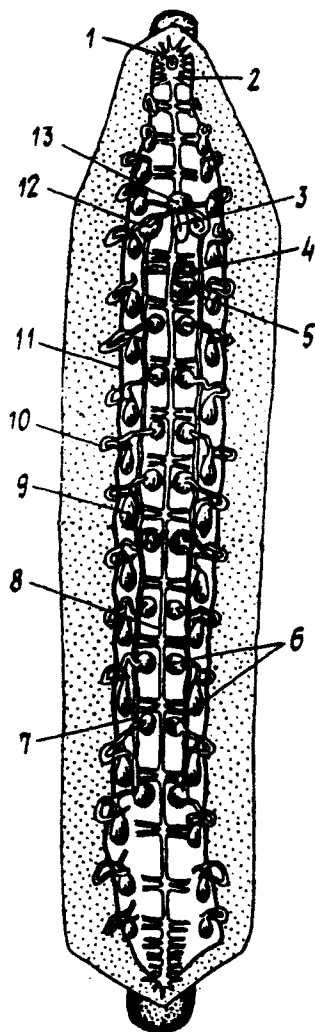


Рис.35. Будова нервової, видільної, лакунарної та статевої систем *Hirudo medicinalis*:

1 - надлотковий ганглії; 2 - підлоткова гангліозна маса; 3 - копулятивний орган; 4 - яйцевий мішок з яєчником; 5 - глотка; 6 - сім'яні мішки; 7 - сім'япровід; 8 - червоний лакунарний канал із нервовим ланцюжком; 9 - сечовий міхурець; 10 - залозистий відділ нефридії; 11 - бічний лакунарний канал; 12 - придаток сім'яника; 13 - простатична залоза

чають із крові і нагромаджують у собі продукти обміну речовин.

Дихають п'явки всією поверхнею тіла, і лише у морських п'явок із роду *Ozobranchus* на деяких сегментах є зябра у вигляді розгалужених парних бічних виростів шкіри (див. рис. 30, в).

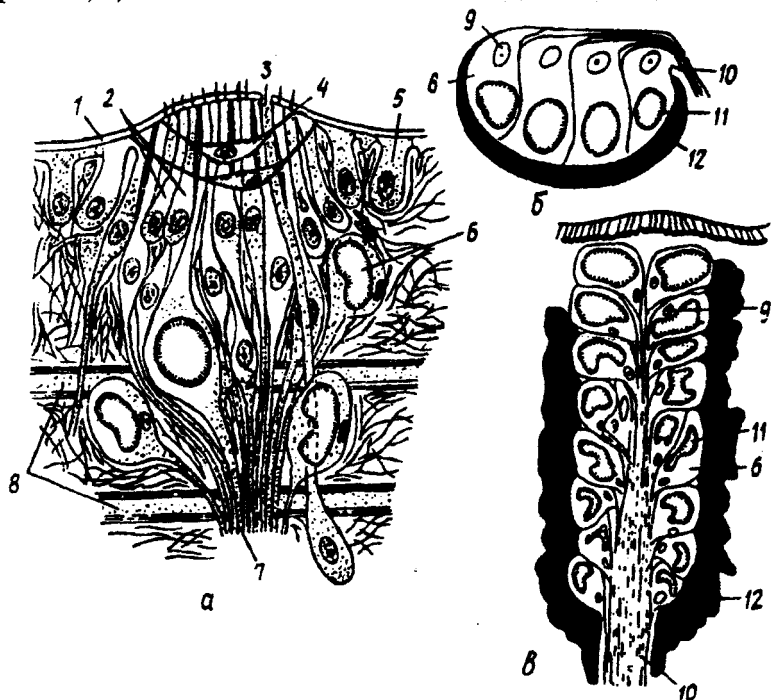


Рис. 36. Органи чуття п'явок:

a – чутливий сосочок; *б* – інвертоване око хоботної п'явки; *в* – неінвертоване бокалоподібне око медичної п'явки; 1 – кутикула; 2 – чутливі клітини; 3 – залозиста клітина; 4 – м'язові клітини, призначені для випинання сенсил; 5 – епітеліальна клітина; 6 – зорова клітина; 7 – нерв сенсил; 8 – кільцева мускулатура; 9 – ядро зорової клітини; 10 – зоровий нерв; 11 – чутливі палички зорових клітин; 12 – пігмент

Надглотковий ганглій, унаслідок утворення присоска, зсунутий назад і розташований у VI сегменті над глоткою; на черевному нервовому ланцюжку ганглії сегментів, що утворюють передній присосок, злиті в єдиний вузол; подібний вузол є також поблизу заднього присоска (рис. 35).

Органи чуття представлені чутливими сосочками, які лежать правильними метамерними рядами на кожному сегменті. Чутливий сосочок (рис. 36, *a*) — це скупчення чутливих клітин, оточених сильно вакуолізованими епітеліальними клітинами; він має особливі дугоподібні м'язи, при

скороченні яких сосочок вип'ячується. Від чутливих клітин відходять нервові волокна до черевного нервового ланцюжка. Чутливі сосочки виконують функції органів дотику, хімічного чуття; інколи до їх складу входять і світлочутливі клітини. У багатьох п'явок вони перетворюються на очі, які розташовані поблизу переднього кінця тіла в кількості однієї—п'яти пар (рис. 36, б, в).

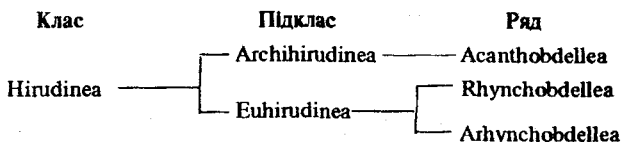
П'явки — гермафродити. Гонади містяться в спеціальних ділянках целома — статевих мішках. Чоловіча статева система (див. рис. 35) складається з однієї або кількох пар сім'яних мішків (у медичної п'явки, наприклад, їх дев'ять), у кожному з яких є сім'яник. Від кожного мішка відходить сім'явивідна протока; усі вони вливаються в пару сім'япроводів, які в Х сегменті утворюють клубочки, або придатки сім'яників; тут нагромаджується сперма. Стінки клубочків виділяють слиз. Від клубочків відходять парні протоки, що зливаються в непарний мускулястий сім'явипорскувальний канал. Він має два придатки й оточений залозистою масою («простата»). Тут формуються сперматофори — мішечки зі спермою. У більшості щелепних п'явок сім'явипорскувальний канал проходить через копулятивний орган.

Пара яйцевих мішків зі шнуроподібними яєчниками всередині розташована в XIII сегменті. Видовжені кінці мішків («матки») зливаються в непарний яйцепровід, що утворює кілька петель і переходить у піхву, яка відкривається назовні на XIII сегменті.

Запліднення перехресне. У хоботних п'явок сперматофори прикріплюються в певних місцях до тіла партнера, їхні оболонки розчиняються, сперматозоїди проникають усередину тіла партнера і досягають жіночих статевих клітин; у щелепних п'явок сперматофорів немає, у них відбувається копуляція, і чоловічий статевий орган вводить сперму в піхву іншої особини. Залози кількох передніх сегментів («поясок») виділяють слиз, куди відкладаються запліднені яйця; формується кокон. Через певний час із кокона виходять молоді п'явки.

Серед п'явок є справжні ектопаразити, що живуть на хребетних, переважно рибах, протягом усього життя і лише для розмноження покидають тіло хазяїна (*Acanthobdella*, *Piscicola* тощо). Інша екологічна група — кровососи. Вони нападають на хребетних лише для живлення (*Hirudo*, наземні п'явки). Нарешті, частина п'явок — хижаки, що живляться дрібними безхребетними (*Haemoris* тощо).

Клас П'явки поділяється на два підкласи: Стародавні п'явки (*Archihirudinea*) та Справжні п'явки (*Euhirudinea*).



ПІДКЛАС СТАРОДАВНІ П'ЯВКИ (ARCHIHIRUDINEA)

До цього підкласу належить лише один ряд Щетинконосні п'явки (*Acanthobdellea*), що включає в себе один рід із двома видами. У них на кожному з п'яти передніх сегментів є по чотири пари щетинок (див. рис. 30, а), добре розвинені цілом із перетинками між сомітами і кровоносна система, шлунок не має сліпих виростів. Є невеликий хоботок; передній присосок недорозвинений або відсутній. Розміри тіла до 30 мм.

Обидва види — паразити лососевих, що трапляються в холодних прісних водоймах, збагачених киснем, у високих широтах Північної півкулі. *Acanthobdella peledina* знаходять на лососевих у водоймах Скандинавії, тундрової та лісотундрової зон Росії, на Алясці. *A. livanovi* відомий лише з Камчатки й Чукотки.

ПІДКЛАС СПРАВЖНІ П'ЯВКИ (EUIHIRUDINEA)

Справжні п'явки не мають щетинок, передній присосок у них добре розвинений, цілом має вигляд системи лакун, що частково або цілком заміщують кровоносну систему. До цього підкласу належать два ряди.

Ряд Хоботні п'явки (*Rhynchobdellea*). Розміри тіла невеликі (5—30, зрідка до 80 мм завдовжки). Виключно водяні організми; мають хобот; кровоносна система, як правило, добре розвинена. В соміті три кільця. Запліднення сперматофорне. Для багатьох видів характерне піклування про нащадків: яйця у них прикріплюються до черевної сторони п'явки; там же розвивається молодь, яку доросла особина деякий час охороняє (рис. 37).

В Україні та країнах Середземномор'я повсюдно відома так звана черепащача п'явка (*Haementeria costata*), що має широке, дуже сплющене тіло. Забарвлення від зеленого до бурого. Уздовж тіла йде кілька рядів сосочків. Паразитує на болотяних черепахах; може живитися кров'ю птахів і навіть людини. Види роду *Glossiphonia* мають форму тіла, подібну до попереднього виду, однак менші за розмірами. Вони нападають на молюсків, личинок комах, інколи — на інших п'явок.

Пташині п'явки (*Protoclepsis*) проникають у ротovu порожнину й трахею водоплавних птахів, де ссуть кров. Можуть спричинити масову загибель птахів, особливо молоді.

Види роду *Piscicola*, або риб'ячі п'явки, відрізняються дуже вузьким видовженим тілом і великим заднім присоском (див. рис. 30, з). Живляться кров'ю риб.

Ряд Безхоботні п'явки (*Arhynchobdellea*). Це досить великі п'явки завдовжки 30—250 мм. Хобот відсутній, є щелепи або їхні залишки. В соміті п'ять кілець. Відомі прісноводні та наземні форми. Усі кровосисні п'явки цього ряду належать до родини щелепних п'явок *Gnathobdellidae*. Найбільш znana серед них медична п'явка (*Hirudo medicinalis*). Вона має довжину тіла до 120 мм (див. рис. 30, д). Спина темна, з поздовжніми коричневими або червоними смугами й метамерно розміщеними чорними плямами. Щелепи і слинні залози добре розвинені. Мешкає в стоячих чистих водоймах; не виживає в жорсткій чи брудній воді. Живиться виключно кров'ю. Активно застосовується в медицині. Внаслідок вилову та забруднення місць проживання чисельність її різко скоротилася; вид занесено до Червоної Книги України.

У країнах Середземномор'я, на Близькому та Середньому Сході у водоймах мешкає інша кровосисна п'явка — кінська, або нільська (*Limnatis nilotica*). Коли людина або тварина п'ють воду, вона може проникати в ротovu порожнину, ніс, гортань або глотку, де і ссе кров; відомі випадки великих втрат крові й навіть загибелі, якщо п'явки закупорюють дихальні шляхи. У тропіках мешкає багато видів кровососів із родів *Hirudo* та *Limnatis*. У вологих тропічних лісах оселяються наземні кровосисні п'явки (рід *Haemadipsa* та інші). Тіло їх невелике (20—40 мм), заднім присоском вони прикріплюються до листя дерев та кущів; при цьому тіло їх підняте над листям. Живителів вони знаходять за допомогою гострого нюху, ссуть кров теплокровних, у тому числі й людини. У горах Європи (Австрія, Югославія) знайдено два види наземних п'явок із роду *Hexobdella*; вважають, що вони

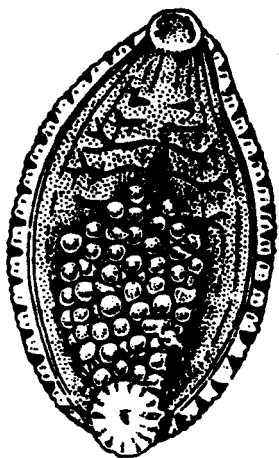


Рис. 37. Черепашача п'явка *Haementeria costata* (ряд *Rhynchobdellea*) з черевної сторони (видно прикріплені зародки п'явок)

живляться кров'ю саламандр. Можливо, подібні види трапляються й в Українських Карпатах.

До родини Gnathobdellidae належить також поширена в Україні велика несправжньокінська п'явка *Haemoris sanguisuga*, що має довжину до 150 мм; від медичної вона відрізняється темним, майже чорним кольором спинної сторони, поздовжні смуги відсутні. Обрав цей вид неглибокі водойми, прибережну зону озер та річок. Поїдає молюсків, пуголовків, мальків риб. Кров не ссе.

До родини глоткових п'явок (Hemobdellidae) належать черви, які мають редуковані щелепи й живляться дрібними тваринами. В Україні поширено кілька видів малих несправжньокінських п'явок з роду *Hemobdella*. Цікаво, що в Карпатах живе ендемічний вид *H. monostricta*. Одна з найбільших глоткових п'явок *Trocheta subviridis* (довжина до 250 мм) досить численна в плавнях Дністра. Інша велика п'явка *Fadedegenobdella quinqueannulata* (до 140 мм) до недавнього часу була звичайною у пересихаючих водоймах Чернігівщини, Харківщини та Дніпропетровщини, але у зв'язку із знищенням місць проживання вона стала дуже рідкісною й потребує охорони.

* * *

Практичне значення п'явок зумовлене перш за все використанням їх у медицині. Секрет слинних залоз медичної п'явки, крім гірудину, про який уже згадувалося, має також речовину, що розширює капіляри. Здавна і дотепер медичні п'явки застосовували при гіпертонії, крововиливах у мозок, тромбофлебіті. На різні частини тіла прикладають п'явок, які висисають значну кількість крові, знижуючи кров'яний тиск і розширюючи судини, що поліпшує кровообіг. Останнім часом медичних п'явок почали вирощувати в штучних умовах.

У Франції та деяких інших країнах п'явок вигодовують на гусях, потім смажать і вживають у їжу як делікатес.

Риб'ячі п'явки завдають досить відчутних збитків рибозплідникам, а пташині — у місцях вигулу водяних свійських птахів. Кровосисні п'явки, особливо в тропіках, завдають шкоди скотарству та самій людині, як було сказано вище. В Україні шкода від п'явок незначна.

ТИП КАМПТОЗОЇ, АБО ВНУТРІШНЬОПОРОШИЦЕВІ (КАМПТОЗОА, АБО ENTORROSTA)

Камптозої — це дрібні, не більше ніж 1 мм, сидячі водяні, переважно морські, поодинокі та колоніальні тварини. Відомо близько 60 видів. Камптозої мають дуже просту будову. Їхнє тіло складається з чашечки й стебельця, порожнина тіла у них відсутня, проміжки між органами заповнені паренхімою. Кровоносної системи немає. Проте особливості ембріонального розвитку та будова личинки, схожої на трохофору, зближують цю групу тварин з іншими трохофорними тваринами: кільчаками, сипункулідами, ехіуридами тощо. До типу *Kamptozoa* належить усього один клас із тією ж назвою.

КЛАС КАМПТОЗОЇ, АБО ВНУТРІШНЬОПОРОШИЦЕВІ (КАМПТОЗОА, АБО ENTORROSTA)

Більшість видів камптозоїв утворює невеликі ніжні колонії, які складаються з основної частини (*столону*) у вигляді павутини, що вкриває субстрат (каміння, черепашки тощо). Від цієї основи підіймаються догори окремі особини завбільшки 2—3 мм.

Тіло камптозоїв чашоподібне. Один полкос його несе простий віночок щупалець, які оточують заглиблення чашечки — атріум; на протилежному полкосі є скоротливе стебельце, яким тварина кріпиться до субстрату або до столону колонії (рис. 38). На кінці стебельця є залоза з клейким секретом.

Шкірно-м'язовий мішок відсутній. Щупальця вкриті миготливим епітелієм, решта поверхні тіла — тоненькою кутикулою, під якою залягає гіподерма. М'язів мало. Є окремі гладенькі м'язи, що рухають щупальця та стебельце, яке при по-

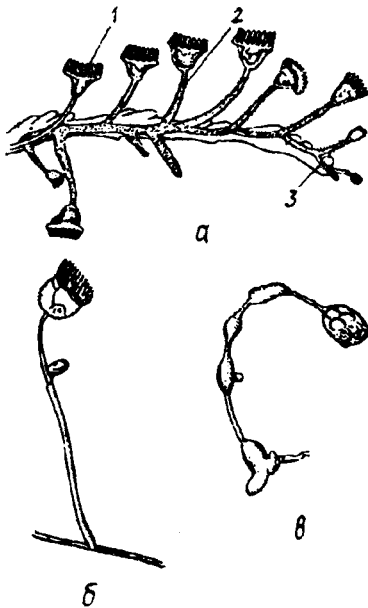


Рис. 38. Ділянки колоній *Kamptozoa*:
а - *Pedicellina cernua*; б - *Arthropodaria kowalevski*
випростана, в - згнута; 1 - чашечка; 2 - стебельце;
3 - столон колонії

дразненні згинається і притискує чашечку до субстрату; розправляється стебельце завдяки пружності кутикули. Звідси походить назва цих тварин: слово камптозої перекладається як «ті, що згинаються».

Порожнина тіла у камптозоїв відсутня, проміжки між органами заповнені паренхімою (рис. 39).

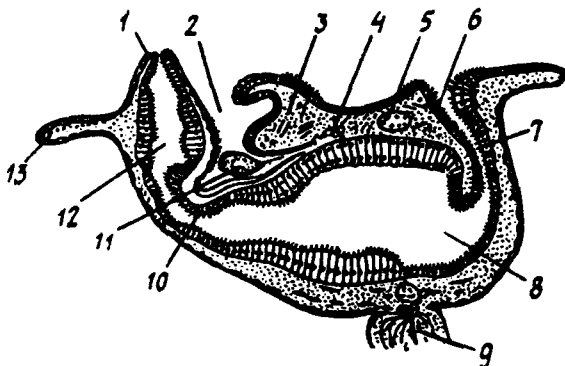


Рис.39. Зріз через чашечку *Pedicellina cernua*:

1 - анус; 2 - «виводкова камера»; 3 - паренхіма; 4 - яєчник; 5 - нервовий ганглії; 6 - рот; 7 - стравохід; 8 - шлунок; 9 - стебельце; 10 - кишка; 11 - яйце, що виходить із статевого отвору; 12 - пряма кишка; 13 - щупальця

За способом живлення камптозої — фільтратори. Щупальця заганяють воду з їстівними частинками в атріум, де розташований ротовий отвір. Останній веде до вузького стравоходу (ектодермальна передня кишка), який розширюється в ентодермальний шлунок, оточений залозистими клітинами; за ним іде вужчий відділ — середня кишка й ектодермальна задня кишка, що відкривається анальним отвором на протилежному кінці атріума. Отже, кишечник утворює петлю, рот і анус відкриваються всередині віночка щупалець. Звідси походить друга назва цих тварин — внутрішньопорошицеві (*Entoprocta*) — ті, в яких порошиця відкривається всередині віночка щупалець.

Видільна система — пара типових протонефридів, що відкриваються одним непарним отвором в атріум. Кровоносна та дихальна системи відсутні. Дихання відбувається через щупальця. Нервова система складається з одного нервового ганглія, від якого відходять нерви до щупалець і стебельця. Спеціальних органів чуття немає. Поодинокі рецептори розкидані по всьому тілі, особливо багато їх на щупальцях.

Більшість камптозоїв роздільностатеві, проте трапляються й гермафродитні види. Жіноча статева система складається з пари мішкоподібних яєчників і пари яйцепроводів,

які зливаються в непарну протоку, що відкривається в атріальну порожнину. Остання виконує роль вивідкової сумки, де розвиваються личинки. Чоловіча статева система має подібну будову. Сперматозоїди викидаються назовні й з водою потрапляють до атріальної порожнини самиці, де й відбувається запліднення яйцеклітини.

Дробіння яйця спіральне. Ембріональний розвиток має риси, які зближують його з розвитком кільчастих червів: розміщення окремих бластомерів, спосіб гастрюляції, замикання щілиноподібного бластопора й утворення рота на його передньому краї. Личинка камптозоїв схожа на трохофору кільчастих червів.

У найбільш вивченого роду *Pedicellina* личинка складається з верхньої та нижньої півкуль, між якими проходить віночок війок — прототрох; на верхньому полюсі є тим'яний (аборальний) орган чуття — невеличкий сосочок із чутливими війками, під яким міститься нервовий ганглій (рис. 40).

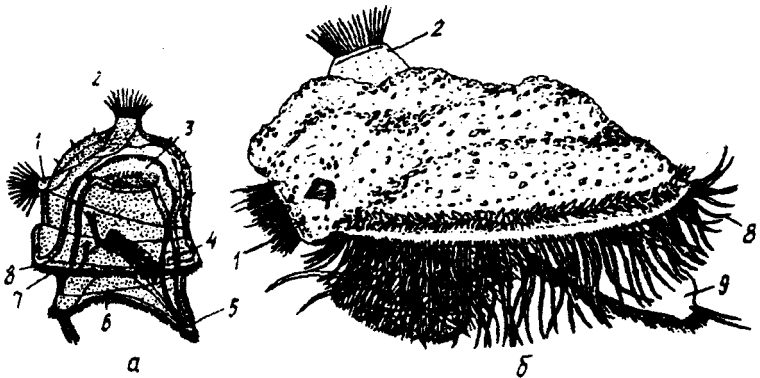


Рис. 40. Трохофори камптозоїв:

а - *Pedicellina cernua*; б - *Loxosomella harteni*, 1 - фронтальний орган; 2 - аборальний орган; 3 - шлунок; 4 - задня кишка; 5 - анус; 6 - атріум; 7 - рот; 8 - прототрох; 9 - нога

На одній стороні нижньої півкулі розташований рот, на протилежній — анус. Між ними утворюється невеличке вп'ячування — атріальна порожнина. Личинка має первинну порожнину тіла з розсіяними в ній мезенхімними клітинами; є пара протонефридів, що відкриваються в атріум. Цікаво, що личинка має складнішу нервову систему, ніж доросла тварина. Крім аборального органу чуття і зв'язаного з ним ганглія, про які вже згадувалося, попереду рота, безпосередньо під прототрохом, лежить фронтальний орган чуття, що має подібну будову, і зв'язаний з ним ганглій. Обидва ганглії з'єднані парними нервами.

Личинка, проплававши деякий час у товщі води, осідає на субстрат оральною стороною. При цьому краї верхньої півкулі над прототрохом поступово стягуються до однієї точки і утворюють підшву, а прототрох і всі органи нижньої півкулі опиняються всередині замкненої атріальної порожнини. Над підшвою виростає стебельце, а верхня частина личинки разом із атріальною порожниною утворює чашечку. Атріум

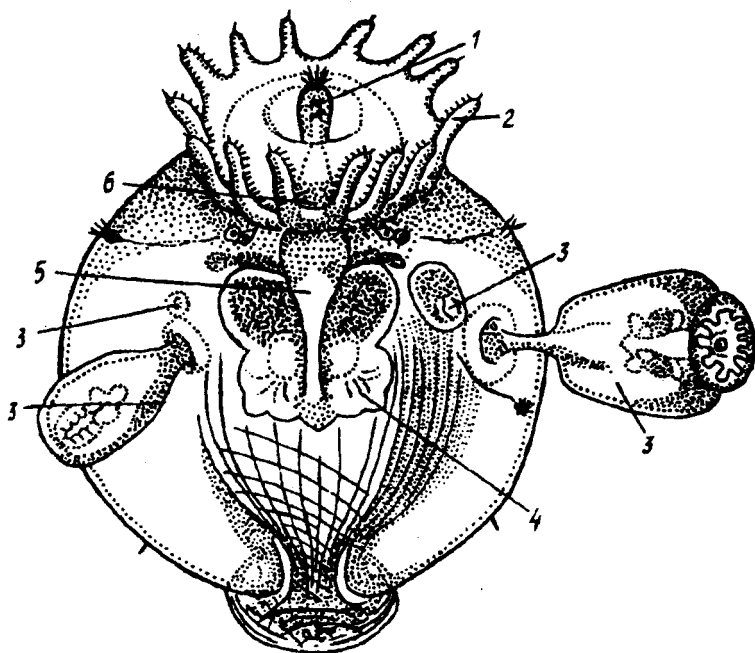


Рис.41. Брунькування у *Loxosomella annelidicola*:

1 – задня кишка; 2 – щупальця; 3 – бруньки різного віку; 4 – шлунок; 5 – стравохід; 6 – рот

разом із ротом, анусом, кишечником, протонефридіями повертається на 180°. Після цього рот і анус виявляються розвернутими догори, а атріальна порожнина залишається замкненою. На кришці атріальної порожнини з'являються спрямовані всередину зачатки щупалець. Атріальна порожнина проривається, і щупальця висовуються назовні. Прототрох, аборальний орган і ганглії руйнуються.

Є види (родина *Loxosomatidae*), в яких личинка має витягнену форму, вона сплющена в дорзовентральному напрямі, її тім'яний орган зсунутий наперед, є пара очей (рис. 40). Така личинка спочатку повзає, а потім прикріплюється переднім кінцем, де лежить фронтальний орган, до субстрату.

Усім Kamptozoa властиве нестатеве розмноження у формі брунькування. У поодиноких форм (родина Loxosomatidae) бруньки утворюються симетрично в певних місцях чашечки й відразу відшнуровуються (рис. 41). У колоніальних форм бруньки не відділяються, між брунькою і матір'ю утворюється довге стебельце, що тягнеться по субстрату. На ньому закладаються нові бруньки. Так утворюється колонія.

У Kamptozoa дуже легко відбувається регенерація втрачених частин: ампутовані щупальця й навіть цілі чашечки швидко відновлюються.

Місце Kamptozoa в системі тваринного світу викликає дискусію. Тривалий час їх зводили в єдину групу (тип Щупальцеві, Tentaculata) разом із Моховатками і розглядали як клас Внутрішньопорошицеві (Entoprocta), виходячи з положення анального отвору всередині віночка щупалець, на відміну від Моховаток (Ectoprocta), в яких він лежить поза щупальцями. Деякі вчені вважають, що Камптозої – група, близька до нижчих червів (коловерток, гастротрих), що змінилась у зв'язку з переходом до сидячого способу життя. Проте особливості ембріонального розвитку цих тварин, будова їхніх личинок і характер метаморфозу дають підставу зближувати Kamptozoa з трохофорними тваринами, розглядаючи рівень їх організації як найнижчий серед цієї групи тварин (паренхіма, відсутність целома, кровносною системою тощо).

ТИП ЕХІУРИДИ (ECHIURIDA)

Ехіуриди — морські донні черви. Більшість видів — мешканці тропічних морів. У полярні широти заходить лише незначна кількість видів, як наприклад, дуже поширений по всьому арктичному узбережжі вид *Echiurus echiurus*. Зустрічаються вони на різних глибинах, від мілководдя до глибини 9 км. Усього відомо близько 150 видів.

Їхнє тіло складається з потовщеного тулуба, який на передньому кінці продовжується у вужчу частину — хобот. Шкірно-м'язовий мішок добре розвинений, порожнина тіла — непочленований целом. Кишечник дуже довгий, звивистий. Рот міститься біля основи хобота, анус — на задньому кінці тіла. Видільна система в дорослих особин представлена анальними мішками та нефроміксіями. Кровоносна система замкнена. Загальний план будови нервової системи схожий з таким у поліхет, але вона не має гангліїв. Ехіуриди роздільностатеві. Статеві клітини утворюються з целомічного епітелію. Розвиток відбувається з метаморфозом, з яйця виходить личинка трохофора.

Раніше Ехіурид відносили до типу Annelida. Вважалося, що вони походять від поліхет, які втратили сегментацію: зовнішні сегментарні органи, метамерні целомічні мішки тощо. Втім тепер більшість зоологів вважають їх первинно несегментованими целомічними тваринами. Особливості ембріонального розвитку, відсутність метамерності, спеціальної зони росту в личинки чітко відокремлюють Ехіурид від кільчаків і є достатньою підставою для виділення їх у самостійний тип тварин, до якого належить усього один клас з тією ж назвою.

КЛАС ЕХІУРИДИ (ECHIURIDA)

Розміри тіла Ехіурид (із витягнутим хоботом) — від 3 до 200 см, розміри тулуба — від кількох міліметрів до 20—30 см.

Тулуб у більшості ехіурид (рис. 42) видовжений, циліндричний, проте є види з коротшим мішкоподібним або навіть

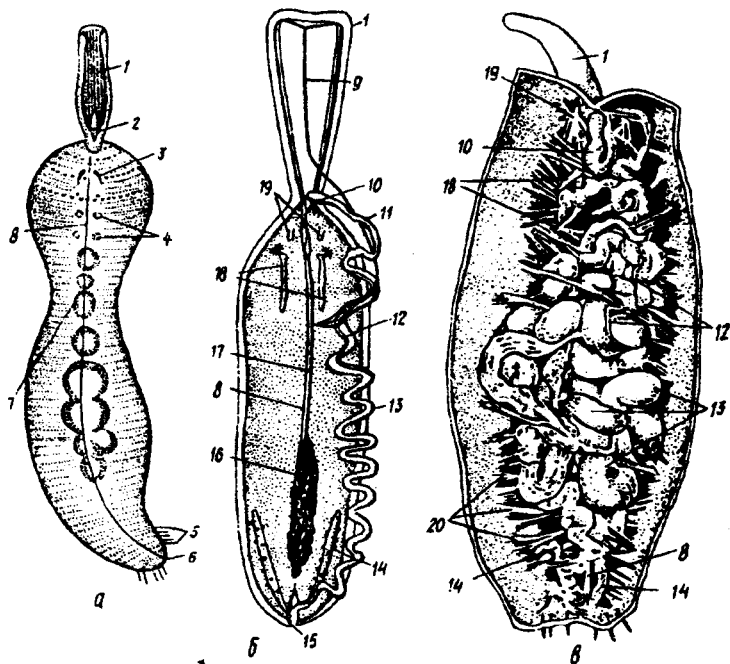


Рис. 42. *Echiurus echiurus*:

а - зовнішній вигляд; б - схема внутрішньої будови; в - розтин зі спинної сторони; 1 - хобот; 2 - рот; 3 - статеві щетинки; 4 - статеві отвори; 5 - анальні щетинки; 6 - анус; 7 - петлі кишечника, що просвічуються крізь стінку тіла; 8 - черевний нервовий стовбур; 9 - спинна кровоносна судина; 10 - глотка; 11 - стравохід; 12 - сифон; 13 - петлі середньої кишки; 14 - анальний мішок; 15 - анальний отвір; 16 - гонада; 17 - черевна кровоносна судина; 18 - нефроміксії; 19 - мішечки черевних щетинок; 20 - мезентерії

кулеподібним тулубом. На ньому є кілька груп щетинок із хітиноподібної речовини: дві міцні щетинки розташовані на черевній стороні позаду ротового отвору (вони зветься статевими), один-два віночки дрібних щетинок — на задньому кінці тіла, інколи деякі з щетинок відсутні. Від тулуба вперед продовжується частина тіла, що зветься *хоботом*. Його довжина коливається в широких межах: в одних видів вона не перевищує довжину тулуба, в інших — може бути більшою в десятки разів. Хобот не здатний втягуватися всередину тулуба, однак може сильно скорочуватися та видовжуватися. Передній кінець хобота іноді розширюється у велику лопать, у деяких видів суцільну, в інших — розділену на дві частини, як у *Bonellia*. Черевна його поверхня дещо ввігнута й несе війки. Часто хобот буває згорнутий по довжині у лійку, на дні якої міститься рот (*Echiurus echiurus*).

Тіло ехіурид укрите кутикулою, під якою лежить одношаровий епітелій. Війки зберігаються лише на хоботі. У глибоководних форм кутикула тоненька та прозора, у мілководних — щільніша й укрита потовщеннями — папілами, які, як вважають, виконують чутливу функцію. Ехіуриди часто забарвлені в жовтий, різні відтінки червоного або зеленій кольори.

Під епітелієм міститься м'язовий мішок, який складається з шарів кільцевих, поздовжніх та косих м'язів. Із середини до нього прилягає шар перитонеального епітелію, що вистилає целом. Такий самий епітелій оточує кишечник, утворюючи численні мезентеріальні тяжі та складки, які з'єднуються з перитонеальним епітелієм стінки тіла і підтримують петлі кишечника (рис. 42, в).

Порожнина тіла — непочленований целом. Він займає весь тулуб. Його передня стінка (діафрагма) лежить у передній частині тулуба, перед статевими щетинками. Діафрагма має два отвори: через один проходить кишечник, другий, у вигляді вузької щілини, з'єднує целом із порожниною хобота. Остання продовжується в три дуже вузькі лакуни, що тягнуться вздовж усього хобота. Питання про природу порожнини хобота остаточно не з'ясовано. Одні вчені вважають, що це — продовження целома, інші — що це первинна порожнина (схізоцель).

Ехіуриди — нерухомі тварини. Вони сидять у ґрунті, виставляючи назовні хобот. При скороченні м'язів тулуба порожнинна рідина під тиском заходить у канали хобота, він видовжується і стає твердим, при розслабленні м'язів внутрішній тиск зменшується, і хобот стухає.

Травна система (рис. 42, б, в) пристосована до живлення дрібними частками детриту, мікроорганізмами тощо. Рот розташований на черевній стороні, на межі між тулубом і

хоботом. Війками, що вкривають заглиблення на черевній стороні хобота, їжа підганяється до ротового отвору. Кишка дуже довга, звивиста, у 10 разів перебільшує довжину тіла. Вона складається з переднього, середнього та заднього відділів. До складу ектодермальної передньої кишки входять ротова порожнина, глотка, стравохід, волю. Ентодермальна середня кишка має так званий *сифон* — тонку трубку, яка відгалужується від кишки й тягнеться вздовж цього відділу кишкового тракту до його задньої межі. Ектодермальна задня кишка коротенька, має розширення, в яке впадає пара великих анальних мішків.

Видільна система представлена кількома органами. Личинки мають пару протонефридів, які під час метаморфозу руйнуються. У дорослих особин у задню кишку відкриваються два видовжені анальні мішки. Кожен із них укритий численними (від 10 до 300) лійками. Розширеним кінцем, що вкритий війчастим епітелієм, кожна лійка відкривається в порожнину тіла, а другим, звуженим, у мішок. Деякі вчені вважають, що ці лійки є видозміненими метанефридіями. Анальні мішки, крім виділення, виконують ще й функцію дихання. Крім анальних мішків, у передній частині тулуба є одна або більше (до 200 пар) нефроміксій, проте вони виводять назовні не стільки продукти обміну, скільки статеві продукти. Усі нефроміксії відкриваються назовнім спільним отвором (нефропором), розташованим на черевній стороні позаду рота. Зрідка кількість отворів збільшується до чотирьох.

Кровоносна система замкнена. Вона складається з довгої черевної судини, що проходить уздовж усього тіла над черевним нервовим стовбуром. Позаду ротового отвору вона роздвоюється, обидві гілки проходять усередині хобота; в передній його частині вони знову з'єднуються в непарну спинну судину, яка, виходячи з хобота, проходить над стравоходом, охоплює його кільцем і з'єднується з черевною судиною. Судинне кільце навколо стравоходу має м'язові стінки й пульсує, виконуючи функцію серця. Кров безбарвна, містить амебоїдні клітини.

Ехіуриди дихають усією поверхнею тіла.

Нервова система представлена сильно витягнутим у довжину нервовим кільцем, яке тягнеться вздовж усього хобота до його переднього кінця, та черевним нервовим стовбуром. Останній з'єднується з нервовим кільцем позаду рота й залягає в порожнині тіла. Зі стінкою тіла він з'єднується вузьким мезентерієм. Ганглії зовсім відсутні.

Органи чуття розвинені слабо. Крім папіл шкіри, на кінці хобота є хеморецептори та спеціальні рецептори, що реагу-

ють на течію води. При подразненні останніх хобот скорочуються.

Ехіуриди роздільностатеві. Самець і самиця, як правило, мають однакову будову й лише в деяких видів спостерігається чітко виражений статевий диморфізм. Так, у представників родини Bonellidae самці карликові (1—3 мм); вони не мають рота, анального отвору та кровоносної системи; їхнє тіло вкрите війчастим епітелієм. Самці живуть у нефроміксіях самиць, тому їх довго вважали паразитами.

Гонади в ехіурид мають вигляд групи клітин, які лежать у перитонеальному епітелії вздовж задньої частини черевної кровоносної судини. Статеві клітини випадають у целом і дозрівають, плаваючи в целомічній рідині; назовні вони виводяться через нефроміксії.

Запліднення звичайно зовнішнє, яйцеклітини запліднюються спермою під час виходу назовні; при цьому черви з'єднуються попарно нефропорами за допомогою статевих щетинок.

Дробіння яйця спіральне, детерміноване. У процесі ембріонального розвитку формується личинка трохофора (рис. 43). Вона має тім'яну пластинку на анімальному полюсі й

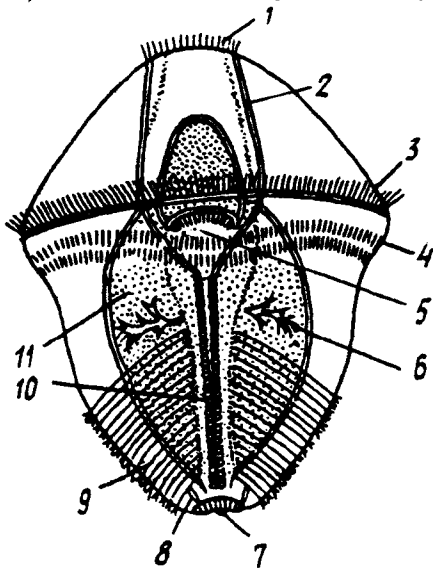


Рис. 43. Трохофора *Echiurus echiurus* із черевної сторони:

1 – тім'яна пластинка; 2 – навколороткова конектива; 3 – прототрох; 4 – метатрох; 5 – рот; 6 – протонефрідій; 7 – анус; 8 – зачаток анального мішка; 9 – зовнішня складчастість покриву; 10 – черевний нервовий стовбур; 11 – кишка

кілька віночків війок: прототрох, у деяких видів метатрох та телотрох. Рот розташований біля екватора, під прототрохом. Трохофора має первинну порожнину тіла, дві мезодермальні смужки, що є зачатками мезодерми, пару протонефрідій.

Личинка плаває в товщі води. Поступово відбувається її метаморфоз. Верхня півкуля трохофори поступово набуває форми передротової лопаті (хобота), а нижня сильно розростається і перетворюється на тулуб дорослої тварини. При цьому спеціальна зона росту не утворюється, і тіло збільшується більш-менш рівномірно в усіх його частинах. Мезодер-

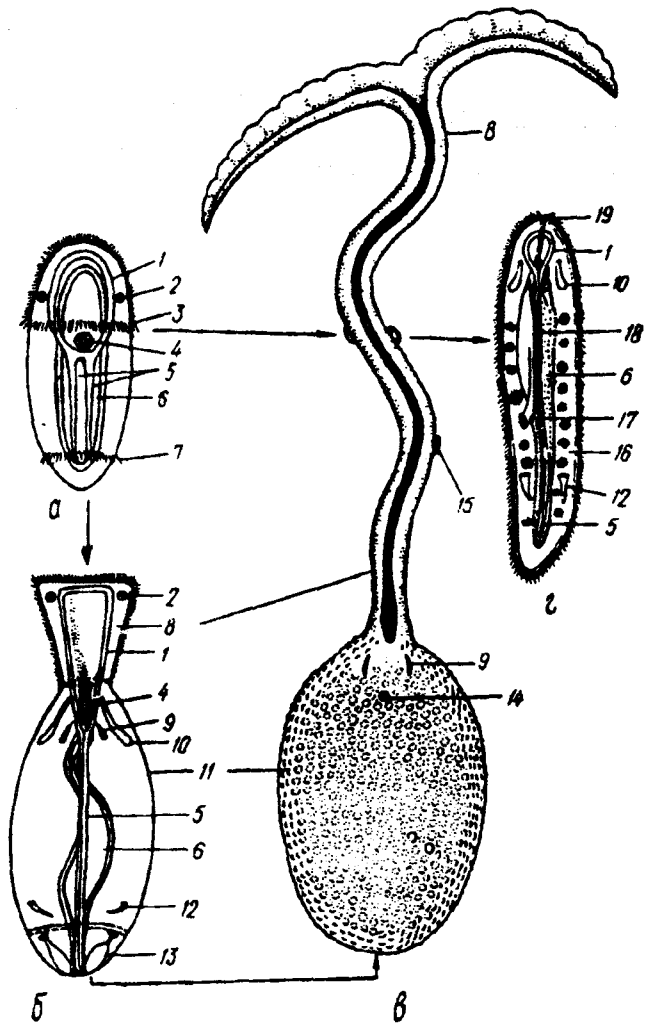


Рис. 44. Метаморфоз та фенотипне визначення статі у *Bonellia viridis*:

а - плаваюча личинка; б - жіноча личинка старшого віку; в - доросла самця; г - самець; 1 - навколороткове нерве кільце; 2 - очі; 3 - прототрох; 4 - передня кишка; 5 - черевний нервовий стовбур; 6 - середня кишка; 7 - анальний віночок війок; 8 - хобот; 9 - щетинки; 10 - протонефрид; 11 - тулуб; 12 - метанефрид; 13 - анальний мішок; 14 - жіночий статевий отвір; 15 - личинка на хоботі самця; 16 - целом із сім'яними клітинами, що розвиваються; 17 - чоловіча статеві лійка; 18 - сім'яна протока; 19 - чоловічий статевий отвір

мальні смужки не сегментуються, вони розростаються, з'єднуються одна з одною, а потім розшаровуються на два листки. Внутрішній огортає кишечник, зовнішній підстилає покриви. Між ними утворюється суцільна порожнина — целом. Після метаморфозу личинка осідає на дно.

Дуже цікавий метаморфоз ехіурид із родини Bonellidae, які, як уже згадувалося, мають карликових самців (рис. 44). Як показали спеціальні дослідження, перетворення личинки бонелід на самця або самицю залежить від умов, за яких воно відбувається. Якщо личинок тримати в акваріумі без дорослих самиць, вони дуже повільно, протягом кількох тижнів, перетворюються на самиць. Останні повільно ростуть, досягаючи статевої зрілості й розмірів 10—12 см лише через рік. Якщо в акваріум із личинками підсадити дорослу самицю, метаморфоз проходить інакше й залежить від того, куди потрапляє личинка: якщо осідає на хобот самиці, то її метаморфоз відбувається протягом доби, й вона перетворюється на самця, який через 4—5 діб стає статевозрілим. Живучи в нефроміксіях самиць, самці запліднюють яйця, що проходять через них. Личинки на самців перетворюються й тоді, коли в акваріум покласти лише хобот самиці або навіть екстракт хоботів. Гадають, що в хоботі самиці міститься речовина типу гормону, що має специфічну дію на личинок. Отже, розвиток бонелід — один із дуже рідкісних випадків серед тварин, коли їхня стать визначається після запліднення яйцеклітини. Але в 10 % випадків розвиток личинок відхиляється від описаного; це дає підстави вважати, що у визначенні статі бере участь і генетичний фактор.

Ехіуриди, за винятком одного пелагіального (пелагіаль — товща води) роду, — бентосні тварини. Багато з них риють в ґрунті ходи різної форми, інші використовують для житла черепашки моллюсків, скелети голкошкірих, тріщини в скелях і т.п. Рухаються ехіуриди завдяки перистальтичній хвилі, що пробігає по тілу тварини. Так само створюється течія води в ходах та в інших укриттях, де мешкають ехіуриди, що забезпечує їх дихання. Дуже часто тварина ховає в субстрат тулуб, а довгим і рухливим хоботом відшукує навколо себе їжу. Хобот часто стає здобиччю різних тварин, але він має здатність регенерувати.

ТИП СИПУНКУЛІДИ (SIPUNCULIDA)

Сипункуліди — морські донні тварини, крім виду *Phascolosoma lugos*, який пристосувався до життя у вологому ґрунті поблизу узбережжя моря. Вони трапляються на різних гли-

бинах — від припливної зони до глибини 5000 м; найбільше видів мешкають на шельфі (прибережній частині дна Світового океану завглибшки до 200 м) тропічних морів. Звичайно вони малорухомі, ховаються в черепашках моллюсків, трубочках сидячих поліхет, щілинах скелету коралових поліпів тощо, або ж прокладають ходи у ґрунті.

Описано понад 300 видів сипункулід. У Чорному морі знайдено лише два види в Прибосфорському регіоні.

Їхнє тіло складається з потовщеного тулуба та видовженого хобота. Є добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Целом не почленований. Рот розташований на кінці хобота. Кишечник петлеподібно вигнутий, анальний отвір — на спинній стороні біля основи хобота. Органи виділення представлені нефроміксіями, кровоносна система відсутня, дихання відбувається через поверхню тіла.

Сипункуліди роздільностатеві, запліднення у них зовнішнє, розвиток з перетворенням, з яйця виходить личинка — трохофора.

До типу Sipunculida належить усього один клас із тією ж назвою.

КЛАС СИПУНКУЛІДИ (SIPUNCULIDA)

Розміри сипункулід становлять від 15 мм до 60 см. Хобот у більшості видів не перевищує довжину тулуба, але він значно вужчий, здатний дуже швидко втягуватись у тулуб і вивертатись назовні. На передньому кінці хобота є ротовий отвір, оточений коротенькими щупальцями, вкритими війчастим епітелієм (рис. 45).

Поверхня тіла (крім щупалець) утворена тоненьким, але досить щільним шаром кутикули, під якою лежить одношаровий епітелій, багатий на шкірні залози. На поверхні хобота часто безладно розташовані або зібрані в правильні кільця гачкоподібні чи шипоподібні вирости. Поверхня тулуба вкрита численними дрібними вип'ячуваннями шкіри, які пов'язані з нервовими клітинами (чутливі утворення), або на них відкриваються протоки шкірних залоз. Забарвлені сипункуліди в жовтуваті або коричневі тони.

М'язовий мішок суцільний, його утворюють три шари м'язів: зовнішній кільцевий, серединний діагональний та внутрішній поздовжній.

Від поздовжнього шару м'язів відокремлюються м'язи-ретрактори хобота, розташовані в порожнині тіла. У різних видів кількість їх різна, наприклад, у *Phascolosoma margaritacea* їх чотири. Ретрактори прикріплюються до стінки тіла біля основи хобота й тягнуться до його переднього кінця, де

кріпляться до особливого мускульного кільця в основі щупалець.

Порожнина тіла — непочленований целом. Він займає весь тулуб і більшу частину хобота. На передньому кінці тулуба від целома відокремлюється кільцевий канал, який сполучається з целомічними каналами щупалець. Це утворення вчені розглядають не як самостійний сегмент, а як

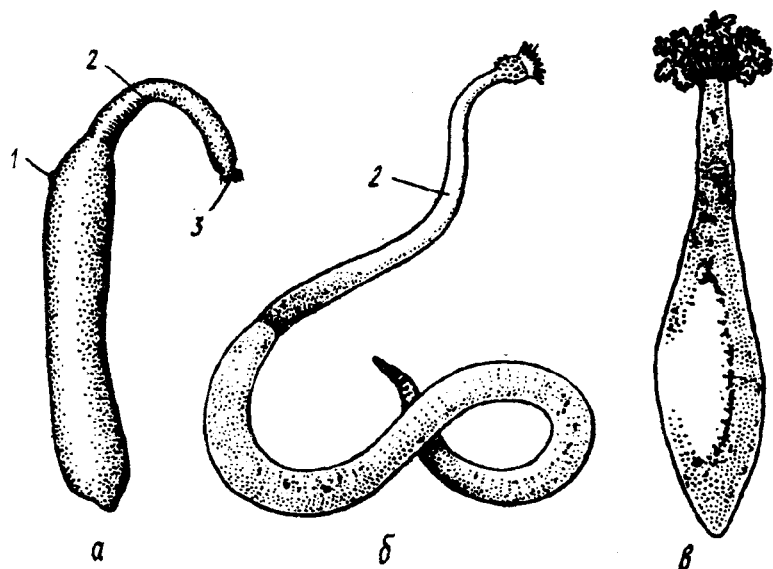


Рис. 45. Сипункуліди:

a — *Phascolosoma margaritacea*; *б* — *Gollingia vulgare*; *в* — *Dendrostomum pyrroides*; 1 — анальний отвір; 2 — хобот; 3 — навколоротові щупальця

відокремлену ділянку загального целома, функціонально пов'язану з гідравлічним способом розправлення навколоротових щупалець. Перитонеальний епітелій укриває зсередини стінки шкірно-м'язового мішка, оточує кишечник, утворюючи мезентерій, а також вистилає кільце і целомічні канали щупалець.

Целомічна рідина бере участь у рухах тварин. Вона переганяється мускулатурою з одного кінця тіла до протилежного, відповідно по поверхні тіла пробігають скорочення типу перистальтичних хвиль, завдяки чому відбувається рух. Скорочення ретракторів хобота спричиняє його швидке вгортання в тулуб, а вивертання здійснюється під тиском целомічної рідини, який створюється скороченням кільцевих м'язів тулуба.

Целомічна рідина має рожеве забарвлення. В ній є різноманітні клітинні елементи. Вона виконує функції гідроскелету, підтримання сталості внутрішнього середовища, транспорту речовин, дихальну та захисну, тобто відіграє роль крові.

Основні типи клітин целомічної рідини (рис. 46) такі:

амебоцити з псевдоподіями, що фагоцитують різні мікроорганізми, нагромаджують тверді продукти метаболізму у вигляді жовтих гранул, які надходять від органів у порожнину тіла, тощо;

гемоцити — плескати клітини, що мають червоний колір через гемеретрин — пігмент, який містить залізо та схожий за будовою на гемоглобін. Їх функція — транспорт кисню;

«*урночки*» — дво- або багатоклітинні утвори.

Вони складаються зі сферичної нерухомої клітини та однієї або кількох плоских війчастих клітин. Виникають з перитонеального епітелія і спочатку прикріплені до нього стебельцем, а згодом відокремлюються й активно плавають у целомічній рідині за допомогою війок. Війчасті клітини виділяють липку речовину, що склеює тверді продукти метаболізму, наповнені включеннями амебоцити, та й самі урночки у клубочки, які згодом виводяться назовні нефроміксіями;

диски, що складаються з багатьох (2—64) нерухомих клітин, розташованих в один шар, утворюючи пластинку (диск), яка не здатна до руху. При пошкодженні стінок кишечника грубою їжею (гострі частки піску тощо) диски транспортуються амебоцитами до ураженого місця і там утворюють своєрідний «пластир» (захисна функція).

Травна система (рис. 47) має вигляд довгої, значно довшої за тіло звивистої трубки, яка починається ротовим отвором на кінці хобота й закінчується анальним отвором у передній третині тіла на спинній стороні. Система складається з ектодермальних передньої (стравохід) та задньої й ентодермальної середньої кишок. Стравохід підвішується до стінки тіла

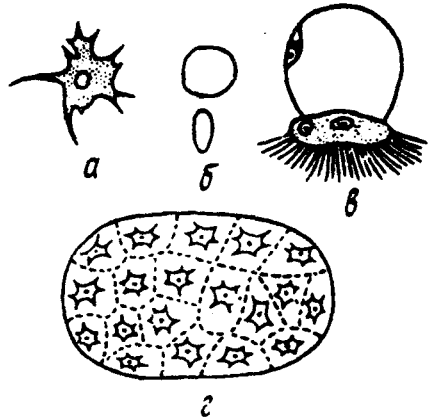


Рис. 46. Формені елементи целомічної рідини *Sipunculus*:

а — амебоцит; *б* — гемоцит з плоскої сторони і у профіль; *в* — двоклітинна урочка; *г* — диск

за допомогою особливого мускулястого тяжа. Середня кишка надзвичайно довга; вона спочатку прямує назад, потім повертає наперед, утворюючи численні петлі, та обвивається навколо особливого підтримуючого м'яза, який прикріплюється до стінки тіла одним кінцем біля анального отвору, а

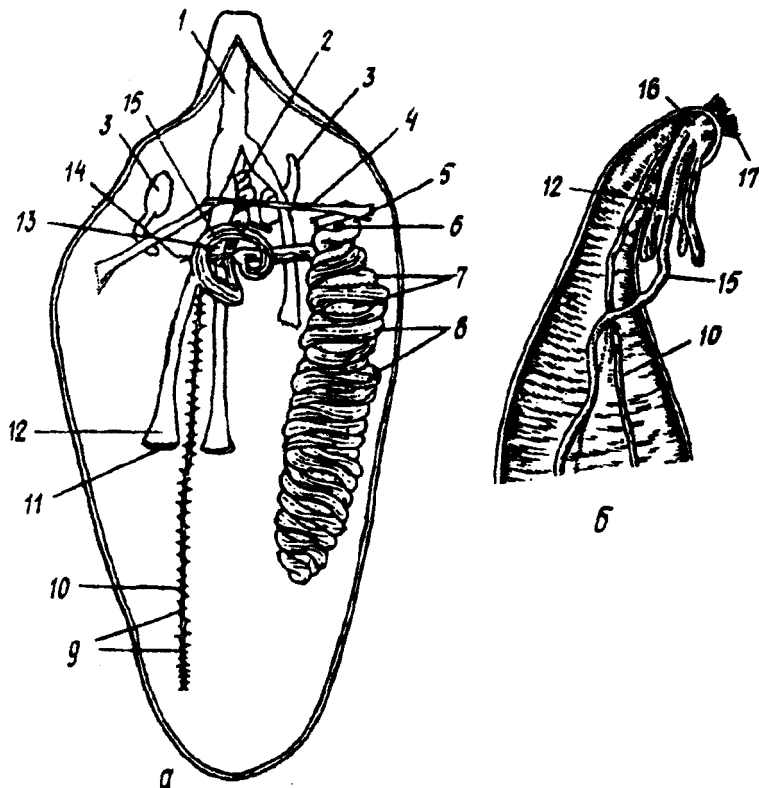


Рис. 47. Внутрішня будова *Phascolosoma margaritacea* (розтин зі спинної сторони):

a - із витягнутим хоботом; *б* - передня частина тіла з вивернутим хоботом; 1 - витягнута частина хобота; 2 - передня частина стравоходу; 3 - нефроміксій; 4 - м'яз, що підтримує задню кишку; 5 - задня кишка; 6 - м'яз, що підтримує середню кишку; 7, 8 - висхідні та низхідні петлі середньої кишки; 9 - нерви; 10 - черевний нервовий стовбур; 11 - гонада; 12 - ретрактор хобота; 13 - мезентерій; 14 - м'яз, що підтримує стравохід; 15 - задня частина стравоходу; 16 - надглотковий ганглій; 17 - щупальця

другим — на задньому полюсі. Задня кишка невелика й також прикріплена до стінок тіла кількома м'язами. Отже, у сипункулід рот і анус зближені, кишечник утворює петлю. Травні ферменти виділяються одноклітинними залозами стінок середньої кишки; великі травні залози відсутні.

Сипункуліди, що ведуть риючий спосіб життя, пропускають через кишечник мул або пісок, перетравлюючи органічні

рештки, що містяться в цих субстратах, різних найпростіших, дрібних рачків та інших дрібних безхребетних. Сипункуліди, які ховаються в різних укриттях, виловлюють навколо себе за допомогою щупалець інфузорії, турбеларії, личинки червів і т.п. Деякі види стають коменсалами інших мешканців моря, особливо голотурій і поліхет.

Видільна система складається з одного — трьох нефроміксій, які, крім продуктів обміну, виводять назовні статеві продукти. Кожен нефроміксій має вигляд витягнутого мішка, що з'єднаний з порожниною тіла лійкоподібним отвором із миготливим епітелієм і назовні відкривається особливим отвором, розташованим перед анальним. У вилученні продуктів обміну беруть участь хлорагогенні клітини, що вкривають поверхню середнього відділу кишечника.

Кровоносна система у сипункулід відсутня, функції крові виконує ціломічна рідина.

Дихання відбувається всією поверхнею тіла, дихальний пігмент міститься, як уже було сказано, у клітинах ціломічної рідини — гемоцитах.

Нервова система складається з невеликого парного надглоткового ганглія (мозку), що лежить над стравоходом, від якого відходять численні нерви до щупалець, навколоротової частини тіла та кишечника. Від мозку відходять конективи, що огинають стравохід і з'єднуються під ним; у цьому місці починається черевний нервовий стовбур, що лежить у порожнині тіла на внутрішній стінці шкірно-м'язового мішка і тягнеться до кінця тулуба; він не має гангліїв. Нервові клітини розподіляються вдовж усього стовбура.

Органи чуття розвинені слабо. Чутливі сенсори розкидані по всій поверхні тіла, найбільше вони сконцентровані на щупальцях. На передньому кінці хобота є пара так званих потиличних органів — особливих сосочків, укритих чутливим миготливим епітелієм. Це, очевидно, органи хімічного чуття.

Сипункуліди — роздільностатеві тварини. Парні гонади у вигляді складчастих валиків виникають із перитонеального епітелія й розташовані біля основ м'язів-ретракторів хобота на черевній стороні середньої частини тулуба. Вже на ранніх стадіях розвитку статеві клітини потрапляють у порожнину тіла, там дозрівають і через нефроміксії виходять назовні, де й відбувається запліднення. Дробіння яйця спіральне, детерміноване.

Трохофора (рис. 48) має тім'яну пластинку з довгими війками, пару вічок поблизу неї, два віночки війок — прототрох та метатрох, між ними — ротовий отвір, що веде в зачаток передньої кишки. Середня кишка спочатку має ви-

гляд суцільного зачатка, без порожнини. Анальний отвір і задня кишка виникають пізніше на спинній стороні тіла, під метатрохом. Пара мезодермальних смужок непосегментована.

Трохофори ведуть планктонний спосіб життя, що зумовлює розповсюдження тварин морськими течіями. У цей період личинки не живляться, а існують за рахунок запасів жовтка.

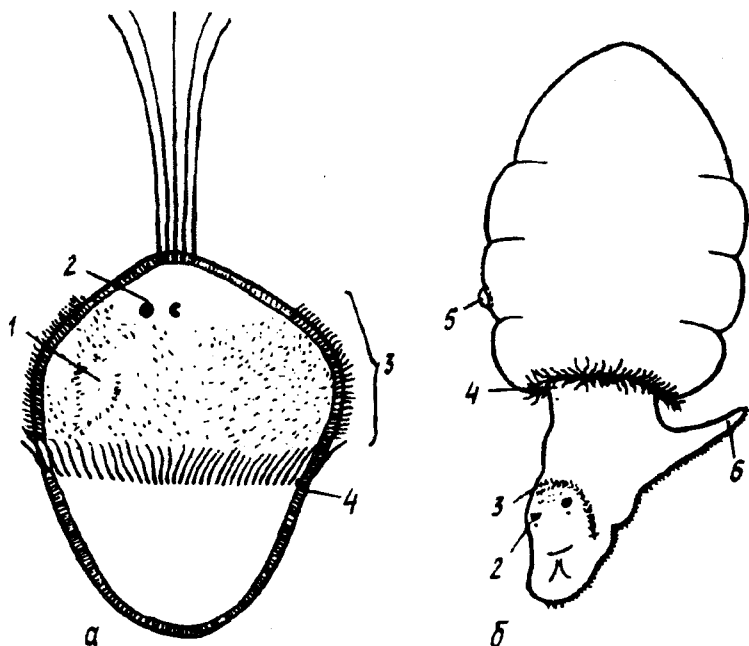


Рис. 48. Личинкові стадії Sipunculida:

а - плаваюча трохофора *Phascolosoma vulgare*; б - плаваюча пелагосфера *Sipunculus polymyotus*;
1 - рот; 2 - очі; 3 - прототрох; 4 - метатрох; 5 - анус; 6 - підшва

Метаморфоз супроводжується нерівномірним ростом трохофори в довжину. Сильно розростається задня її частина, в результаті чого анальний отвір опиняється поблизу переднього кінця, а кишка, розростаючись, утворює петлю. Мезодермальні смужки не сегментуються, а розширюються на два листки: один із них огортає кишечник і утворює мезентерій, другий підстилає шкірно-м'язовий мішок. У такий спосіб виникає непочленований целом. Перетинка між тулубною та щупальцевою ділянками целома утворюється пізніше, коли личинка перетворюється на дорослу особину. Наприкінці метаморфозу личинкові органи (пояси в'їчас-

того епітелію, вічка тощо) руйнуються, личинка опускається на дно і починає повзати по субстрату.

У деяких видів, наприклад *Sipunculus polymyotus*, личинки мають на передньому кінці спеціальну вкриту війками лопать — підошву (рис. 48, б). Такі личинки можуть і плавати, і повзати. Пізніше цей утвір зникає.

В Індонезії туземці як делікатес використовують у їжу висушені сипункуліди виду *Sipunculus edulis*.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (ARTHROPODA)

Членистоногі — найбагатший видами тип тваринного світу. Описано понад 1,5 млн видів членистоногих, проте реальне число сучасних видів, на думку вчених, сягає 3—5 млн.

Членистоногі опанували всі середовища існування в межах біосфери і поряд із деякими хребетними набули здатності до активного польоту (більшість комах). Життєві форми, типи живлення, адаптації до навколишнього середовища у них надзвичайно різноманітні. Важко знайти такі місця, де б не було членистоногих. Вони живуть у всіх морях та океанах — і в товщі води, і на дні, і у ґрунті на різних глибинах; мешкають у всіляких прісних водоймах; багато груп членистоногих пристосувалися до життя на суші. Пронизаний корінням рослин шар ґрунту, поверхня ґрунту, тканини рослин також рясно заселені членистоногими. Багато видів членистоногих — паразити тварин. За характером живлення це рослиноїдні, хижі, сапрофаги, паразити. Немає на земній кулі жодного виду природної органічної речовини, яку б не споживали членистоногі.

Членистоногі мають багато спільного з кільчастими червами, особливо з поліхетами. Ще Ж. Кюв'є — видатний учений минулого століття — об'єднував цих тварин у тип Почленовані — *Articulata*. Проте через ряд ароморфозів членистоногі досягли вищого ступеня диференціації тканин та органів, перш за все нервової системи й органів чуття; деякі групи мають складну поведінку, яка виявляється в піклуванні про потомство, здатності до складної будівельної діяльності, суспільному житті й навіть мові (наприклад, у вищих перетинчастокрилих).

Як і кільчаки, членистоногі — метамерні тварини. Їхнє тіло складається з ряду сегментів, проте метамерія членистоногих різко гетерономна. Групи подібних сегментів об'єднуються у відділи тіла — тагми. Найчастіше виділяються три тагми: голова, груди, черевце. У павукоподібних голова злита

з грудьми в єдину тагму — головогруді; у трилобітів і багатоніжок є всього дві тагми — голова і тулуб. Особливе значення має процес цефалізації — утворення голови — тагми, де сконцентровані органи чуття (вусики, очі) та первинної переробки їжі (ротовий апарат).

Голова складається з головної лопаті, або *акрона*, та кількох передніх сегментів. На думку більшості вчених, акрон гомологічний простоміуму кільчастих червів. Що ж до кількості сегментів голови, то тут єдиної думки немає. За різними даними, голова членистоногих має від 4 до 8 і навіть більше сегментів; останнім часом вважають, що їх 6. Кількість сегментів, котрі входять до складу грудей і черевця, яке закінчується анальною лопаттю, або *тельсоном* (гомолог пігідія), різко коливається, проте в межах типу спостерігається тенденція до стабілізації та зменшення їх кількості.

У результаті тагматизації об'єднується і внутрішній вміст сегментів; одні органи розростаються за рахунок інших рівноцінних органів. Зокрема, спостерігається концентрація гангліїв нервової системи в головний мозок.

Характерною ознакою членистоногих, від якої походить назва типу, є будова їхніх кінцівок. Вони складаються з окремих члеників, що рухомо з'єднані між собою суглобами, утворюючи багатоколінні важелі, здатні до складних і точних рухів. Відповідно до тагматизації тіла членистоногих відбулася й спеціалізація їхніх кінцівок. На голові знаходяться кінцівки, що виконують чутливу функцію — антени (одна або дві пари), решта кілька пар кінцівок перетворилися на ротові органи, що беруть участь у захопленні, утриманні та подрібненні їжі (верхні та нижні щелепи або хеліцери та частково педипальпи). Кінцівки грудної тагми виконують в основному локомоторну функцію (плавання, повзання, ходіння, бігання, стрибання), хоча до цих функцій іноді додаються й інші (дихальна, чутлива). Кінцівки черевця у багатьох груп редуковані. Лише у трилобітів і деяких ракоподібних (клас *Malacostraca*) вони призначені для плавання; одна-дві пари черевних кінцівок часто спеціалізуються як статеві, що призначені для запліднення та розмноження.

У найбільш повному вигляді кінцівка членистоногого складається з основної частини (*протоподит*), від якої відходять дві гілки: зовнішня (*екзоподит*) та внутрішня (*ендоподит*), крім того, у водяних форм є зябровий відросток (*епіподит*). У первинно водяних членистоногих (наприклад, ракоподібних) деякі кінцівки зберігають двогіллясту будову; в більшості ж кінцівок одна з гілок редукується, і вони стають одногіллястими (наприклад, ноги у трахейнодишних).

Важливою особливістю членистоногих, яка відрізняє їх від кільчастих червів і обумовлює основні риси їх організації, є наявність твердої кутикули, що виконує не тільки захисну функцію, а є також зовнішнім скелетом (екзоскелетом), до якого прикріплюються м'язи.

До складу кутикули входять білки, амінокислоти, ліпіди, глікопротеїди, феноли, пігменти, вода (до 40 %). Проте найбільш характерним компонентом кутикули членистоногих є *хітин*. Це високомолекулярний полісахарид, мономером якого є глюкоза. Він нагадує глікоген або целюлозу, але на відміну від цих сполук кожна молекула мономера через групу NH зв'язана з ацетильною групою $O=C-CH_3$. Його хімічна назва — полі-N-ацетил-d-глюкозамін. Хітин — міцна й хімічно стійка речовина. Справжній хітин мають лише членистоногі, а інші тварини (деякі поліхети, молоски, гідроїди тощо) та гриби містять *хітиноїди* — речовини, близькі до хітину, але дещо відмінні за своїм хімічним складом і структурною будовою. У членистоногих хітин представлений не в чистому вигляді, а як сполука з білком *артроподином* (насправді це кілька білків), який з хітином утворює нерозчинний комплекс. Другий характерний білок кутикули — *резилін* — схожий на каучук, дуже еластичний і зосереджений у тих місцях кутикули, де необхідна гнучкість скелета. Молекули хітину мають волокнисту структуру, що надає кутикулі еластичності, гнучкості та міцності. У кутикулі різних членистоногих хітин становить від 1 до 90 % сухої маси всієї кутикули. Твердість кутикули зумовлюється затвердінням її білків, що перетворюються на особливо міцні склеротини. Процес склеротизації дуже схожий на дубіння шкіри під впливом особливих дубильних речовин.

У кутикулі членистоногих є ділянки, вкриті товстою, твердою кутикулою, нездатною до розтягнення (*склерити*), і м'якою, еластичною, розтяжною (*мембрани*). Чергування цих ділянок і зумовлює рухливість тіла та його придатків. Найчастіше в кожному сегменті (крім головних) є чотири склерити: спинний (*тергіт*), черевний (*стерніт*) та пара бічних (*плейрити*), з'єднані рухомо еластичними мембранами. У кінцівках членики вкриті твердою кутикулою, а зчленування — мембраною, що дозволяє їм рухатися один відносно іншого. Існує ще й внутрішній скелет — вирости склеритів усередину тіла. До них кріпляться м'язи. Кутикула не тільки вкриває все тіло членистоногого, а й вистилає передню та задню кишки, а також трахеї у трахейнодишних.

Морфологічно в кутикулі можна виділити кілька шарів, що різняться тонкою будовою та хімічним складом. У різних класах членистоногих ці шари мають різні назви, проте най-

частіше виділяють зовнішній шар — *епікутикулу* та внутрішній — *прокутикулу*, яка складається з *екзокутикули* та *ендокутикули*. Під ендокутикулою лежать клітини гіподерми. Епікутикулу мають в основному наземні членистоногі. Вона зумовлює непроникність покривів членистоногих для води. Кожен шар кутикули має неоднорідну будову і складається, в свою чергу, з кількох шарів. Уся товща ендо- та екзокутикули пронизана численними поровими каналцями, куди заходять відростки гіподермальних клітин.

Мускулатура членистоногих не утворює суцільного м'язового мішка, а представлена окремими пучками, що з'єднують між собою рухливі ділянки кутикулярного скелета — склерити, або членики кінцівок. Мускульні пучки прикріплюються до внутрішніх виростів кутикули, що, як уже зазначалося, виконує функцію екзоскелета. У членистоногих виникає новий тип руху — з опорою на зовнішній скелет, а не на шкірно-м'язовий мішок, як у черв'я. Майже вся мускулатура членистоногих, за винятком деяких м'язів внутрішніх органів, поперечносмугаста. Це надає їм певної переваги, оскільки поперечносмугасті м'язи скорочуються швидше, ніж гладенькі. Завдяки такій будові локомоторного апарату членистоногі здатні до дуже швидких (відносно їхніх розмірів) і різноманітних рухів, а деякі з них (більшість комах) — і до польоту.

Порожнина тіла членистоногих змішана. Під час ембріонального розвитку в них, як і в кільчастих черв'я, закладаються парні целомічні мішки, що мають метамерну будову. Пізніше стінки целомічних мішків руйнуються, розпадаючись на окремі клітини, а целомічні порожнини зливаються із залишками первинної порожнини тіла, утворюючи змішану порожнину тіла — *міксоцель*, що не має власної клітинної вистилки. Це система лакунарних або щілиноподібних порожнин між внутрішніми органами. Із мезодермальних клітин стінок целомічних мішків згодом утворюються мускулатура, клітини крові, жирове тіло та інші мезодермальні утвори. Дорослі членистоногі не мають целома, лише в деяких із них залишаються його рудименти — *антенальні* та *максиллярні залози* ракоподібних, *коксальні залози* павукоподібних і деякі інші утворення. У міксоцелі циркулює рідина, що зветься *гемолімфою*. Вона є одночасно і порожнинною рідиною, і кров'ю.

Травна система членистоногих складається з трьох відділів: ектодермальної передньої, ентодермальної середньої та ектодермальної задньої кишки. Кожен із цих відділів, у свою чергу, диференціюється залежно від типу живлення. Характерною рисою травного тракту членистоногих, яка відрізняє

їх від інших типів тварин, є перетворення кінцівок передніх сегментів тіла на ротові, призначені для утримання й механічної переробки їжі. У ряді випадків додатково до ротового апарата в передній кишці є особливий відділ для механічної обробки їжі (жувальний шлунок *Malacostraca* або м'язовий шлунок комах). Часто передня кишка служить і для тимчасового зберігання їжі — воло метеликів, бджіл. У більшості наземних членистоногих до передньої кишки відкриваються слинні залози. У середній кишці з'являються різноманітні вирости, що збільшують її поверхню (печінкові вирости ракоподібних та павукоподібних, пілоричні придатки комах).

У середній кишці та її придатках відбуваються основні процеси травлення та всмоктування. Задня кишка, особливо в наземних членистоногих, також диференціюється на відділи, що виконують різні функції; найважливішою серед них є всмоктування води з екскрементів і повернення її в гемолімфу. Це необхідно для збереження води в організмі. Функцією кишечника наземних членистоногих є також осморегуляція та видалення з організму продуктів дисиміляції, для чого призначені спеціальні трубчасті вирости задньої ділянки середньої кишки (у павукоподібних) або передньої частини задньої кишки (у комах та багатоніжок) — мальпігієві судини.

Видільна система первинноводяних форм (ракоподібні, мечохвости) представлена видозміненими парними целомодуктами, які мають різні назви залежно від їх розміщення (антенальні, максиллярні, коксальні залози) і функціонують подібно до нефридіїв кільчастих черв'яків. У наземних членистоногих замість них цю функцію виконують мальпігієві судини разом із заднім відділом кишечника, в який вони відкриваються. Мальпігієві судини всмоктують розчинені у воді продукти обміну, переробляючи їх у нерозчинні речовини, а в задній кишці відбувається зворотне всмоктування води і деяких корисних речовин та повернення їх у порожнину рідини.

Кровоносна система членистоногих, на відміну від кільчастих черв'яків, незамкнена і частково редукована. У ній залишаються лише головні судини — спинна, іноді черевна та деякі бічні, але вона зовсім не має капілярів та дрібних судин. Зате з'являється центральний пульсуючий орган — серце. Усі великі судини — це артерії, вони відкриваються безпосередньо в порожнину тіла. В ній і в кровоносних судинах циркулює одна й та сама рідина — гемолімфа, яка омиває внутрішні органи.

Органи дихання членистоногих різноманітні. Дуже дрібні членистоногі, які мають тонкі покриви й живуть у воді або в

дуже вологих місцях, можуть дихати всією поверхнею тіла. Більші членистоногі з товстою кутикулою мають спеціальні органи дихання, поверхня яких укрита тонкою кутикулою, через яку відбувається газообмін. У водних членистоногих органами дихання є зябра. Найчастіше це видозмінені кінцівки або їхні частини (епіподити). У наземних членистоногих органами дихання є легеневі мішки, які також вважають видозміненими кінцівками (у павукоподібних), та трахеї (у частини павукоподібних, багатоніжок і комах). Легеневі мішки — це глибокі мішкоподібні вп'ячування зі складчастими стінками, що відкриваються назовні вузькими щілинами. Трахеї — тонкі, найчастіше розгалужені трубочки, що відкриваються назовні маленькими отворами, а всередині тіла обплітають усі внутрішні органи, доносячи кисень навіть до окремих клітин.

Нервова система членистоногих побудована так само, як і в кільчаків, і складається з надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив і черевного нервового ланцюжка. Будова надглоткового ганглія дуже складна. Він має три відділи: передній (протоцеребрум), середній (дейтоцеребрум) та задній мозок (тритоцеребрум). Найскладнішу будову має протоцеребрум. Головний мозок обробляє інформацію, що надходить до нього від органів чуття, і керує поведінкою тварини. У черевному нервовому ланцюжку часто спостерігається концентрація гангліїв і утворення більш складних гангліїв. У деяких випадках усі ганглії зливаються в єдиний синганглій, як у краба або кімнатної мухи.

Більшість членистоногих мають добре розвинені органи чуття (дотику, хімічного чуття, рівноваги, зору). Очі членистоногих бувають двох типів — прості, що мають одну лінзу, й складні, або фасеткові, до складу яких входить велика кількість, інколи кілька тисяч, вічок, або оматидіїв, що щільно прилягають одне до одного. Кожен оматидій сприймає тільки одну точку предмета, що знаходиться перед ним, у результаті чого фасеткове око дає зображення, що складається з безлічі окремих точок, тобто мозаїчне. Фасеткові очі характерні для мечохвостів, більшості ракоподібних і комах, а також для викопних трилобітів.

Тверда кутикула членистоногих нечутлива до подразнень, тому чуття дотику та хімічне чуття в них приурочене до певних ділянок покриву, де кутикула тонка або має отвори. У членистоногих із тонкою кутикулою, наприклад у гусені або в тонких ділянках покриву інших членистоногих, дотик здійснюється за допомогою чутливих нервових клітин із вільними закінченнями під кутикулою, які сприймають будь-яке

торкання та деформацію кутикули. На твердих ділянках покриву дотик здійснюється за допомогою дотичних сенсил (рис. 49). Така сенсила складається з кутикулярного порожнистого волоска (щетинки), рухомо зчленованого з кутикулою за допомогою тонкої мембрани. Під волоском пролягає канал, що пронизує товщу кутикули. Через цей канал проходить чутливий відросток нервової клітини, який прикріплюється до основи волоска. При найменшому дотику до

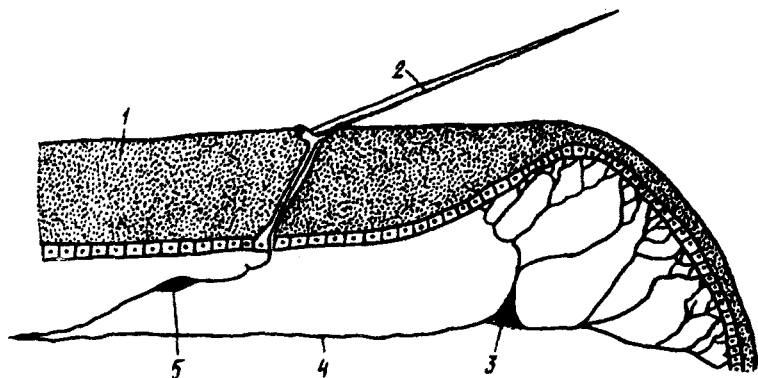


Рис. 49. Дотикові закінчення членистоногих:

1 - кутикула склериту; 2 - волосок; 3 - чутлива клітина з численними закінченнями на тонкій кутикулі зчленованої мембрани; 4 - її центральний відросток; 5 - чутлива клітина при основі волоска

волоска він відхиляється, зчленовна мембрана деформується і подразнює чутливий відросток нервової клітини. Крім чутливого нейрона, кожна сенсила має ще дві клітини, що беруть участь в її утворенні. Дотичні сенсили розкидані по всьому тілі членистоногого, але найбільше їх на антенах, ногах, границях сегментів та члеників ніг. За таким самим принципом побудовані й сенсили, що забезпечують хімічне чуття (рецептори нюху та смаку), але їхня кутикулярна частина може мати різноманітну будову. Обов'язковою для хеморецепторів є наявність тоненьких пор у кутикулярній частині сенсили, через які можуть проходити молекули речовин і контактувати з відростками чутливих нейронів.

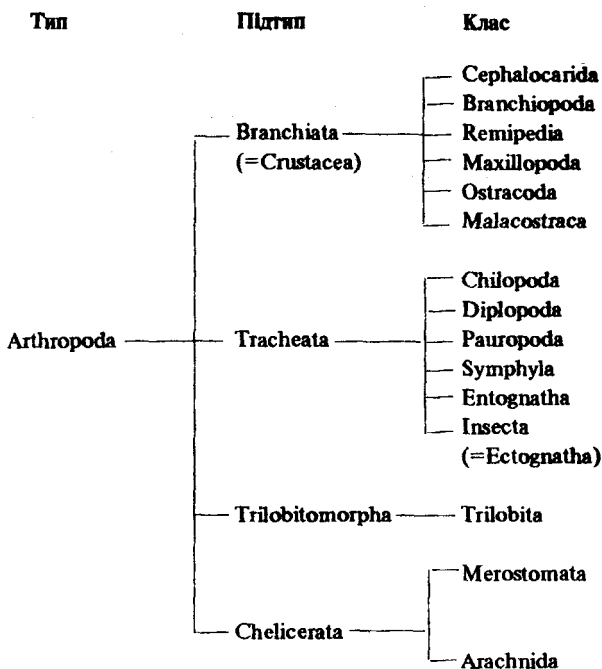
Членистоногі розмножуються лише статевим шляхом. Більшість їх — роздільностатеві, хоча відомі й гермафродити. Часто присутній виразний статевий диморфізм — зовнішня відмінність самиць і самців. Будова статевої системи в різних групах різна, і розглядатиметься у відповідних розділах. Запліднення внутрішнє або сперматофорне — за допомогою одягнених оболонкою пакетів сперми (сперматофорів), які самець вводить у статеві отвори самиці чи підвішує до них.

Для членистоногих характерний особливий тип розвитку. Їхні яйця дуже багаті на жовток, який оточує ядро яйцеклітини. Тому дробіння в них поверхнєве й неповне. Воно зосереджене на певній ділянці поверхні яйця, що зветься *зародковою смужкою*. Членистоногим характерна *ембріонізація розвитку*: ранні етапи його проходять під захистом оболонки яйця. Це явище має захисний характер, оскільки ранні стадії розвитку найбільш уразливі, вони ще не мають захисних пристосувань. Отже, трохофора у членистоногих відсутня, з яйця виходить більш пізня личинка, тіло якої вже складається з кількох сегментів. Якщо після цього продовжується утворення нових сегментів, то такий тип розвитку зветься *анаморфозом*; якщо ж тварина вилуплюється з яйця з повним числом сегментів — *епіморфозом*. У деяких членистоногих розвиток прямий: з яйця виходить цілком сформована особина, але меншого розміру.

Ріст і зміна форми тіла членистоногих утруднюються через щільну нерозтяжну кутикулу, тому їх постембріональний розвиток супроводжується періодичними линяннями, коли стара кутикула скидається і замінюється новою. У той короткий період, коли нова кутикула м'яка, збільшуються розміри тіла. Линяння здійснюються під контролем нейро-ендокринної системи.

Як видно, за будовою основних систем органів членистоногі дуже близькі до кільчастих червів, проте відрізняються від останніх перш за все розвитком хітинової кутикули, яка стає у них зовнішнім скелетом. Цим зумовлюються основні перебудови вихідного типу організації, який членистоногі успадкували від своїх стародавніх предків, близьких до поліхет. У них змінився характер руху; при цьому цілком утратив опорну роль, зберігши транспортну функцію. Целомічні мішки розпались, виникла змішана порожнина тіла — міксоцель. Паралельно з цим кровоносна система стала незамкненою і сполучається з міксоцелем. Розпався шкірно-м'язовий мішок, який у кільчаків забезпечує перистальтичний рух. Замість нього з'явилася нова система руху, що складається з пучкової мускулатури і важільних членистих кінцівок. Диференціація кінцівок для виконання різних функцій призвела до об'єднання груп сегментів у тагми. У результаті розвитку товстої, непридатної для здійснення газообміну, кутикули виникли спеціальні органи дихання.

Тип Членистоногі поділяється на чотири підтипи: Зябродишні, або Ракоподібні (*Branchiata*, або *Crustacea*), Трахейнодишні (*Tracheata*), Трилобітоподібні (*Trilobitomorpha*) та Хеліцерові (*Chelicerata*).



ПІДТИП ЗЯБРОДИШНІ, АБО РАКОПОДІБНІ (BRANCHIATA, АБО CRUSTACEA)*

До цього підтипу належать організми, що найбільш повно освоїли водне середовище: вони зустрічаються в пересихаючих калюжах, прісних і морських водоймах, заселяючи всю товщу води, від глибоководних морських западин до гіпонейстона (поверхневої плівки води). Більшість із них — вільноживучі, рухливі тварини, серед них є й сидячі, прикріплені до субстрату види, а також паразити інших водяних тварин. Невелика група ракоподібних перейшла до наземного існування. Описано понад 40 тис. видів.

Розміри ракоподібних коливаються від часток міліметра до 80 см. Для ракоподібних характерна велика різноманітність у зовнішній будові тіла й кінцівок, тоді як внутрішня організація досить однотипна, хоч у представників різних

* Автори вдячні доктору біологічних наук, професору В. І. Монченку за цінні поради та допомогу.

класів є певні відмінності. Загальну схему будови ракоподібних показано на рис. 50.

Тіло ракоподібних сегментоване. Кількість сегментів коливається в широких межах. Тіло поділене на три тагми — головну, грудну та черевну. Сегменти кожної тагми можуть бути чітко відмежовані один від одного або так чи інакше злиті. Іноді сегменти грудного відділу на черевній стороні чітко відмежовані, а на спинній утворюється загальний спинний щит (карапакс), що прикриває частину тіла у вигляді пласкої або двосхилої покрівлі. Між окремими тагмами сегменти розподіляються так.

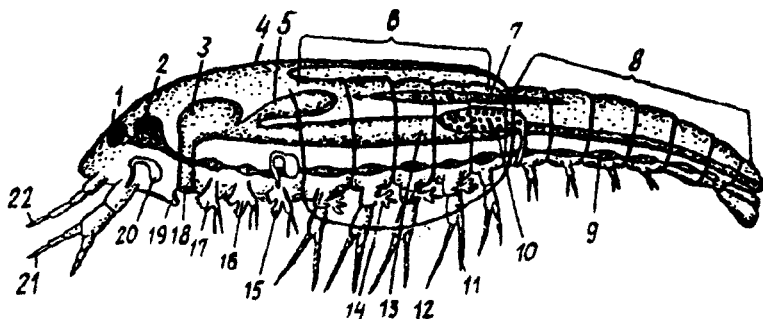


Рис. 50. Схема організації ракоподібних:

1 - парні фасеткові очі; 2 - мозок; 3 - передня кишка; 4 - голова; 5 - печінка; 6 - грудна тагма; 7 - серце; 8 - черевце; 9 - черевний нервовий ланцюжок; 10 - гонада; 11 - екзоподит; 12 - ендоподит; 13 - середня кишка; 14 - епіподит; 15 - друга максила; 16 - перша максила; 17 - мандибула; 18 - рот; 19 - верхня губа; 20 - антенальні залози; 21 - другі антени; 22 - перші антени (антенули)

До складу голови входять акрон і кілька сегментів. Сегментарний склад голови ракоподібних, як і інших членистоногих, різними дослідниками визначається в чотири—вісім сегментів, тому й належність її придатків до того чи іншого сегмента дискусійна. Наприклад, перші антени одні вважають придатками акрону, інші — I, II або навіть III сегмента.

Груди і черевце представників більшості класів ракоподібних мають різну кількість сегментів, крім видів класу Malacostraca, в яких до складу грудної тагми постійно входять вісім, а черевної — шість—сім сегментів. Черевце, як правило, закінчується анальною лопаттю (тельсоном), на якій часто є пара придатків (фурка, або вилка).

Часто поділ на три тагми порушується. Наприклад, іноді до складу голови входить лише її частина, що несе антенули та антени, тоді ми говоримо про *протоцефалон*. При цьому щелепні сегменти можуть залишатися вільними або об'єднуватися з грудними, утворюючи нову тагму — *щелепогруді* (*ганнаторакс*). Навпаки, у багатьох форм процес цефалізації

охоплює не тільки сегменти голови, а й один—два передні грудні сегменти, утворюється тагма, що зветься *синцефалом*. Інколи голова й усі грудні сегменти зливаються в *головогруди*, або *цефалоторакс*.

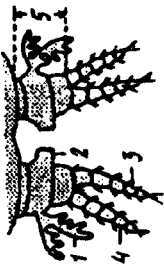
У деяких ракоподібних кілька задніх сегментів черевця зливаються з тельсоном, утворюючи так званий *плеотельсон*.

Кінцівки різних тагм і сегментів тіла мають різну будову та функції, та все ж можна охарактеризувати загальний план їх будови (рис. 51). Кожна кінцівка складається з основної частини — *протоподита*, що має один—три членики, від неї відходить двогілляста частина — *телоподит*. Зовнішня гілка — *екзоподит* та внутрішня — *ендоподит* мають різну, часто велику, кількість члеників. У багатьох ракоподібних на певних сегментах тіла від протоподита відходять також один-два дихальні відростки — *епіподити*, що виконують функцію шкірних зябер.

Кінцівки голови представлені п'ятьма парами. Перші з них — *антенули* (*антени I*), як правило, одnogіллясті, й лише у представників класу Malacostraca розщеплюються на дві й навіть три гілки. Найчастіше антенули функціонують як органи чуття (дотику, нюху), хоч іноді можуть брати на себе й плавальну функцію або ставати органами прикріплення. Друга пара кінцівок — *антени* (*антени II*) — типово двогіллясті, але нерідко одна з гілок редукується. Так, у всім відомого річкового рака ендopодит антен утворює довгий членистий «бич», тоді як екзopодит має вигляд короткої пластинки. Третя пара кінцівок — *жувальця*, або *мандибули*, відіграє головну роль при подрібненні їжі. Мандибули тільки у личинок (наупліус) двогіллясті; у більшості дорослих форм телоподит майже повністю зникає, протоподит утворює жуйну лопать і перетворюється на масивну зазубрену верхню щелепу. Наступні дві пари кінцівок — *нижні щелени*, або *максилу*, — багаточленисті, з нижнім телоподитом; членики протоподиту мають спеціальні жуйні відростки.

Грудні кінцівки або всі однакові, або передні (1—3 пари) видозмінюються в ногощелепи. Вони втрачають рухову функцію й беруть участь у захопленні та подрібненні їжі. Грудні кінцівки часто бувають двогіллястими, але нерідко одна з гілок (як звичайно, екзopодит) цілком або частково редукується. Функція грудних кінцівок здебільшого локомоторна (плавальна, ходильна) або хапальна, дихальна тощо.

Черевні кінцівки є тільки у Malacostraca. Вони, як правило, двогіллясті; виконують найчастіше не рухову, а інші функції: дихальну, органів копуляції тощо, але остання пара черевних кінцівок багатьох десятиногих раків перетворюється на потужні плавальні пластинки.



a

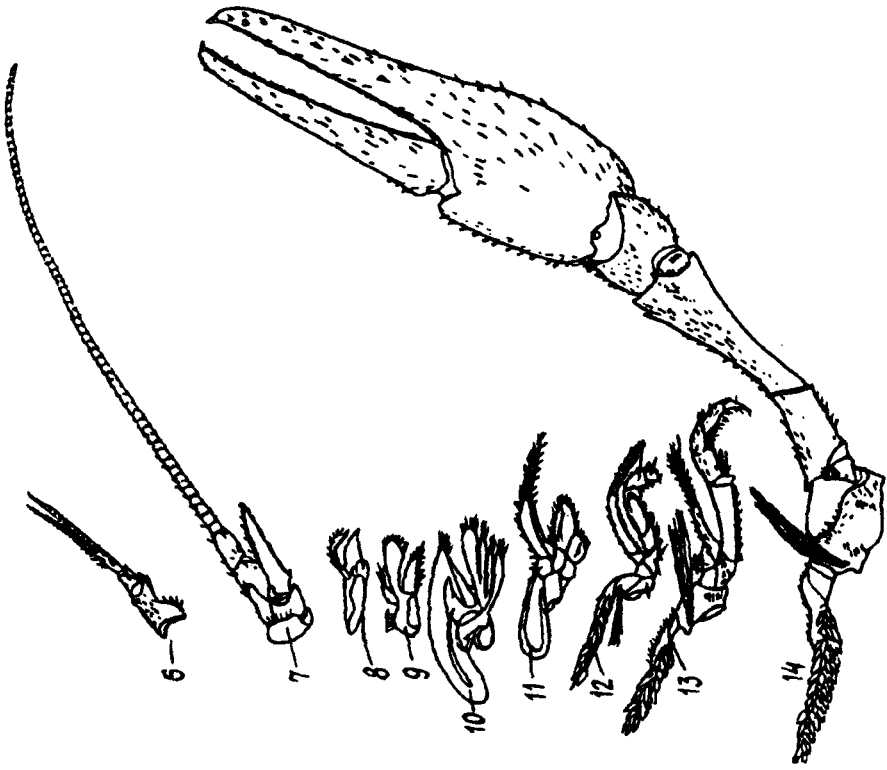
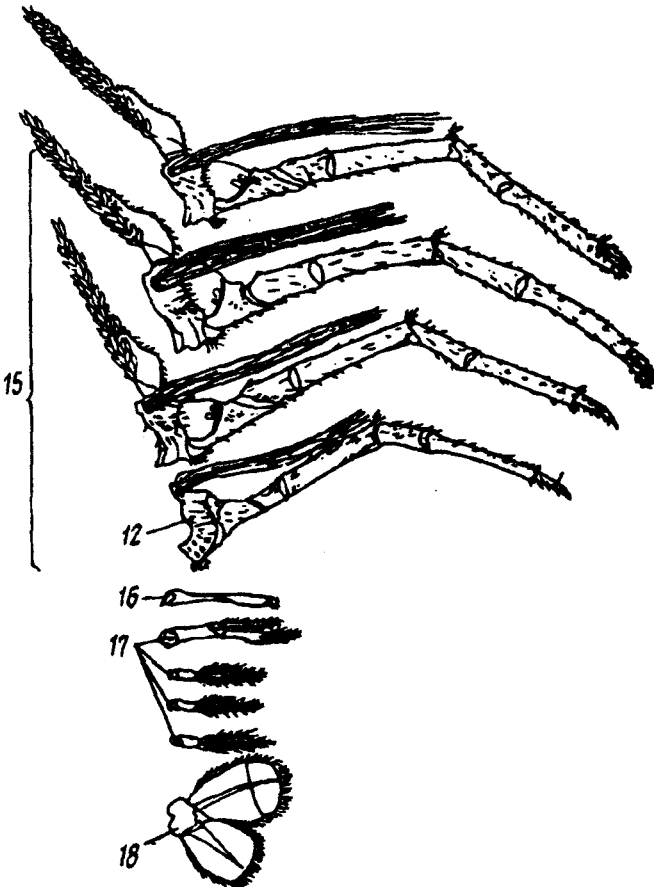


Рис. 51. Кінцівки ракоподібних:

a - схема будови; *b* - *Nebalia*; *c* - *Susjora*; *d* - *Atyasia 1* - екзоподит; *2* - жувальний відросток; *3* - ендоподит; *4* - екзоподит; *5* - протоподит; *6* - антена I (антенула); *7* - антена II; *8* - мандибула; *9* - максил I; *10* - максил II; *11-13* - ногощелепи; *14-15* - ходильні ноги; *16-18* - черевні ноги (*16* - копулятивна, *18* - плавальні уростода)



У деяких паразитичних раків кінцівки втрачають членистість або, в дорослому стані, зовсім зникають (*Sacculina*).

Зовні тіло ракоподібних укрите кутикулою, в якій, на відміну від інших членистоногих, відсутній водонепроникний шар епікутикули, й тому на суші через їхні покриви вільно випаровується вода. Пігменти, що обумовлюють забарвлення, розташовані у відносно тоненькій екзокутикулі. Ендокутикула порівняно товста (рис. 52). У багатьох дрібних

ракоподібних покриви порівняно м'які й прозорі; в інших — зовнішні шари ендокутикули просякнуті вуглекислим кальцієм, що перетворює кутикулу на твердий панцир. У багатьох ракоподібних кутикула утворює вирости — нерухомі або рухомо зчленовані шипи, щетинки та волоски, часто химерної пірчастої форми. Особливого розвитку вони набувають у плаваючих форм, де призначені для збільшення поверхні тіла.

Під кутикулою залягає шар гіподерми, яка здебільшого складається

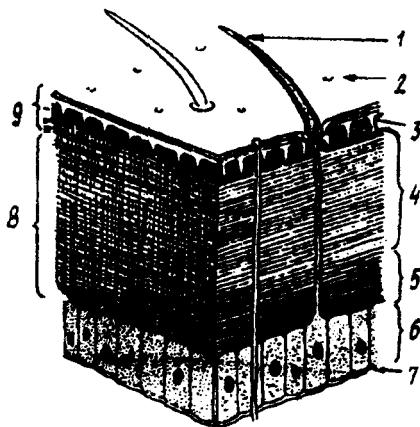


Рис. 52. Схема будови покривів ракоподібних:

1 — щетинка; 2 — отвір порового каналця; 3 — пігментний шар; 4 — вапняковий шар; 5 — невапняковий шар; 6 — гіподерма; 7 — базальна мембрана; 8 — ендокутикула; 9 — екзокутикула

з добре відмежованих одна від одної клітин.

Порожнина тіла, як і в інших членистоногих, мішана — міксоцель, що не має власної вистилки. У ній циркулює рідина — гемолімфа, яка водночас виконує й функції крові.

Мускулатура ракоподібних, як і всіх членистоногих, складається з поперечносмугастих волокон. Вона не утворює суцільного м'язового мішка, а представлена окремими групами м'язів, які прикріплюються кінцями до різних ділянок зовнішнього скелета, в тому числі і його внутрішніх виростів у вигляді гребенів та перекладин, які називаються *апофізами*. Найчастіше один кінець м'яза прикріплюється зсередини до стінки одного сегмента тіла або членика кінцівки, а інший — до стінки другого. Особливо потужні м'язи підходять до мандибул. У форм із двостулковим карапаксом є особливий м'яз-замикач, що тягнеться від однієї стулки до іншої впоперек тіла.

Травна система (рис. 53) складається з передньої, середньої та задньої кишок. Рот міститься на черевній стороні голови; спереду і ззаду він обмежений непарними кутикулярними складками — верхньою та нижньою губами, а по обидва боки від нього розташовані мандибули і максилі, призначені для подрібнення їжі.

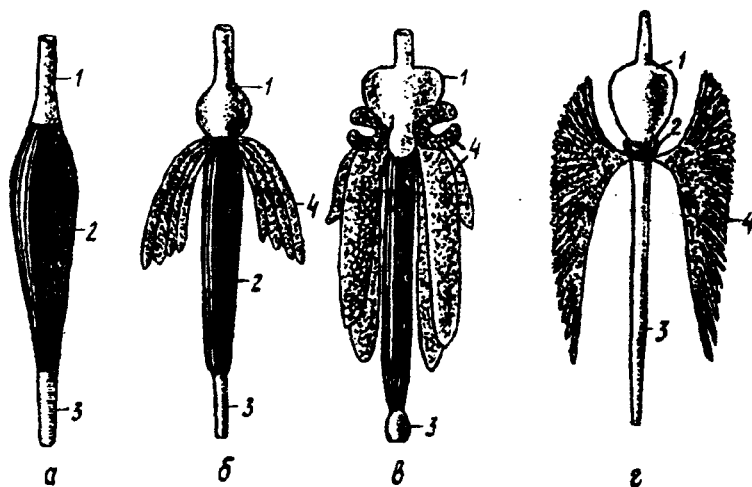


Рис. 53. Будова травної системи ракоподібних:

а - *Coropoda*; *б* - *Leptostraca*; *в* - *Euphausiacea*; *г* - *Decapoda*; 1 - передня кишка, що іноді розширюється в жувальний шлунок; 2 - середня кишка; 3 - задня кишка; 4 - травна залоза (печінка)

Ектодермальні передня та задня кишки вистелені продовженням кутикули, що вкриває тіло. Під час линяння кутикула цих частин кишечника також линяє. Передня кишка складається з довгого стравоходу. Його задня частина може розширюватись, а кутикула, що її вистилає, значно потовщується й утворює шипики, щетинки, які служать для додаткового подрібнення їжі або виконують функцію фільтра, що не пропускає в середній відділ кишечника великі шматки їжі.

У вищих раків задній відділ стравоходу відокремлюється в різну мірою розвинений жувальний шлунок, озброєний щетинками або міцними кутикулярними пластинками. Найскладнішу будову він має у донних *Decapoda*. Наприклад, у річкового рака (рис. 54) шлунок поділяється на дві частини: кардіальну (вхідну) та пілоричну. *Кардіальна частина* служать для додаткового подрібнення їжі. Вона вистелена товстою кутикулою, яка особливо розвинена в трьох місцях, утворюючи жувальні пластинки з гострими зубцями («шлунковий

млин»). *Пілоричний відділ* має складнішу будову: тут є так званий прес, стінки якого мають добре розвинені м'язи; в ньому подрібнена їжа спресовується, і з неї віджимаються рідкі фракції. Великі частинки їжі, що не подрібнилися щелепами і «шлунковим млином», потрапляють безпосередньо в задню кишку й виводяться назовні. Рідкі фракції їжі ще раз проціджуються за допомогою довгих кутикулярних волосків, після чого надходять до коротенької середньої кишки.

Середня кишка в найпростішому вигляді — це пряма довга трубка без придатків і виростів, як у веслоногих (Сорерода), частини черепашкових (Ostracoda). У більшості ж вона має одну або кілька пар відростків, що зветься *травною залозою*, або *печінкою* (цю назву не можна вважати вдаюю, бо її функція не відповідає функції печінки хребетних). У різних ракоподібних травна залоза розвинена неоднаково (див. рис. 53), а середня кишка може бути різної довжини. Наприклад, у річкового рака її довжина становить приблизно 1/20 довжини всього кишечника. Залозисті

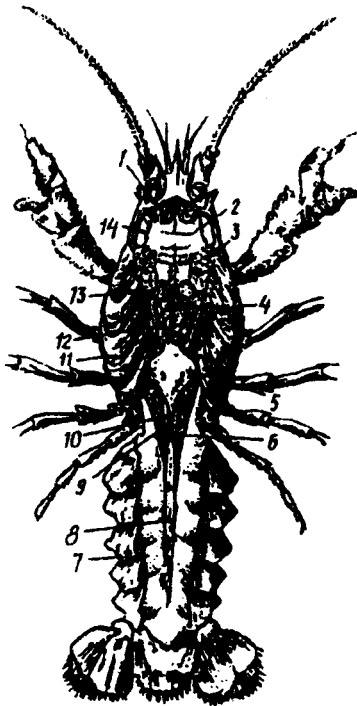


Рис. 54. Внутрішня будова самця річкового рака:

1 — передні м'язи шлунка; 2 — шлунок; 3 — м'язи мандибул; 4 — аорта; 5 — серце; 6 — задня дорзальна артерія; 7 — м'язи черевця; 8 — задня кишка; 9 — сім'япровід; 10 — сім'яник; 11 — зябра; 12 — травна залоза (печінка); 13 — задні м'язи шлунка; 14 — антональна залоза

клітини печінки виділяють ферменти, які розщеплюють жири, білки та вуглеводи. Тут же відбувається і всмоктування. Внутрішньоклітинне травлення в печінці не відбувається.

Задня кишка, як правило, коротка. Лише в деяких видів вона досягає значних розмірів.

У деяких паразитичних раків (*Sacculina*) травна система редукована. Вони всмоктують соки хазяїна всією поверхнею тіла.

Живляться ракоподібні різною їжею. Одні фільтрують з води органічні рештки та дрібні організми — бактерії, одноклітинні водорості, різні безхребетні; інші активно відривають жувальцями шматки живих або мертвих тварин і рослин.

Видільна система раків майже втратила метамерний характер. Вони мають дві пари видільних органів, які розташовані біля основ антен (*антенальні залози*) та другої пари нижніх щелеп (*максиллярні залози*). Протягом життя у ракоподібних звичайно розвиваються обидві пари видільних органів, однак дуже рідко (дорослі морські *Ostracoda*, *Leptost-gasa*, деякі *Mysidacea*) вони функціонують одночасно. В інших дорослих ракоподібних зберігається лише одна пара залоз: у більшості *Malacostraca* (крім *Isopoda*, *Cumacea*, більшості *Mysidacea*) — антенальні, у решти — максиллярні залози. Часто одна пара залоз (у різних раків різна) працює на личинкових стадіях, зношується і замінюється на іншу в дорослому віці. Наприклад, у *Soropoda* на личинкових стадіях функціонують антенальні залози, а в дорослих — максиллярні.

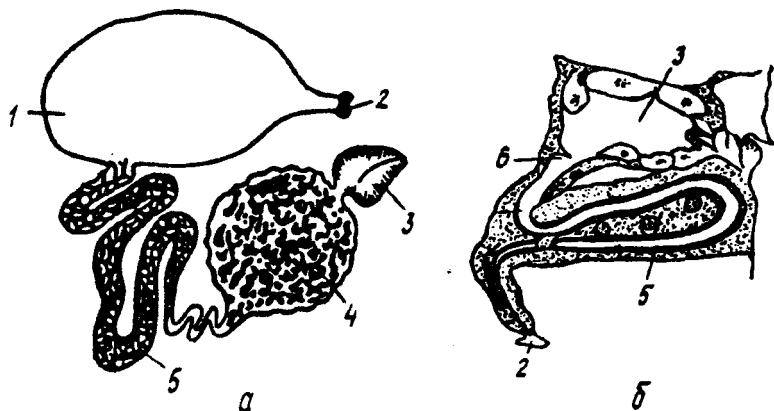


Рис. 55. Видільна система ракоподібних:

a — схема будови антенальної залози *Astacus*; *б* — поперечний зріз максиллярної залози *Cypripis*;
 1 — сечовий міхур; 2 — видільний отвір; 3 — целомічний мішечок; 4 — лабіринт; 5 — нефридіальний канал;
 6 — клапан

У типовому випадку видільна залоза має кінцевий мішечок (залишок целома) та вивідний канал (видозмінений целомодукт), який може ускладнюватися (рис. 55). Так, у більшості *Decapoda* він складається з лабіринта і сечового міхура, а в річкового рака лабіринт має дві частини: власне лабіринт і нефридіальний канал. Внутрішні стінки лабіринта утворюють численні складки й вирости в просвіт каналу, які значно збільшують його поверхню. У різних ділянках вивідного каналу відбуваються процеси зворотного всисання (реабсорбція) води, мінеральних солей та деяких органічних речовин.

Основним продуктом розкладу азотовмісних речовин у ракоподібних, як водяних тварин, є аміак.

Видільні залози ракоподібних одночасно є й органами осморегуляції. Деякі ракоподібні здатні переносити різкі коливання солоності (евригалинні організми). Так, прибережні краби можуть зносити опріснення води під час злив; деякі бокоплави заходять у гирла річок, сакуліна живе у воді різної солоності тощо. Одним з механізмів, що забезпечує цю здатність, є робота їхніх видільних органів. В опріснених водах об'єм сечі в них збільшується, а концентрація солей у ній зменшується, чим забезпечується стабільна концентрація іонів у гемолімфі.

У виділенні бере участь також жирове тіло, побудоване приблизно так само, як і в інших членистоногих (детально розглядається на прикладі комах у відповідному розділі підручника).

У багатьох ракоподібних спеціальні органи дихання відсутні (класи *Ostracoda*, *Maxillopoda* та ін.). Вони дихають через тонкі покриви тіла. Інші ракоподібні дихають через шкірні зябра, що тісно пов'язані з кінцівками (див. рис. 51). Як уже згадувалося, на їхніх протоподитах є тонкостінні пластинчасті або мішкоподібні вирости — епіподити, куди продовжується порожнина тіла й заходить гемолімфа, в яку через нижні покриви зябер дифундує кисень. Часто будова зябер ускладнена. Так, у *Decapoda*, наприклад у річкового рака, зябра мають центральний стрижень і численні ниткоподібні бічні гілочки, розташовані навколо нього. Зовні зяброві нитки вкриті тонкою кутикулою, під якою залягає шар клітин дихального епітелію. Внутрішня порожнина, по якій рухається гемолімфа, тонкою перетинкою поділяється на дві судини: привідну, по якій вона входить у зябру, і вивідну, по якій виходить. Зябра у річкового рака містяться під бічними складками головогрудного щита, у двох зябрових порожнинах. У кожній із них зябра розташовані трьома поздовжніми рядами. Зябра одного ряду сидять на протоподитах ніг, другого — там, де з'єднуються протоподити з тілом, третього — на бічній стінці тіла. Вода через зяброву порожнину (спереду назад або навпаки) рухається спеціальними відростками другої пари нижніх щелеп, які коливаються до 200 разів за хвилину.

Цікаві зміни дихального апарата у деяких раків, які перейшли до наземного життя. Так, у краба-розбійника (*Birgus latro*), що живе на суші, на островах Тихого океану, на внутрішніх стінках зябрових порожнин з'являються численні гронаподібні складки шкіри, які мають щільну сітку кровоносних судин, тоді як зябра редукуються. Таким чином зяб-

рові порожнини перетворюються на своєрідні легеневі порожнини, і дихання стає повітряним.

У *Isopoda* дихання пов'язане не з грудними, як у більшості ракоподібних, а з черевними кінцівками. У них на протоподитах передніх п'яти сегментів черевця є широкі листо-

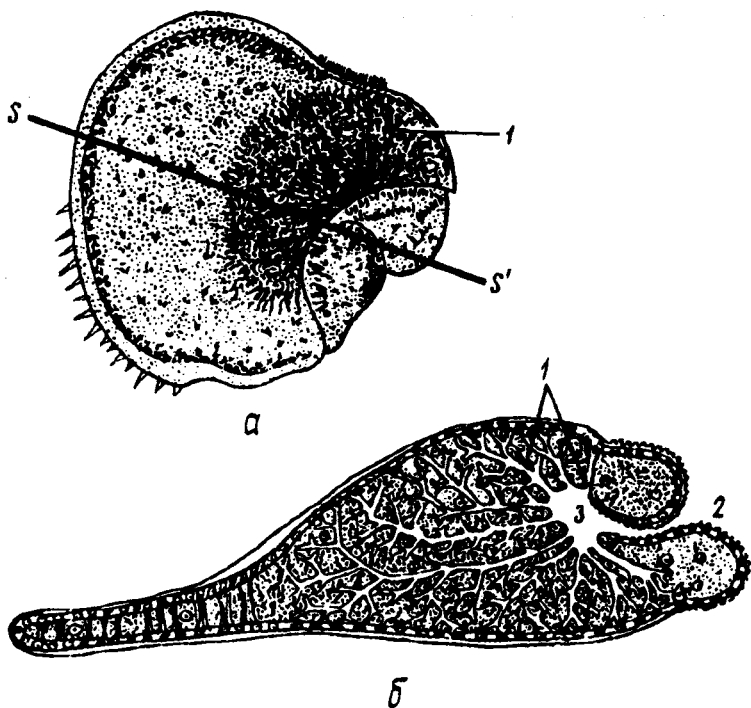


Рис. 56. Дихальні черевні ніжки мокриці *Porcellio scaber*:

a – зовнішній вигляд; *б* – зріз по лінії *s-s'*; 1 – псевдотрахеї; 2 – дихальце; 3 – повітряна порожнина

подібні тонкостінні вирости, що накладаються один на одного, як сторінки книги. Одна пара черевних ніжок звичайно сильно склеротизована, вона покриває всі інші як кришечка. Така будова дихального апарата, мабуть, і дала змогу частині рівноногих перейти до сухопутного існування, оскільки зябра в них виявилися добре захищеними від висихання. У частини наземних *Isopoda*, наприклад у мокриць, на пластинчастих черевних ногах є глибокі розгалужені вп'ячування покривів. Порожнина кінцівки заповнена гемолімфою, яка омиває ці вп'ячування. Всередину порожнини через спеціальний отвір (дихальце) заходить повітря, звідки кисень дифундує в гемолімфу. Це *трахейні легені* (рис. 56). Вони дуже нагадують трахеї комах.

Кровоносна система ракоподібних незамкнена, тобто гемолімфа тече не тільки по судинах, а й виливається в міксоцель (рис. 57). Будова кровоносної системи певною мірою залежить від ступеня розвитку органів дихання. Вона найбільш редукована або зовсім відсутня у ракоподібних, у яких немає органів дихання. Чим краще розвинені зябра, тим більше є судин, що пов'язано з необхідністю правильного кровообігу при транспорті кисню від органів дихання.

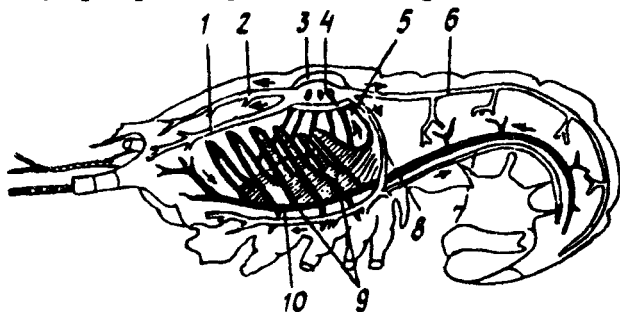


Рис. 57. Схема кровоносної системи річкового рака:

1 - антенальна артерія; 2 - передня аорта; 3 - перикардій; 4 - серце з остіями; 5 - зяброво-серцеві канали; 6 - задня дорзальна артерія; 7 - задня вентральна артерія; 8 - нижня артерія; 9 - приносять зяброві судини; 10 - черевний венозний синус

Звичайно у ракоподібних є центральний пульсуючий орган — серце, що лежить над кишечником, недалеко від зябер. У більшості ракоподібних воно міститься в грудному відділі, а в *Isopoda*, в яких зябра зв'язані з черевними кінцівками, — у черевному. По боках серця є отвори з клапанами (остії), через які кров надходить до серця. У зябровоногих, ротоногих раків та бокоплавів серце має вигляд багатоканальної трубки з багатьма парами остій, тоді як у десятиногих раків — це короткий мішечок із трьома парами остій, а в гіллястовусих — з однією. Від серця майже завжди відходить передня і рідше задня аорта; від аорт можуть відходити додаткові артерії. Врешті-решт гемолімфа з артерій потрапляє в порожнину тіла, звідки по її відокремлених ділянках (синусах) іде до зябер, де збагачується киснем і по спеціальних каналах, що є відділами міксоцеля («зяброво-серцеві канали»), протікає в ділянку міксоцеля, що оточує серце — перикардій, а потім, через остії, в саме серце. Усі згадані ділянки міксоцеля (синуси, перикардій) відокремлені тоненькими плівками, які утворюються з проміжної речовини і не мають клітинної структури.

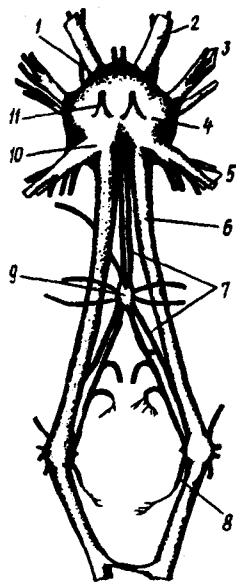
Отже, у ракоподібних є лише артерії, що несуть кров від серця, але відсутні вени; до серця кров рухається по ділянках міксоцеля. Крім того, в них нема капілярів.

До складу гемолімфи входять досить різноманітні клітини, переважно амебоїдної форми, здатні до фагоцитозу. У гемолімфі присутні речовини, що вбивають патогенні мікроорганізми, однак білки типу імуноглобулінів хребетних, з яких утворюються антитіла, відсутні.

Кисень розчиняється в плазмі; у деяких *Decapoda* гемолімфа голубуватого кольору, оскільки в її плазмі розчинений пігмент, здатний транспортувати кисень — *гемоціанін*. Він за будовою близький до гемоглобіну, однак замість заліза містить двовалентну мідь. Гемолімфа має здатність згортатися при пошкодженні покривів та утворювати згусток; механізм цієї реакції досі вивчено недостатньо, однак відомо, що в згортанні беруть активну участь гранулярні амебоцити — клітини з численними включеннями в цитоплазмі.

Рис. 58. Надглотковий ганглій, навкологлоткові конективи та вегетативна (стоматогастрична) нервова система річкового рака з черевної сторони:

1 - протоцеребрум; 2 - оптичний нерв; 3 - нерви рецепторів головогрудей; 4 - дейтоцеребрум; 5 - нерви антен II; 6 - навкологлоткова конектива; 7 - вегетативна (стоматогастрична) нервова система; 8 - конективний ганглій; 9 - глотковий (стравохідний) ганглій; 10 - тритоцеребрум; 11 - нерв' антен I



Нервова система ракоподібних (рис. 58) — це парний надглотковий ганглій, або головний мозок, навкологлоткові конективи та пара черевних нервових стовбурів із парними гангліями в кожному сегменті. Надглотковий ганглій складається з переднього мозку, або протоцеребрума, який іннервує очі, середнього — дейтоцеребрума, від якого відходять нерви до антенул, та заднього — тритоцеребрума. Нерви до антен II відходять від тритоцеребрума або навкологлоткових конектив.

Найпримітивнішу нервову систему мають зяброногі та цефалокариди. У них черевні стовбури широко розставлені, а парні ганглії сполучаються довгими подвійними поперечними комісурами (рис. 59, а). У більшості ракоподібних обидва ганглії одного сегмента зближені, поперечна комісура між ними не помітна, хоча конективи часто залишаються розділеними. У багатьох ракоподібних відбувається повне злиття не тільки парних гангліїв, а й конектив у один непарний нервовий ланцюжок (рис. 59, б—г). Крім того, від-

повідно до злиття окремих сегментів тіла спостерігається вкорочення черевного нервового ланцюжка і злиття гангліїв сусідніх сегментів. Так, у річкового рака ганглії, що іннервують щелепи та ногощелепи, утворюють великий підглотковий вузол, а у крабів взагалі всі черевні ганглії зливаються в один (рис. 59, *д*, *є*).

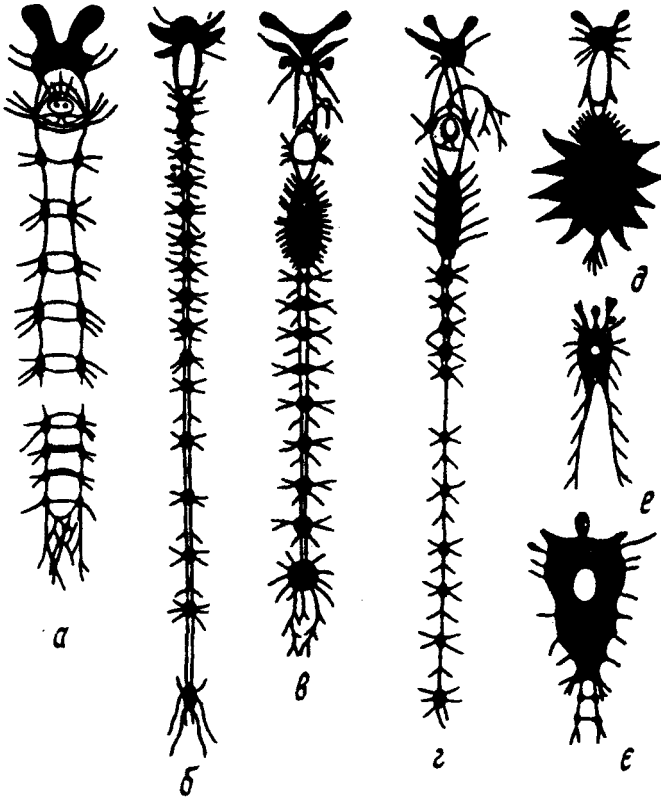


Рис. 59. Будова нервової системи ракоподібних:

а - Anostraca; *б* - Euphausiacea; *в* - Stomatopoda; *г, д* - Decapoda; *є* - Copepoda;
є - Ostracoda

Ганглії черевного нервового ланцюжка або драбини іннервують органи відповідного сегмента (рецептори, м'язи кінцівок), при їх злитті залишаються нерви, які тягнуться від складного ганглія до відповідного сегмента.

До гангліїв нервової системи, поряд із нервовими, входять групи *нейросекреторних клітин*, розташованих у протоцеребрумі, тритоцеребрумі та в гангліях черевного нервового

ланцюжка. Роль нейросекретів вивчено недостатньо. У ракоподібних, крім цього, є й спеціальні залози внутрішньої секреції. У голові є так звані *Y-органи*. У більшості ракоподібних вони знаходяться в антенальному, а у *Malacostraca* — у другому максиллярному сегментах (рис. 60). Ці органи мають різну форму (листокоподібну, конічну тощо). Вони складаються із залозистих клітин, які продукують гормон ли-

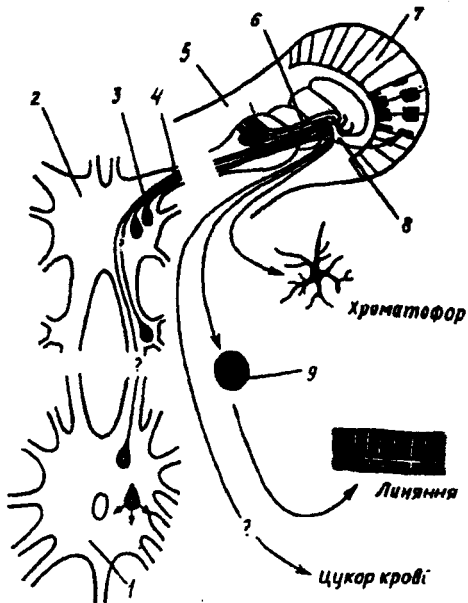


Рис. 60. Схема нейросекреторної системи синусової залози краба:

1 - червона гангліозна маса; 2 - головний мозок; 3 - нейросекреторні клітини; 4 - зоровий нерв; 5 - зорове стебельце; 6 - відростки нейросекреторної клітини; 7 - складне око; 8 - синусова залоза; 9 - ендокринна залоза

няння — *екдистерон*. Крім линяння, екдистерон стимулює також інтенсивність обміну речовин і ріст. Крім того, *Y-залоза* продукує гормон, який стимулює розвиток статевих залоз.

У зоні очного стебельця або поблизу основи очей є група нейросекреторних клітин (*X-орган*), стероїдні гормони яких потрапляють у спеціальний резервуар — синусну залозу, а звідти — в гемолімфу. Ці гормони є антагоністами екдистерону й запобігають линянню.

Y-залоза функціонує лише у статевонезрілих особин; у дорослих її діяльність припиняється, інколи вона зовсім атрофується. Навпаки, *X-залоза* починає функціонувати на заключних етапах онтогенезу і не припиняє секреції аж до смерті тварини.

У стінках проток сім'яників є *андрогенна залоза*, гормони якої стимулюють розвиток сім'яників і вторинних чоловічих ознак.

Гормон X-залози впливає також на забарвлення тіла. У гіподермі багатьох крабів, креветок тощо є спеціальні зірчасті клітини-хроматофори. У них містяться гранули пігментів різного кольору. Коли, наприклад, гранули червоного кольору рівномірно розсіяні в клітині, він помітний, коли ж вони концентруються в центрі, колір зникає. Під впливом не-

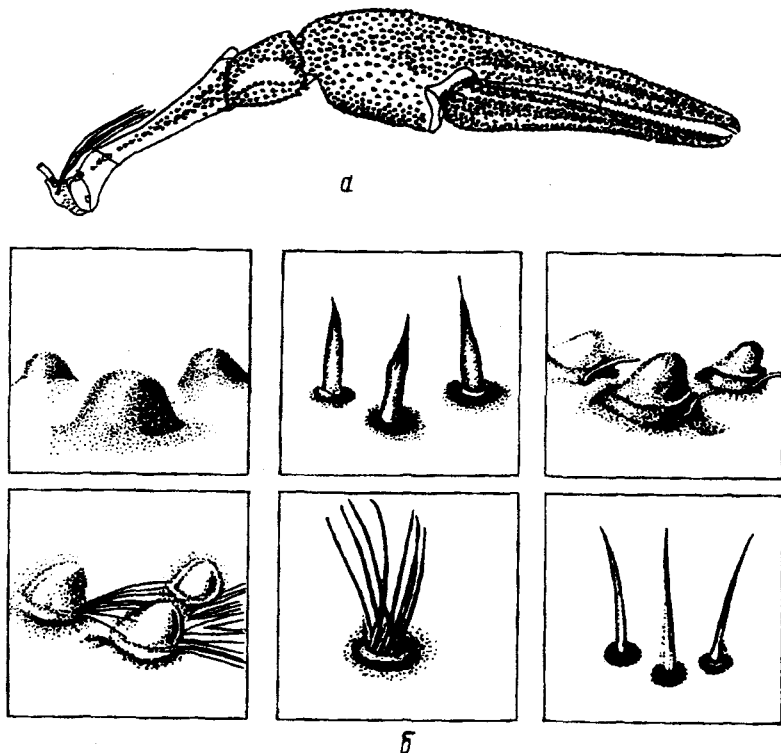


Рис. 61. Схема розміщення рецепторів на поверхні кінцівки річкового рака (а) та зовнішній вигляд кутикулярної частини рецепторів (б)

рвових імпульсів від очей X-залоза виділяє гормон, що впливає на розподіл певного пігменту (всього відомо чотири таких гормони), і рак змінює колір (захисне, загрозливе чи інше забарвлення).

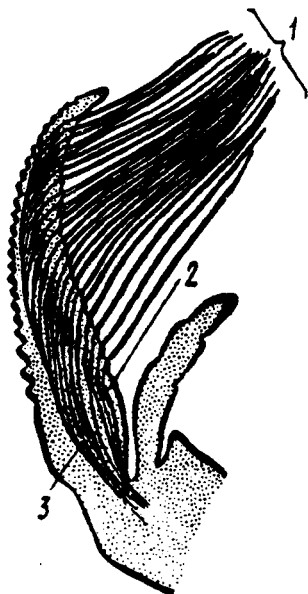
Ракоподібні, як і інші членистоногі, крім центральної, мають ще вегетативну нервову систему, яка тісно пов'язана з центральною. Вона іннервує внутрішні органи і впливає на діяльність травної, дихальної, видільної, кровоносної систем, а також на обмін речовин в організмі. Найкраще вивчено передній (стоматогастричний) відділ вегетативної нервової

системи (див. рис. 58). У річкового рака він складається з глоткового, шлункового гангліїв та пари гангліїв, що лежать на навкологлоткових конективах. Від гангліїв відходять нерви до внутрішніх органів.

Органи чуття розвинені добре. Тверді ділянки кутикули ракоподібних, як і в інших членистоногих, нечутливі до подразнень, і чуття дотику та хімічне чуття приурочене до певних структур — сенсил (див. рис. 49). Кутикулярна частина сенсиль має вигляд волосинки, щетинки, коротенького конуса або ямки. Дотичні сенсиль розташовані здебільшого на антенулах, антенах та інших кінцівках (рис. 61). На антенулах у багатьох раків є органи хімічного чуття (смаку) у вигляді гребінця з особливих тонкостінних щетинок (рис. 62).

Органи рівноваги відомі тільки в деяких вищих раків. У *Decapoda* в базальному членику антенул є особлива камера — статоцист, внутрішні стінки якої мають особливі волоскоподібні рецептори (рис. 63). Статоцист з'єднаний із навколишнім сере-

Рис. 62. Чутливі щетинки на антенулі краба *Geryon affinis*:



1 - гребінець чутливих щетинок; 2 - чутливі клітини;
3 - нерв

довищем отвором, через який усередину потрапляють піщинки, що виконують роль статолітів. При линянні вони випадають, і рак відновлює запас статолітів, підбираючи їх кінцівками або занурюючи голову в пісок. У мізид статоцисти розташовані в останній парі черевних ніжок (уроподах).

Органи зору в ракоподібних бувають двох типів. У багатьох із них є непарне наупліальне око, розташоване між основами антенул, характерне як для личинок (наупліуса), так і для багатьох дорослих ракоподібних (гіллястовусі, копеподи тощо). Кожне наупліальне око (рис. 64, а) складається з трьох-чотирьох злитих утворів — бокалів. Бокал складається зі спеціальної прозорої лінзової клітини, що править за кришталік, та розташованого під ним шару з кількох світлочутливих (ретинальних) клітин. Знизу та з боків він оточений пігментними клітинами. У різних груп будова на-

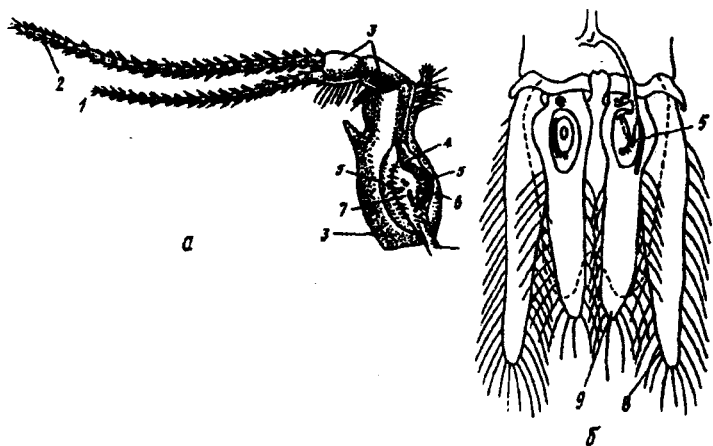


Рис. 63. Статоцисти:

a – в антенулі річкового рака; *б* – в уроподіж мійд; 1, 2 – джгути антенули; 3 – основні членки; 4 – отвір дямки статоциста; 5 – чутливі волоски на дні статоциста; 6 – піщинки; 7 – нерви статоциста; 8 – екзоподит; 9 – ендоподит

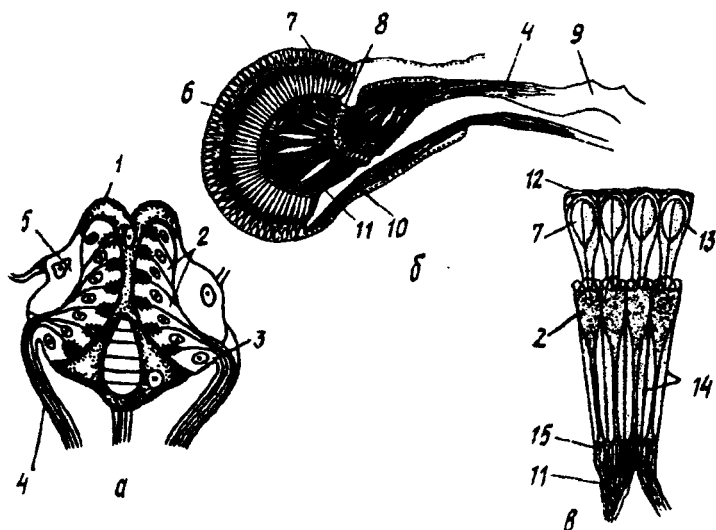


Рис. 64. Схема будови очей ракоподібних:

a – наупліальне око Ostracoda; *б* – фасеткове око Branchipus; *в* – окрема його ділянка; 1 – бокал; 2 – ретинальні клітини; 3 – пігментні клітини; 4 – зоровий нерв; 5 – кришталик; 6 – шар ретинальних і пігментних клітин; 7 – кришталеві конуси; 8 – гангліозні скупчення нервових клітин; 9 – мозок; 10 – м'яз очного стебельця; 11 – нервові волокна; 12 – прозора кутикула; 13 – омаїдій; 14 – пігментний прошарок; 15 – базальна мембрана

упліальних очей істотно відрізняється за кількістю бокалів, клітинним складом; часто відсутня лінза. Ці очі належать до так званих інвертованих: нервові відростки відходять від ретинальних клітин з боку лінзи. Вважають, що наупліальні очі здатні реагувати на ступінь освітленості, однак предметів не бачать.

Більшість дорослих ракоподібних здатна розрізнити предмети за допомогою складних (фасеткових) очей, які характерні також і для інших членистоногих. Загалом таке око має багато окремих вічок (оматидів) — від кількох до 3—4 тис. (рис. 64, б, в). До омаїдів належать складний світлозломлювальний апарат, групи чутливих ретинальних клітин, від яких відходять нерви, та пігментних клітин. Нерви відходять від ретинальних клітин знизу (неінвертоване око). Кожен омаїд ізольований від інших пристінним шаром пігменту, який поглинає більшість променів. Тому на ретинальні клітини потрапляє лише частина променів, що падають на поверхню омаїдів під кутом, близьким до прямого. Отже, кожен омаїд сприймає лише частину зображення. Суцільне зображення складається з багатьох фрагментів, немовби із часток мозаїчної картини (мозаїчний зір).

Більшість ракоподібних роздільностатеві, крім кількох сидячих форм, для яких характерний гермафродитизм. У роздільностатевих видів нерідко спостерігається чіткий статевий диморфізм. Так, деякі кінцівки самця видозмінюються в хапальні органи для утримання самиці (антенули *Sorceroda*), або стають копулятивними органами. У певних груп самці значно менші, ніж самиці, в усонігих та ряду паразитичних рівноногих ракоподібних самці карликові. У вусонігих раків спостерігається гетерогонія — чергування партеногенетичних поколінь із двостатевими.

У небагатьох ракоподібних (*Isopoda* та ін.) гонади парні, кожна з них сполучається із зовнішнім середовищем за допомогою статевої протоки. Частіше гонади зливаються, однак статеві протоки та отвори залишаються парними (рис. 65). Від яєчника відходять яйцепроводи із залозистими стінками, які виділяють навколо яєць щільну шкаралупу. Часто у самиць є сім'яприймачі, куди потрапляє сперма. Це парні ампули, що відкриваються назовні поблизу отворів яйцепроводів спеціальними отворами. У сім'яприймачах сперма зберігається доти, доки з яйцепроводів не виходять зрілі яйця; в цей час відбувається запліднення.

Стінки сім'япроводів, які відходять від сім'яників, також мають залозисті клітини, що виділяють оболонку сперматофорів; інколи сім'япроводи розширюються в сім'яні пухирці, де остаточно формуються сперматофори.

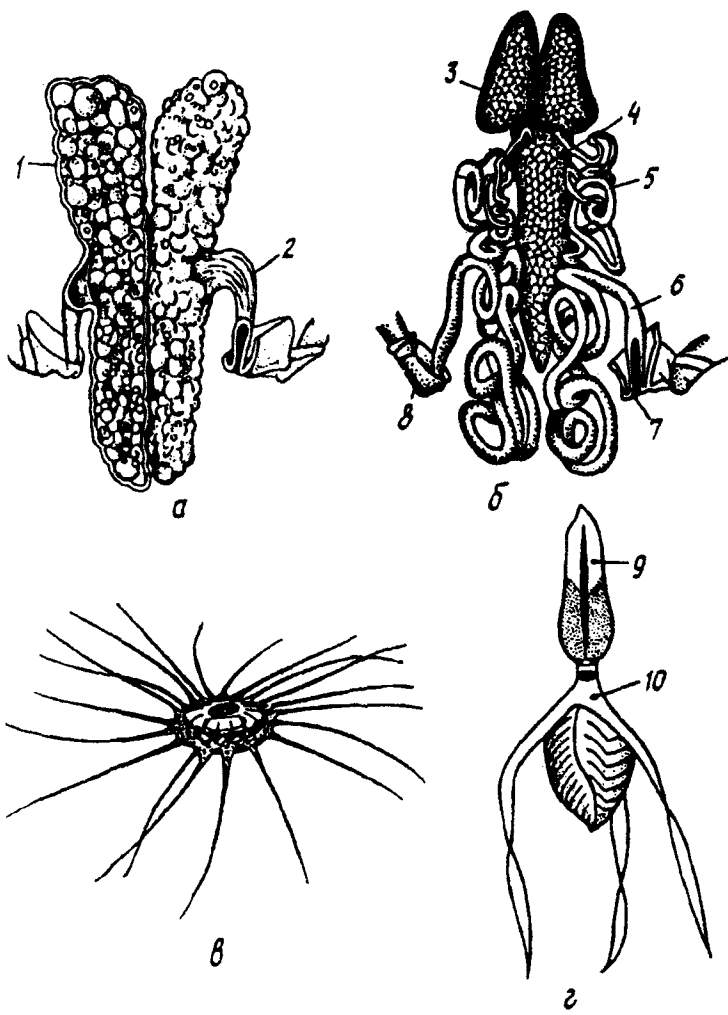


Рис. 65. Десятиногі:

a – жіноча, *б* – чоловіча статеві системи річкового рака; *в* – його сперматозоїд; *г* – сперматозоїд *Galathea*; 1 – яєчник; 2 – яйцепровід; 3 – парна частина сім'яника; 4 – непарна частина сім'яника; 5 – сім'япровід; 6 – сім'яносний канал; 7 – статевий отвір; 8 – протопоцит задньої грудної ноги; 9 – хвостова капсула; 10 – шийка з трьома виростками

У більшості ракоподібних сперматозоїди типової форми, але можуть (наприклад, *Ostracoda*) досягати величезної довжини, до 5—6 мм (найдовші сперматозоїди, відомі у тварин). У багатьох вищих раків сперматозоїди мають досить химерну форму й зовсім нерухомі. Так, у річкового рака вони схожі на диск із променеподібними відростками, а у *Galathea* складаються з двох овальних мішків (один із них на кінці загострений), сполучених вузькою ~~широкою~~ вузькою, від якої в один бік відходять три довгі відростки (рис. 65, в, з). Мішок із загостреним кінцем відповідає голівці звичайного сперматозоїда, а другий мішечок — хвостовій частині.

Плодючість ракоподібних дуже різна: річковий рак відкладає близько 200 яєць, а деякі краби — до двох мільйонів.

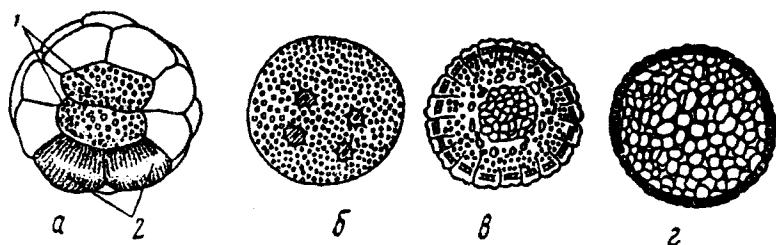


Рис. 66. Дробіння яйця ракоподібних:

а — повне детерміноване дробіння *Euphausia*; б—в три стадії поверхневого дробіння краба *Dromia*; з — стадія, що відповідає бластулі, але наповнена жовтком); 1 — ентодерма; 2 — первинні мезодермальні клітини

Яйця ракоподібних одягнені щільною оболонкою — хоріоном і, як правило, виношуються на ніжках самиці або в особливих виводкових камерах. Іноді вони склеюються у яйцеві мішки, прикріплені до тіла.

Яйця найчастіше багаті на жовток, проте бувають і з незначною його кількістю (деякі *Sorcereroda* та ін.).

Яйця з невеликою кількістю жовтка проходять повне, нерівномірне, детерміноване дробіння, яке нагадує таке у кільчастих червів. У яйцях з великою кількістю жовтка дробіння інше: воно стає неповним і поверхневим (рис. 66), причому спочатку багаторазово ділиться ядро яйцеклітини. Ядра, що утворились, мігрують на периферію яйця, й лише після цього навколо кожного з них відокремлюється ділянка цитоплазми. Утворюється один шар клітин, що оточує центральну масу жовтка (стадія, що відповідає бластулі, порожнина якої заповнена жовтком).

Потім на одному полюсі бластули виникає багаточарова пластинка — зародкова смужка, з якої розвивається зародок. Вона сегментується, на її передньому кінці закладаються

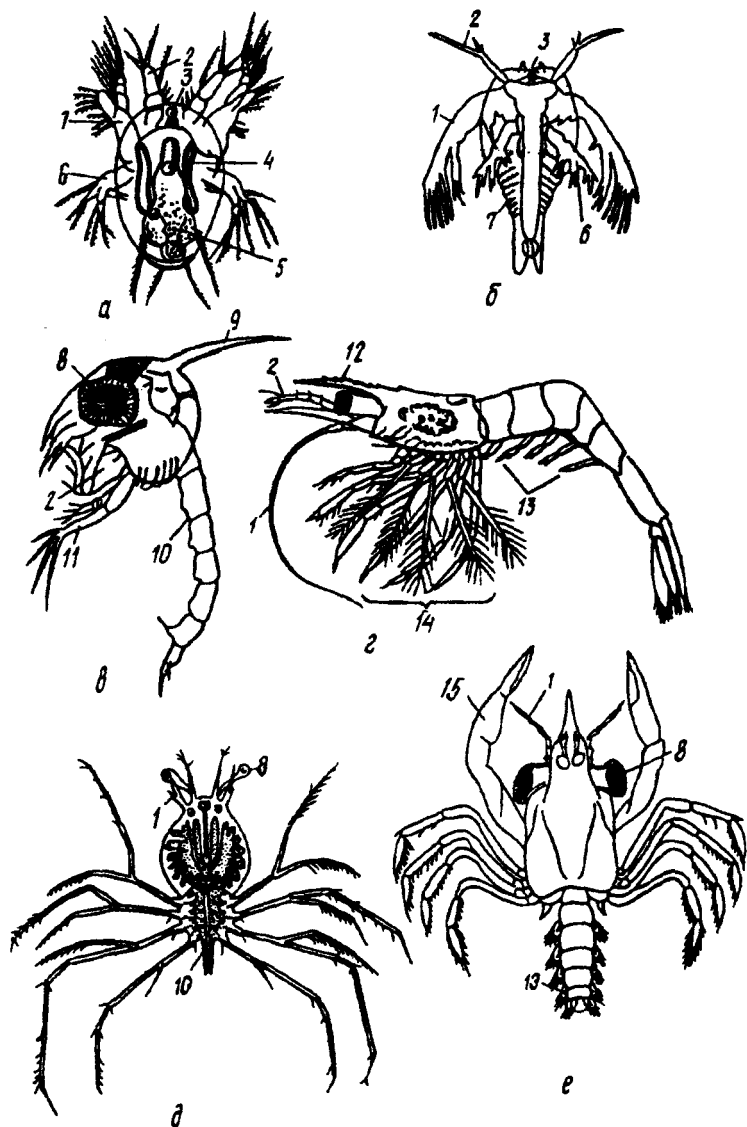


Рис. 67. Личинкові стадії ракоподібних:

а - наупліус *Cyclops*; б - метанаупліус *Aris*; в - зоеа краба *Maia*; г - мізидна личинка *Pandalus*; д - філосома лангуста *Palinurus*; е - мегалопа краба *Portunus*; 1 - антени; 2 - антенули; 3 - наупліальне око; 4 - антенальна залоза; 5 - кишечник; 6 - мандибула; 7 - грудні сегменти; 8 - фасеткове око; 9 - спинний шип; 10 - червні сегменти; 11 - ногощелепа; 12 - рostrum; 13 - червні ноги; 14 - грудні ноги; 15 - клішнія

парні головні лопаті (зачатки протоцеребрума), складні очі й одне непарне просте (наупліальне) око. На черевній стороні зародка формуються три пари кінцівок (антенули, антени і мандибули). Мезодерма зародка має вигляд двох мезодермальних смужок, які інколи сегментуються, як у кільчаків, але згодом ціломічні мішки руйнуються, а їхні стінки утворюють мезодермальні органи (м'язи, серце з судинами, органи виділення). Ціломічні порожнини зливаються із залишками первинної порожнини тіла, утворюючи змішану порожнину тіла — міксоцель. Іноді сегментація мезодерми не має чіткості, а справжній целом взагалі не формується.

Більшість ракоподібних розвивається з метаморфозом. У різних груп він відбувається по-різному.

Перша личинка, що виходить з яйця, називається *наупліусом* (рис. 67). Вона овальної форми і має три пари кінцівок — антенули, антени та мандибули; останні дві пари двогіллясті. На відміну від дорослих форм, у наупліуса антени лежать на черевній стороні тіла, по боках від рота, і призначені для плавання та збирання їжі, а мандибули спочатку — тільки для плавання. На задньому кінці тіла личинки є анальна лопать (тельсон). Наупліус за будовою відповідає метатрохофорі поліхет. Наупліальні сегменти вважаються ларвальними, всі інші, що виникають пізніше, постларвальними. Щодо кількості ларвальних сегментів у ракоподібних єдиної думки немає.

Наупліус має кишечник, головний мозок, два черевні ганглії, непарне наупліальне око й одну пару видільних органів, найчастіше це антенальні залози. На задньому кінці тіла, між мандибулярним сегментом і тельсоном, розташована зона росту. Тут утворюються наступні сегменти тіла.

Наупліуси ведуть планктонне життя й розносяться (особливо морськими течіями) на далеку відстань.

Наупліус росте, в зоні росту утворюються нові сегменти із зачатками кінцівок: спочатку сегменти з першою і другою парою максил, потім — передні грудні. Личинка, в якій починають формуватися постларвальні сегменти, зветься *метанаупліусом*.

Під час постембріонального розвитку відбуваються личиняння. Після кожного з них з'являються нові сегменти і закладаються нові кінцівки, тобто розвиток відбувається шляхом анаморфозу. При цьому можуть змінюватися будова та функції кінцівок. Наприклад, усі три пари кінцівок наупліуса, як уже згадувалося, призначені для плавання; пізніше ж антенули і антени стають органами чуття, а мандибули — ротовими придатками. Поступово кінцівки набувають остаточного вигляду, і метаморфоз закінчується.

Постембріональний розвиток у класі Malacostraca має свої особливості. У них скорочується й стабілізується кількість линянь, утворюються додаткові личинкові стадії. Часто спостерігається ембріонізація розвитку, в результаті якої ранні личинкові стадії (наупліус та метанаупліус) проходять у яйці, а назовні виходить більш пізня личинка (найчастіше зоеа). Зоеа — це личинка, що вже має всі сегменти, але середні сегменти ще повністю не сформовані й не мають кінцівок. Зоеа має розвинені ротові кінцівки й ногощелепи, а також зачатки грудних ніжок і сформоване черевце, на якому є лише остання пара кінцівок. На передній частині тіла є фасеткові очі. Зоеа линяє й переходить у так звану *мізидну стадію*: у неї вже є повністю сформовані двогіллясті грудні ноги (як в представників ряду Mysidacea, звідки й назва личинки) й зачатки черевних кінцівок (рис. 67, в, з).

У різних представників десятиногих раків мізидна стадія має різну будову і відповідно різні назви: у крабів — *мегалона*, що зовні нагадує дорослу тварину, але має витягнуте черевце, у лангустів — *філосома*, яка має прозоре листкоподібне тіло, довгі двогіллясті грудні кінцівки й дуже коротке почленоване черевце тощо (рис. 67, д, е). Мізидна стадія після линяння перетворюється на цілком сформовану тварину.

Деякі вищі раки, наприклад креветки з родини Penaeidae, проходять усі личинкові стадії: наупліус, метанаупліус та наступну мізидну стадію. У ряді груп метаморфоз відбувається дуже своєрідно, про що буде сказано при розгляді цих груп.

У більшості видів ряду Decapoda, а також у деяких інших таксонах спостерігається повна ембріонізація розвитку, в результаті чого з яйця виходить мініатюрна копія дорослої тварини з усіма сегментами й сформованими кінцівками, тобто вони розвиваються шляхом епіморфозу.

Ріст раків супроводжується періодичними линяннями, в яких беруть участь не тільки покриви, а й внутрішні органи, нервова й ендокринна системи. Найкраще цей процес вивчено у річкового рака. У передлиняльний період стара кутикула відшаровується від гіподерми, її внутрішні шари розсисаються, а речовини, що звільнилися при цьому, відкладаються у внутрішніх органах. У бічних стінках шлунку утворюються округлі тверді бляшки, що звуться *гастролітами*, або «жорновками». Вони складаються в основному із солей кальцію, які звільняються при руйнуванні старої кутикули, а потім використовуються при затвердінні нової кутикули. У тканинах і гемолімфі нагромаджуються речовини, необхідні для побудови нової кутикули: у гіподермі — гліко-

ген, у печінці — мінеральні речовини. Паралельно цьому клітинами гіподерми виділяється нова кутикула. Речовини, необхідні для побудови кутикули (вуглеводи, ліпіди тощо), надходять із гемолімфи і тканин. У цей період в організмі підвищується інтенсивність процесів обміну речовин, про що свідчить посилене споживання кисню.

Власне процес линяння полягає в тому, що стара кутикула лопається в певному місці, і через цю щілину тварина звільняється від старої кутикули, яка залишається у вигляді порожнього чохла — *екзuvia*, котрий цілком зберігає форму тіла рака та його придатків. Нова кутикула спочатку м'яка, еластична і не має характерного для даного виду забарвлення. У цей період збільшуються розміри тіла за рахунок нагромадження в тканинах води та їх набрякання. Через деякий час (протягом кількох годин) кутикула твердіє (склеротизація), і в ній нагромаджуються мінеральні солі, які звільняються при розчиненні гастролітів, конкрецій у клітинах печінки, а також надходять з їжею.

До підтипу Зябродишні, або Ракоподібні, за сучасною системою належать 6 класів, що включають 12 підкласів та 38 рядів. Далі ми розглянемо найголовніші з них.

КЛАС ЦЕФАЛОКАРИДИ (CERHALOCARIDA)

Представників класу Цефалокарида описано лише в середині 50-х років нашого століття. Поки відомо лише 9 видів. Розміри невеликі — від 2 до 4 мм. Живуть на морському дні серед частинок ґрунту на різних глибинах.

Тіло складається з підковоподібної голови, грудей (8 сегментів), черевця (11 сегментів) і тельсона з фуркою, що несе надзвичайно довгі щетинки. Добре розвинені однігліясті антенули та двогліясті антени (рис. 68); очей немає; обидві пари антен розташовані позаду рота, який прикритий спрямованою назад верхньою губою. Мандибули дуже маленькі. Обидві пари максил мають таку ж будову, як і грудні ніжки: листоподібний нечленистий протоподит, до якого кріпляться нечленисті пластинчасті екзоподит і епіподит та членистий плавальний ендоподит. Ніжки виконують рухову та дихальну функції, а також підносять поживні частинки до ротового отвору. Черевце кінцівок не має.

Травна залоза розташована в головному відділі; органи виділення в дорослих — максиллярні залози, у личинок функціонують ще й антенальні; серце багатокамерне, трубчасте, розташоване в грудях, має пару отворів (остій) у кожному сегменті. Черевний нервовий ланцюжок має вигляд драбини.

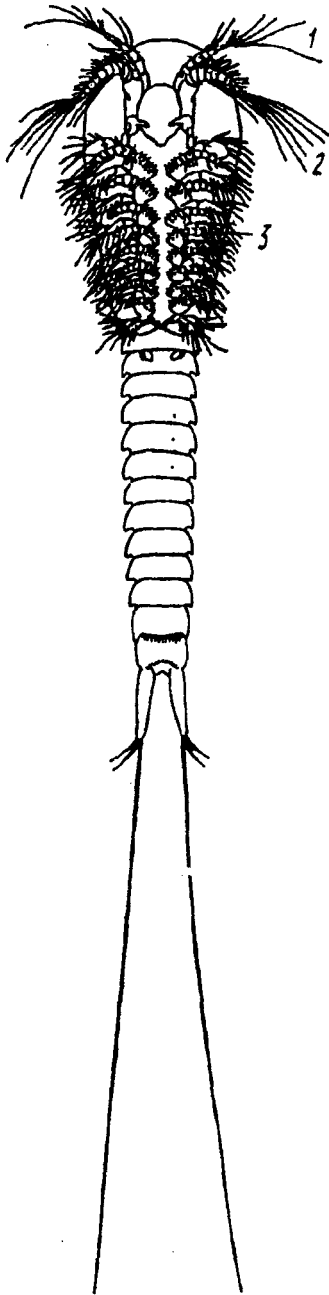


Рис. 68. Цефалокариди – *Hutchinsoniella* з черевної сторони:

1 – антенула; 2 – антени; 3 – грудні кінцівки

Цефалокариди — гермафродити; статеві залози непарні. Яйцеві мішечки розташовані на особливому додатку I сегмента черевця; одночасно виношується лише пара яєць. З яєць виходять метанаупліуси, що ведуть бентосний спосіб життя; перетворення включає від 13 до 18 линянь, після кожного линяння кількість сегментів збільшується (анаморфоз).

КЛАС ЗЯБРОНОГІ РАКОПОДІБНІ (BRANCHIOPODA)

Зяброні ракоподібні живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води, калюжі, солоні озера та лимани. Всі вони ведуть вільний спосіб життя. Описано більше 800 видів.

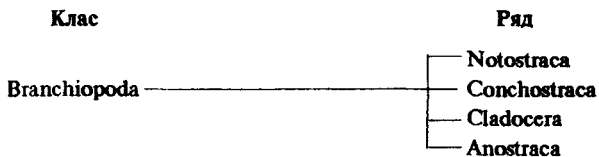
Ступінь цефалізації голови у різних представників різна: від протоцефалона до повносегментної голови, однак голова ніколи не зливається з сегментами грудей. Тагми порівняно мало відрізняються одна від одної; грудні кінцівки одноманітної будови, листоподібні, часто нечленисті, поряд із плавальною, виконують фільтраційну та дихальну функції.

Серце має вигляд поздовжньої судини, яка розміщена на спинній стороні й тягнеться від кінця черевця майже до голови; має до 18 пар остій. Окремих камер воно не має,

однак у ньому є кілька метамерно розміщених клапанів, які зумовлюють рух гемолімфи лише в одному напрямку — до голови. Нервова система — у вигляді драбини, з широко розставленими черевними стовбурами.

Розвиток — з перетворенням: з яйця виходить наупліус.

До класу Зяброногі ракоподібні входять 4 ряди, які ми й розглянемо.



Ряд Щитні (Notostraca). Щитні — мешканці прісних мілких, стоячих водойм, зокрема пересихаючих. З 15 відомих видів в Україні знайдено два. Розміри тіла не перевищують 4—5 см.

Тіло видовжене, голова, груди та основа черевця прикриті спинним щитом (*карапаксом*), який є виростом максиллярних сегментів і не зрощений із тулубом (рис. 69). Голова злита. Обидві пари антен укорочені. Усього налічується до 50 тулубних сегментів. Передні 10 сегментів несуть по парі двогіллястих кінцівок, причому перша й менше друга пари ніг різко відрізняються від інших тим, що на них містяться довгі ниткоподібні придатки, які виконують чуттєву функцію. На інших сегментах — від 4 до 6 пар ніжок, хоча кожен сегмент має єдину пару нервових гангліїв. Це явище (поліподія) невідоме для інших членистоногих. На останніх тулубних сегментах кінцівок немає. Тельсон із довгою фуркою. Основи ніжок мають жуйні вирости, щитні підганяють ними їжу (детрит, дрібні тварини, ікра риб та земноводних) до рота. Можуть також поїдати й більших тварин (пуголовки, мальки, інші щитні).

При висиханні водойм щитні закопуються в ґрунт, де певний час не втрачають життєздатності, яйця ж можуть залишатися сухими, але неушкодженими до 15 років, легко переносяться вітром, що сприяє розселенню цих тварин.

Розмножуються вони переважно партеногенетичним шляхом; самці малочисельні, у багатьох видів зовсім відсутні. З яйця виходить метанупліус. Розвиток триває 2—3 тижні.

В Україні поширені щитні весняний (*Lepidurus arus*), що живе переважно в пересихаючих водоймах у квітні-червні, та літній (*Tropus sanctiformis*), який частіше зустрічається в постійних невеликих водоймах протягом першої половини літа.

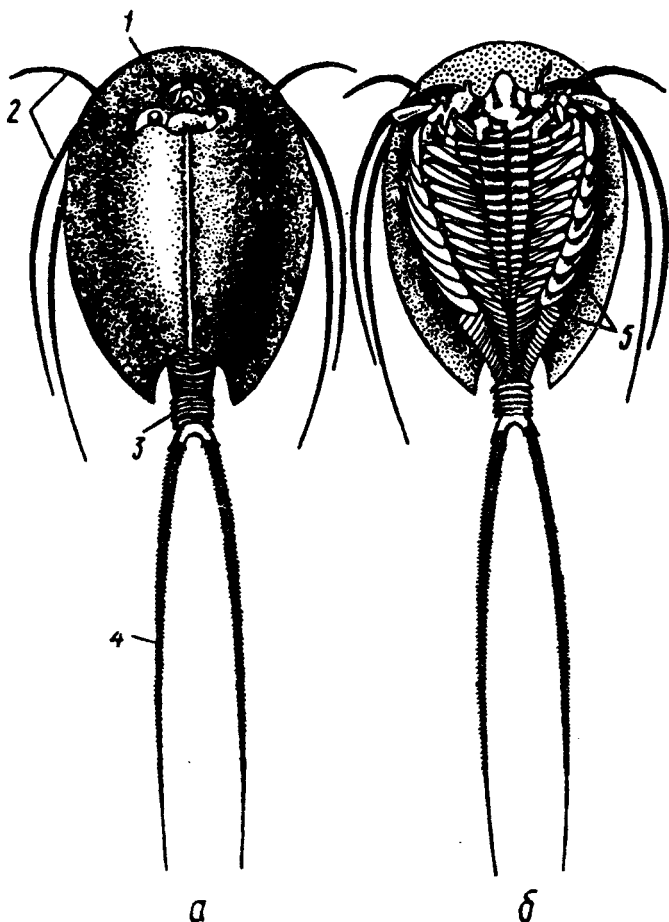


Рис. 69. Щитень *Triops cancriformis* (а – вигляд зі спинної сторони; б – з черевної):

1 – око; 2 – ниткоподібні придатки першої пари грудних ніг; 3 – черевце; 4 – фурка; 5 – грудні ніжки

Викопні щитні відомі з кінця кам'яновугільного періоду. Цікаво, що багато особин *T. cancriformis*, знайдених у скам'янілому мулі початку тріасового періоду, практично не відрізняються від сучасних. Отже, цей вид — один з найдавніших: він існує не менше 200 млн років!

Ряд Двостулкові листоногі (*Conchostraca*). Близько 200 видів конхострак (в Україні лише 5) мешкають у невеликих постійних чи пересихаючих водоймах із прісною або солонуватою водою. Це здебільшого донні тварини. Розміри становлять від 1—2 до 30 мм.

Тіло сплющене з боків, складається з голови й тулуба, що закінчується тельсоном із коротенькою фуркою. Воно вкрите хітиною двостулковою черепашкою, іноді просякнutoю вуглекислим кальцієм (рис. 70). По її периферії помітні концентричні кільця; вони відокремлюють ділянки, що наростають після кожного линяння; таких кілець до 90. На спинній стороні стулки з'єднані пружною зв'язкою (лігамент) з ор-

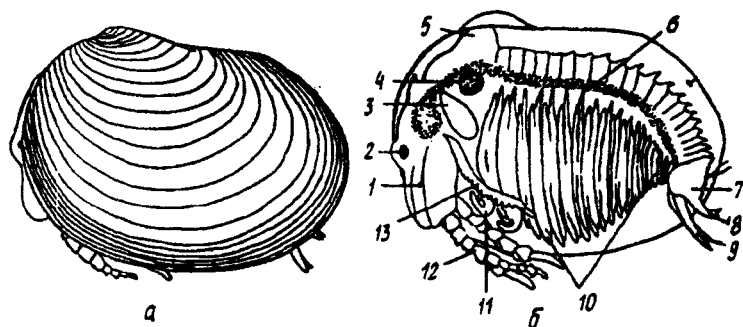


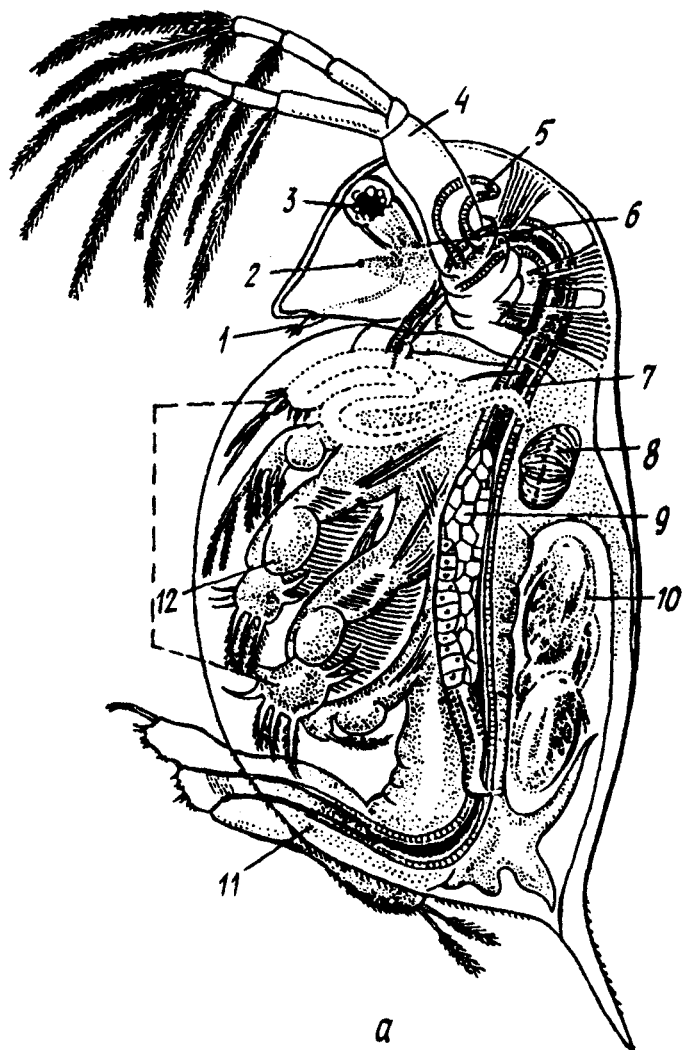
Рис. 70. Двостулкові листоногі:

a - черепашка; *b* - внутрішня будова; 1 - наупліальне вічко; 2 - складне око; 3 - мандибула; 4 - м'яз-замікач; 5 - лігамент; 6 - середня кишка; 7 - нитчасті вирости; 8 - тельсон; 9 - фурка; 10 - тулубні ніжки; 11 - модифіковані тулубні ніжки; 12 - антена; 13 - антенула

ганічної речовини, а закриваються за допомогою єдиного м'яза-замікача, розташованого біля голови. Є пара сидячих складних очей, наупліальне вічко, невеличкі одногіллясті антенули та видовжені двогіллясті антени, призначені для плавання. Кількість сегментів тулуба коливається від 10 до 32; на кожному — пара ніжок із добре розвиненими відростками. Більшість ніжок підганяє їжу до рота, однак у самців перші 1—2 пари перетворені на спеціальні гачки для утримання самиці в момент копуляції, а у самиць екзоподити ряду задніх ніг перетворені на нитчасті вирости для утримання яєць усередині черепашки. Черевце рудиментарне.

Конхостраки — роздільностатеві; у частини спостерігається облігатний (обов'язковий) партеногенез. Самиці виношують запліднені яйця під черепашкою. Яйця довго зберігають життєздатність при висиханні, охолодженні тощо. З них виходить наупліус або вкритий черепашкою метанаупліус.

Усі конхостраки — фільтратори, живляться детритом і дрібними організмами. Найбільші за розмірами види (*Estheria*, *Limnadia*) в основному лежать на боці, дрібніші — риються в ґрунті, скаламучуючи мул рухами черевця та ніжок (*Suzicus*). Іноді (*Lupseus*) плавають догори спиною з розкритими стулками й дуже рідко спускаються на дно.



Близько 300 видів викопних конхострак відомі починаючи з девону; вони тоді жили не тільки в прісних, а й у солоних водоймах (знайдено разом із рештками типово морських трилобітів та амонітів).

Конхостраки мають деяке значення як керівні копалини.

Ряд Гіллястовусі (*Cladocera*). Це переважно прісноводні, інколи морські планктонні тварини, з розмірами тіла до 2 см. Відомо близько 400 видів. В Україні в прісних водоймах

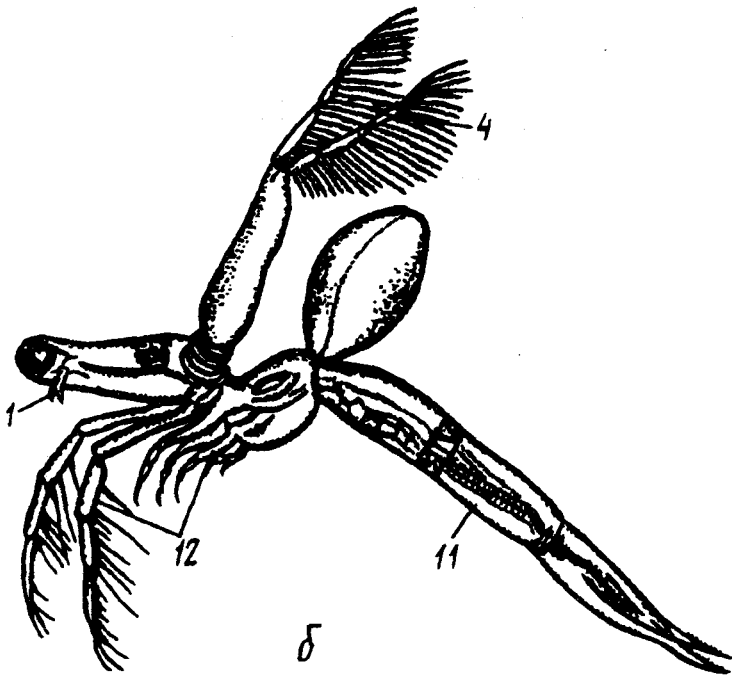


Рис. 71. Гіллястовусі:

a – схема будови дафнії; *б* – *Leptodora kindtii*; 1 – антенула; 2 – наупліальне око; 3 – складне око; 4 – антена; 5 – печинковий виріст; 6 – мозок; 7 – кишечник; 8 – серце; 9 – яєчник; 10 – ембріони у виводковій сумці; 11 – черевце; 12 – грудні ніжки

знайдено 140 видів, у Чорному та Азовському морях — більше десятка.

Тіло сплюснене з боків, складається з голови, грудей і черевця з невеликою фуркою. У більшості є карапакс, перегнутий на спині, однак не розділений на стулки (рис. 71). Голова, не вкрита карапаксом, спереду часто має виріст — рostrum; антенули коротенькі, одногіллясті, антени — дуже видовжені, двогіллясті, з кількома бічними відростками, вкритими щетинками, плавальні. Мандибули та перша пара максил добре розвинені, друга пара максил значно редукована. Є непарне складне око та наупліальне вічко.

Груди складаються з 4—6 сегментів з відповідною кількістю ніжок. Грудні ніжки листоподібні, із зябровими відростками, призначені для дихання та фільтрації. У хижих зябра відсутні, а ендоподити несуть гачки або щетинки для захоплення здобичі. У самиць між тілом та карапаксом часто є порожнина — виводкова камера, де дозрівають яйця. Че-

ревце, як звичайно, не сегментоване, з коротенькою фуркою або довгою голкою (у хижих) на кінці.

Для *Cladocera* характерна гетерогонія. У сприятливих умовах існують лише самиці, які відкладають партеногенетичні диплоїдні (аміктичні) яйця. У різних видів у виводковій сумці міститься від 2 до 100 яєць. Через 1—2 доби з яєць виходять молоді рачки (тільки самиці), й процес повторюється; тому гіллястовусі можуть дуже швидко розмножуватись у великих кількостях. Як правило, при виході молоді рачки линяють. Після багатьох линянь протягом 2—6 діб вони досягають статевої зрілості. За несприятливих умов (зниження температури, нестача їжі, зміна хімічного складу води тощо) з яєць виходять самці, а в статевих шляхах самиць формуються гаплоїдні (міктичні) яйця, які можуть розвиватись тільки після запліднення самцями. Міктичні яйця мають багато жовтка; після запліднення вони вкриваються товстими оболонками. У видів з виводковою камерою (*Daphnia*) запліднені яйця відкладаються туди. Вони оточуються шаром клітин, що вкриваються міцною кутикулою. Часто така оболонка формується навколо двох яєць. Утворюється так зване «сідельце» — ефіпій. Під час линяння самиці ефіпій потрапляє у воду. Він має повітроносний шар, тому переміщується на великі відстані. Міктичні яйця повинні пройти стадію спокою, під час якої вони дуже стійкі до охолодження та висихання. За сприятливих умов із них виходять самиці, які знову починають розмножуватись партеногенетично.

У *Daphnia* та інших родів протягом року залежно від температури води спостерігається сезонна внутрішньовидова мінливість — *циклomorфоз*. Чим вища температура, тим довші в них вирости карапаксу та антени. Це пов'язане з тим, що нагріта вода менш густа, і тому для втримання в її товщі рачка необхідна більша площа його опори.

Більшість гіллястовусих — фільтратори, що живляться дуже дрібними одноклітинними організмами (бактерії, водорості, найпростіші). До фільтраторів належать поширені у прісних водоймах види родів *Daphnia* (*D. pulex*, *D. magna*), *Bosmina* (*B. longirostris*). Хижі види (*Leptodora*, *Bythotrephes*) полюють на рачків, коловерток, часом поїдають мальків риб. Здобич знаходять за допомогою зору; наздоганяють жертву, захоплюють її грудними ніжками й пережовують мандибулами. За добу знищують 25—50 рачків. Хоча хижі види в окремих водоймах винищують до 40 % інших гіллястовусих, однак самі, в свою чергу, є кормом для риб, тому шкода від такого виїдання незначна. Поживність гіллястовусих, зокрема дафній, дуже висока: в них міститься близько 50 % білків

та майже 11 % жирів. Cladocera — основна їжа мальків ряду промислових риб (сазан, інші коропоподібні, молодь судака, осетрові, лососеві тощо). Дафній розводять на рибозаводах у спеціальних басейнах.

Ряд Безчерепашкові (Anostraca). Представники ряду Anostraca живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води, калюжі, солоні озера та лимани. Описано понад 200 видів, з них в Україні знайдено 12. Розміри безчерепашкових не перевищують 2 см.

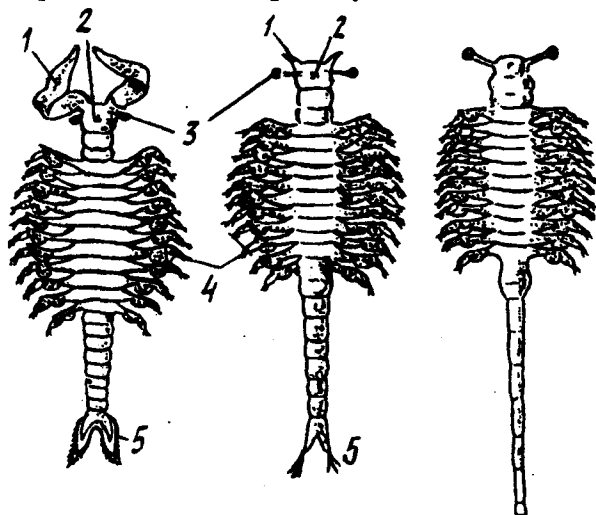


Рис. 72. Безчерепашкові (*Artemia salina*, що живуть у воді різної солоності):

1 - антена; 2 - наупіальне око; 3 - фасеткове око; 4 - грудні ніжки; 5 - фурка

Голова складається з протоцефалона, на якому розташовані пара стебельчастих складних очей та непарне наупіальне око, коротенькі нечленисті антенули та більш довгі антени, й гнатоцефалона (мандибулярний та два максиллярні сегменти з щелепами). Кожен із 11—12 грудних сегментів несе пару листоподібних ніг. Черевце складається з семи-восьми сегментів та тельсона з фуркою і не має кінцівок. Два перші сегменти черевця злиті й утворюють так званий генітальний відділ: у самиць тут розташований яйцевий мішок, а у самців — парний копулятивний орган. Розвиток — із перетворенням: з яйця виходить наупліус.

Anostraca — переважно фільтратори, однак здатні й до хижацтва. Плавають на спині, грудні ніжки роблять плавальні рухи, одночасно спричиняючи рух води до рота.

Один із найкраще вивчених видів цього ряду — *Artemia salina* (рис. 72), що живе в усьому світі в лиманах, озерах та

інших водоймах із різною солоністю: від майже зовсім прісних до насичених солями. Вивчення фізіологічних особливостей артемії показало, що в неї зберігається постійна солоність крові, незалежно від коливань солоності води, в якій вона живе, що пов'язане, як уже згадувалося, з особливостями функціонування видільної системи.

Основна їжа артемії — кілька видів мікроскопічних діатомових та зелених водоростей, а при їх нестачі — бактерії, що населяють дно водойм. Залежно від солоності змінюються пропорції тіла артемії та його придатків. Раніше різні форми артемії описували як окремі види.

Крім популяцій із самцями й самицями відомі партеногенетичні форми артемії. Цікава особливість *Artemia salina* — існування поліплоїдних рас — явище, дуже рідкісне серед тварин. Є дво-, три-, п'яти- та восьмиплоїдні раси, серед яких трапляються такі, що здатні як до двостатевого розмноження, так і до партеногенетичного; при цьому вони не відрізняються ні за розмірами, ні за зовнішньою будовою.

Яйця артемії характеризуються стійкістю — вони витримують повне висихання (у досліді їх нагрівали до 80° С), зниження температури до -194° С тощо. З яєць виходять наупліуси, які протягом 20—35 діб перетворюються на статевозрілу особину.

Значна швидкість розмноження й висока екологічна пластичність роблять артемію перспективним об'єктом для розведення як живого корму для риб. Яйця артемії збирають у великих кількостях для живлення мальків: їх кидають у воду; наупліуси з'являються майже відразу. В Україні артемія масово мешкає у Сиваші.

КЛАС РЕМІПЕДІЙ (REMIPEDIA)

Нещодавно в морській воді прибережної печери на глибині близько 20 м на Багамських островах (Карібське море) знайдено новий вид ракоподібного, описаний у 1981 р. під назвою *Speleonectes lucayensis* (рис. 73). Згодом близькі види було знайдено в інших печерах цього архіпелагу, а також у воді печери на Канарських островах. Відомо чотири види реміпедій, що належать до трьох рядів.

Тіло завдовжки до 43 мм складається з синцефалона, членистого (31—32 сегменти) тулуба й тельсона з фуркою; сегментація його гоміномна — унікальна примітивна риса для ракоподібних. Кінцівки тулуба розміщені з боків, як параподії; вони двогіллясті, членисті. Синцефалон досить оригінальної будови: на голові є дві пари двогіллястих антен, перед ними є пара одночленистих придатків — переданти,

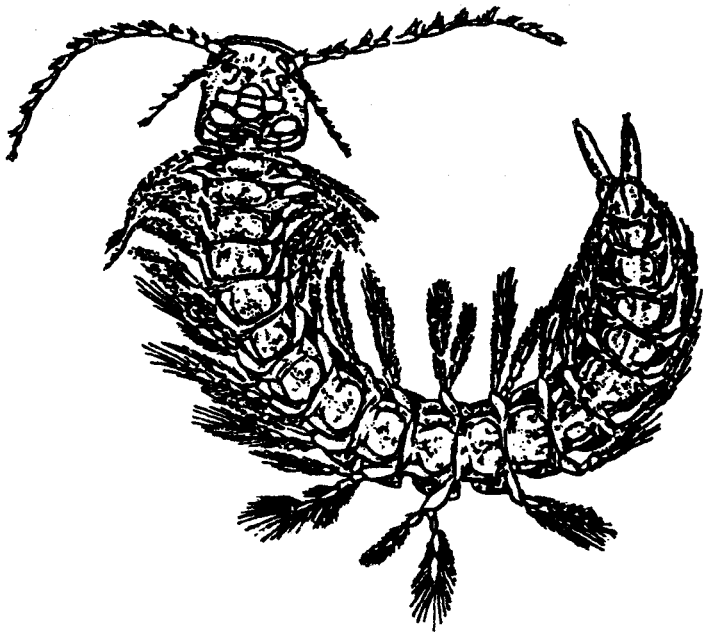


Рис. 73. Реміпедії: *Spelaeonectes* sp.

функцію яких не з'ясовано. Є пара мандибул із зубцями й дві пари одногіллястих максил, за якими розташована пара ногощелеп.

Нервова система типу черевної драбини (поздовжні стовбури парні, ганглії є в кожному сегменті). Очей немає. Гонади парні, розташовані від максил II до XIV сегмента тулуба. Рачки плавають черевцем догори. Розвиток не вивчено.

КЛАС МАКСИЛОПОДИ (MAXILLOPODA)

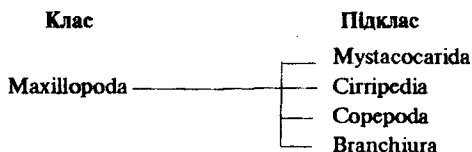
Представники цього класу поширені в усьому світі. Вони населяють як морські, так і прісні води, живуть на дні й у товщі води на різних глибинах, у капілярній воді між піщинками тощо. Поряд з вільноживучими є види, що ведуть прикріплений та паразитичний способи життя.

Тіло максилопод складається з синцефалона, грудей та черевця, що закінчується тельсоном. До складу синцефалона входять головні та перший грудний сегменти, останній несе ногощелепи. Антенули одногіллясті, видовжені; антени та мандибули двогіллясті, обидві пари максил одногіллясті, ба-

гаточленикові; є непарна верхня губа. Ногощелепи різної будови (одно- або двогіллясті).

Груди складаються з шести, рідше — з чотирьох чи п'яти сегментів, із яких перший входить до складу синцефалона. Грудні ніжки переважно двогіллясті й виконують локомоторну функцію; вони призначені для плавання чи створення руху води. Черевце з різною кількістю сегментів (3—5), без кінцівок; тельсон з різними причленованими виростами («каудальні придатки»). У більшості видів розвинене лише непарне (наупліальне) око; кровоносна система дуже редукована. З яйця вилуплюється наупліус.

До класу Максилоподи належать чотири підкласи, що включають 14 рядів. Розглянемо найважливіших представників цих підкласів.



ПІДКЛАС МІСТАКОКАРИДИ (MUSTACOCARIDA)

Це невелика група рачків (відомо лише 11 видів), що живуть у піску морських пляжів припливно-відпливної зони та приморських печер. Між частинками піску є проміжки, заповнені водою, де поряд з іншими тваринами (найпростіші, різноманітні черви) живуть і містакокариди. Така фауна зветься *інтерстиціальною*. Розміри містакокарід невеликі (до 1 мм завдовжки).

Тіло видовжене (рис. 74), голова поділена глибокою попереочною перетяжкою на передній відділ, де розташовані парний лобний виріст, дві пари простих вічок і антенули, та задній відділ, де розміщені двогіллясті антени, дуже подібні до них верхні щелепи з жуйним відростком, дві пари одногіллястих багаточленикових максил (друга пара розвинена краще ніж перша, її протоподит несе багато щетинок для фільтрації) та пара ногощелеп (можуть бути дво- або одногіллясті). Верхня губа дуже видовжена, досягає ногощелепного сегмента. Головні кінцівки призначені не тільки для фільтрації води, а й для руху.

Є чотири вільні сегменти грудей. Грудні ніжки значно редуковані, притиснені до тулуба і в русі участі не беруть. Черевце складається з п'яти сегментів без кінцівок і закінчується тельсоном з добре розвиненою фуркою, що несе довгі щетинки. Сегменти грудей і черевця рухомо зв'язані

між собою, можуть частково втягуватись один в одний, що сприяє просуванню між піщинками. Підгортаючи черевце під себе і з силою відштовхуючись фуркою, містакочариди можуть стрибати. Так вони рухаються, потрапивши на поверхню ґрунту; вони здатні також дуже швидко закопуватися.

Містакочариди — фільтратори, живляться детритом, бактеріями, найпростішими тощо. Течія води спрямовується щетинками ногощелеп і максил уперед, до жуйних відростків мандибул. Видовжена верхня губа створює своєрідний канал для цього потоку.

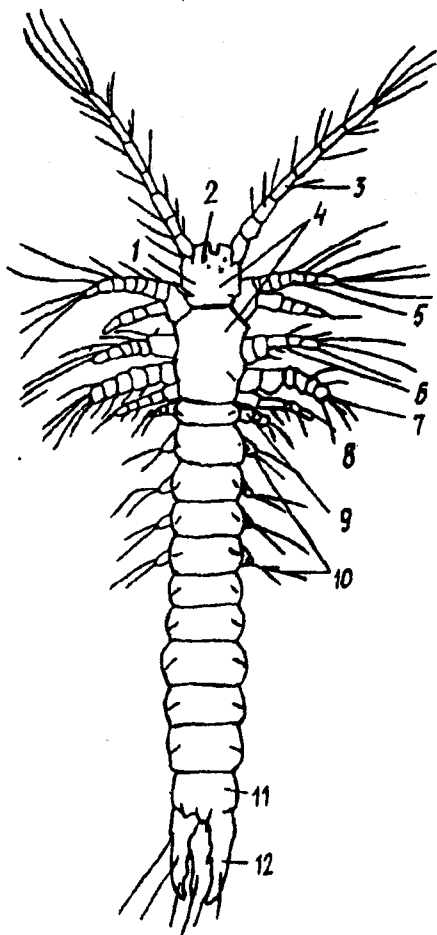


Рис. 74. Містакочариди: *De-schelocaris gestans*:

1 — шов на голові; 2 — прості вічка; 3 — антенула; 4 — голова; 5 — антени; 6 — мандибули; 7 — максил I; 8 — максил II; 9 — ногощелепи; 10 — грудні ніжки; 11 — тельсон; 12 — фурка

ПІДКЛАС ВУСОНОГІ (CIRRIPEDIA)

Цей підклас об'єднує надзвичайно спеціалізовані сидячі фільтруючі або паразитичні форми. Вусоногі мешкають лише в морях; відомо понад 1000 сучасних видів. У фауні Чорного моря є не більше ніж 10 видів, в Азовському — один. Розміри вусоногих — від кількох міліметрів до 2—5 см.

Антенули й весь передній відділ голови вусоногих перетворюються на орган прикріплення: в одних видів — на довге м'ясисте стебельце, в інших — пласку широку підоснову.

Антени та складні очі атрофуються, інші придатки голови спрощуються, вони оточують ротовий отвір, який розташований на задній частині голови. У деяких видів головний відділ зовсім зникає (див. далі).

Тіло вусоногих одягнене двома шкірними (мантійними) складками, як у молосків. Мантия непаразитичних форм виділяє назвні вапнякові пластинки, що утворюють захисну черепашку. М'яке тіло вкрите мантиєю, власне грудний відділ у представників ряду *Thoracica* має шість сегментів з двогіллястими кінцівками, у представників ряду *Acrothoracica* — чотири сегменти з одnogіллястими кінцівками, а *Rhizocerphala* (коренеголові) втрачають членистість і кінцівки. Черевце і його придатки редуковані.

Вусоногі, як правило, гермафродити, але деякі з них (наприклад, *Aelippe*) роздільностатеві, причому самці їх дуже малі й сидять у мантийній порожнині самиці. Ще цікавіші інші *Cyrtipedia* (родина *Scalpellidae*, деякі види роду *Balanus*), у яких поряд з гермафродитними особинами є карликові «додаткові» самці. Нарешті є види, нормальні особини яких можуть бути як самицями, так і гермафродитами; і в перших, і в других є карликові самці. Умови, які визначають розвиток личинки в самицю, самця чи гермафродитну особину, невідомі.

З яєць вусоногих виходить типовий наупліус. Після кількох линянь він переходить у стадію метанаупліуса, за якою йде стадія, характерна лише для вусоногих — циприсоподібна личинка. Вона має двостулкову кутикулярну черепашку, що вкриває все тіло, чотиричленикові антени з присисними дисками та цементними залозами, спрощені мандибули та максилі і шість пар грудних двогіллястих плавальних ніжок. Наявність двостулкової черепашки робить личинку подібною до черепашкових ракоподібних із роду *Cypris*, звідки і її назва. Циприсоподібна личинка деякий час плаває за допомогою грудних ніг, а потім прикріплюється антенулами до придатного субстрату. Дальший її розвиток у представників різних рядів проходить по-різному.

Серед вусоногих ряду *Thoracica* широко відомі так звані морські жолуди (надродина *Balanomorpha*) (рис. 75) та морські качечки (надродина *Lepadomorpha*) (рис. 76). У перших голова утворює широку підшву, а все тіло вкрите вапняковими пластинками (див. рис. 75). Тіло рачка розташоване в черепашці черевцем догори. Рух та фільтрація води відбуваються за допомогою рухомих пластинок черепашки та двогіллястих грудних ніжок, що несуть багато щетинок («вусоніжки»). У морських качечок (рис. 76) передня частина голови витягнута в стебельце, що частіше не вкрите вап-

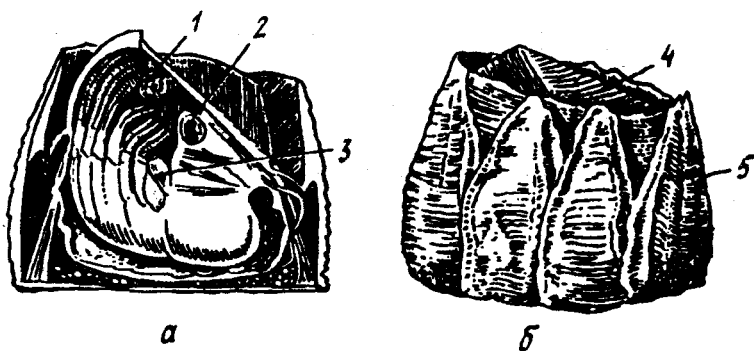


Рис. 75. Морський жолудь:

a – внутрішня будова; *б* – зовнішній вигляд; 1 – грудні ніжки; 2 – м'яз-замікач даху; 3 – ротовий конус; 4 – пластинки даху; 5 – пластинка будиночка

няковими пластинками, а тіло вкрите сплюснутою з боків черепашкою, що складена з 5—6 правильно розміщених пластинок. Деякі морські жолуді прикріплюються до шкіри китів. При цьому представники роду *Coronula* живляться, фільтруючи воду, а *Tubicinella* та інші стають паразитами й живляться тканинами та кров'ю китів.

З одного боку, *Thoracica* відіграють важливу роль як елементи обростання: оселяючись у великій кількості на підводних спорудах, днищах суден тощо, вони значно погіршу-

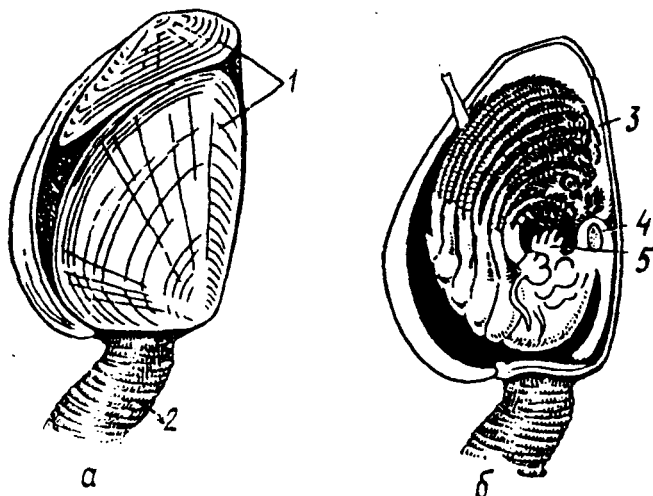


Рис. 76. Морська качечка:

a – зовнішній вигляд; *б* – внутрішня будова; 1 – черепашка; 2 – стебельце; 3 – грудні ніжки; 4 – м'яз-замікач; 5 – ротовий конус

ють їхні гідродинамічні якості. З іншого боку, їхні наупліуси є кормом для багатьох промислових видів риб. У деяких країнах (Іспанія, Чилі, острови Тихого океану) великі особини вусоногих вживаються в їжу.

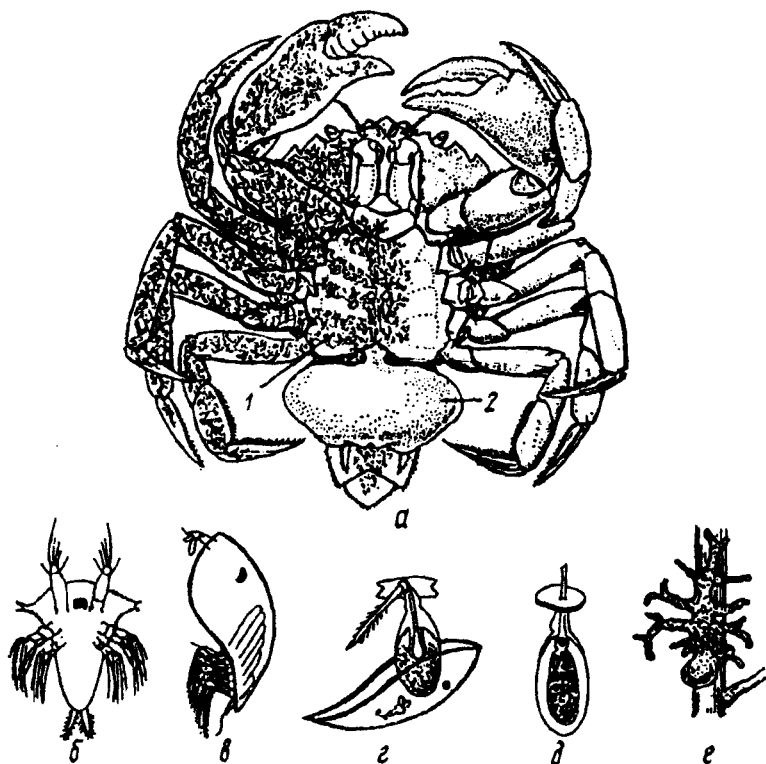


Рис. 77. *Sacculina carcini*:

a – доросла особина на черевці краба; *б* – наупліус; *в* – щиприсоподібна личинка та *г* – її прикріплення біля щетинки до покривів краба і формування кентрогона; *д* – міграція клітин кентрогона в тіло хазяїни; *е* – молодий паразит на поверхні середньої кишки; 1 – розгалуження в тілі краба; 2 – зовнішня частина тіла сакуліни

У геологічній історії вусоногі відомі з початку силурійського періоду; вони мають значення як керівні копалини.

Представники ряду *Acrothoracica* (відомо близько 50 видів) цікаві своєю здатністю свердлити черепашки молюсків, скелети коралів, моховаток, а іноді — морських жолудів. Вони не мають вапнякових пластинок, тільки на передній частині голови самиці є кутикулярна пластинка, що, ймовірно, бере участь у процесі свердління.

Серед вусоногих найсвоєріднішу будову мають представники ряду *Коренеголові* (*Rhizocerphala*) — паразити десятиногих раків. У дорослих коренеголових відсутні сегментація, кінцівки, кишечник, органи виділення; в розвитку вони проходять стадії наупліуса та циприсоподібної личинки; в деяких наупліус відсутній. Налічується близько 250 видів.

Дуже поширений, у тому числі й у Чорному морі, паразит крабів *Sacculina sarcini*. Зовні виглядає як мішок, розташований під черевцем хазяїна (рис. 77). Насправді це лише частина тіла паразита, в якій розташовані статеві органи — великі яєчники та маленькі сім'яники. Від мішка відходять коренеподібні вирости, що обплітають усі внутрішні органи хазяїна. Живлення осмотичне: через тоненькі покриви відростків соки краба потрапляють в організм паразита.

При розмноженні яйця сакуліни потрапляють у порожнину мішка, де й запліднюються. Наупліус виходить у воду, де линяє кілька разів й перетворюється на циприсоподібну личинку. Всі фази розвитку *Sacculina*, як і інших коренеголових, не мають кишечника й живляться за рахунок жирового тіла. Через кілька днів після утворення циприсоподібна личинка прикріплюється до молодого краба антенаулами. Потім вона линяє два рази, втрачаючи кінцівки, мантию, черепашку, око та більшість внутрішніх органів. Так виникає спеціальна фаза розвитку — кентрогон. Це мішечок, заповнений недиференційованими клітинами. Через канал, утворений антенаулами, ці клітини потрапляють у порожнину тіла краба і з током гемолімфи переносяться до середньої кишки, на поверхні якої осідають. Тут формується система розгалужень, що обплітають усі органи хазяїна; через кілька місяців паразит досягає статевої зрілості, і його частина зі статевими залозами вип'ячується назовні у вигляді мішка. Сакуліна живе близько трьох років; хазяїн, як правило, переживає паразита.

Інший представник, *Peltogaster gracilis*, також паразит крабів, відрізняється роздільностатевістю. Доросла самиця подібна до *Sacculina*, а самці схожі на циприсоподібних личинок і мешкають у спеціальних розширеннях мантийної порожнини самиці.

До ряду *Мішкогрудих* (*Ascothoracida*) належить близько 40 видів паразитичних рачків. Вони мають великий карапакс, який інколи розривається в мантию; стулки карапакса з'єднані єдиним м'язом-замикачем, який розміщений під кишечником. Антени відсутні, щелепи видозмінені в колючосисний апарат, який лежить у футлярі, що утворений нижньою губою. Антенули подібні до клішні. Особливо розвинені у личинок, бо з їх допомогою рачок кріпиться до

хазяїна. Груді складаються з шести сегментів; грудні ніжки в частини ендopаразитичних форм редуковані. Черевце складається з 4—5 сегментів, дуже рухливе, має фурку. За одним винятком мішкогруді роздільностатеві, з різким статевим диморфізмом.

З яйця виходить метанаупліус без ока; після шести линьок він перетворюється на аскоторацидну личинку, що відрізняється від циприсоподібної відсутністю антен.

У межах ряду відомі як екто-, так і ендopаразити. Найпримітивнішими вважаються ектопаразити шестипроменевих коралів *Synagoga tīga*, які пересуваються по тілу хазяїна та за допомогою хоботка висмоктують його соки; статевий диморфізм і процеси дегенерації дорослих виражені слабо. Грудні ніжки добре розвинені, плавальні, мантия коротенька. Інші види роду *Synagoga*, що паразитують на морських ліліях, мають помітний статевий диморфізм: самиці більші, ніж самці, й мантия у самиць прикриває все тіло, має багато кишень (виводкові камери), а у самців черевце опинилося поза мантиєю. У видів роду *Ascothorax* і родини *Laugidae* самиці паразитують всередині пухлин у тілі коралів; самці маленькі, мешкають у тих самих пухлинах, що й самиці (*Ascothorax*), або є ектопаразитами тих самих хазяїв (*Laugidae*). Нарешті, у *Dendrogaster*, що паразитує в порожнині тіла морських зірок, самиця не має кінцівок і сегментів. Вона складається з невеликого тулуба, від якого відходять дуже розгалужені вирости мантиї. Самці мікроскопічні, мають плавальні торакоподи та дві довгі нерозгалужені мантийні ніжки, де розташовані сім'яники й відгалуження кишечника. Вони мешкають у мантийній порожнині самиць.

Цікаво, що плідочість у мішкогрудих збільшується в міру спеціалізації до паразитизму: ектопаразит *Synagoga* відкладає близько 60 яєць, а ендopаразитичний *Dendrogaster* — близько 20 тис. Паразитування мішкогрудих призводить до кастрації хазяїв — коралів чи голкошкірих.

ПІДКЛАС ВЕСЛОНОГІ (COPEROIDA)

Копеподи живуть у всіх типах прісних і морських водойм. За способами живлення вони можуть бути фільтраторами, хижаками, рослиноїдними; є планктонні форми й мешканці придонних вод тощо. Описано майже 9 тис. видів. Понад 20 % із них ведуть паразитичний спосіб життя.

Тіло завдовжки від 0,1 до 32 мм, складається зі синцефалона, п'ятисегментних грудей та три-чотирисегментного черевця, що закінчується тельсоном із фуркою (рис. 78). На голові є наупліальне око. Антенули видовжені, часом довші

ніж тіло, виконують плавальну та чутливу (хімічне чуття, дотик) функції; одногіллясті. Антени вкорочені, як правило, двогіллясті. Мандибули з жуйними зубцями. У деяких морських видів ці зубці зверху покриті коронками з двоокису кремнію, що збільшує їхню міцність. Є дві пари максил і пара ногощелеп. У фільтруючих форм антени та щелепи створюють рух води і виконують функцію фільтрувального апарата. П'ять пар грудних ніжок двогіллясті, плавальні, у самців деяких видів остання пара їх видозмінена і служить для прикріплення сперматофорів до статевих отворів самиці (вони розташовані в обох статей на I сегменті черевця). Фурка часто складається з кількох гілок, укрита довгими війками, що поліпшує ширяння у воді. Дихальна система відсутня; серце є лише в деяких представників (підряд *Calanoida*) у вигляді невеличкого пухирця.

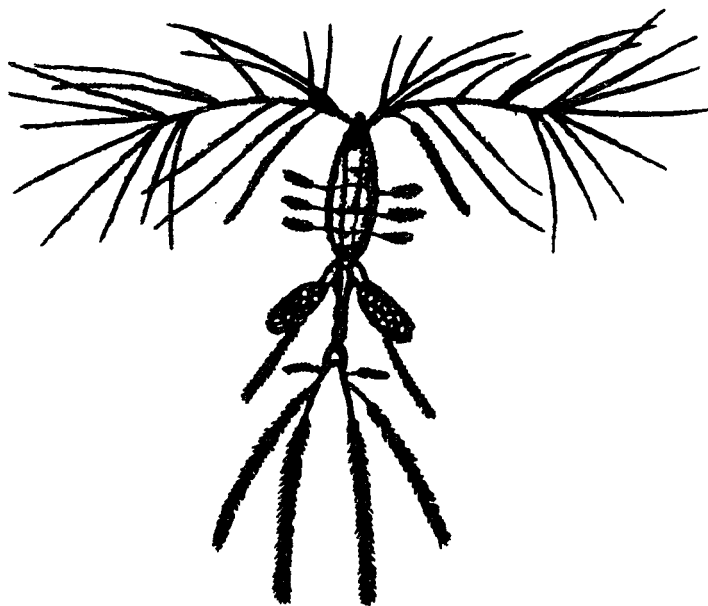
У паразитичних видів придатки голови перетворюються на органи прикріплення до хазяїна, мають вигляд гачків тощо; грудні ніжки частково чи зовсім зникають, покриви стають м'якими, органи чуття редукуються, сегментація стає невираженою або зовсім зникає.

Копеподи роздільностатеві. Є досить значний статевий диморфізм: розміри самців менші, ніж самиць, є відміни в будові антенул і задніх грудних ніжок; особливо різко відрізняються обидві статі у паразитичних видів. У деяких прісноводних форм відомий партеногенез. Запліднення сперматофорне.

Деякі примітивні планктонні види відкладають яйця просто у воду, однак частина вільноживучих форм (*Cyclops* тощо) та паразитичні рачки формують один-два яйцеві мішки, прикріплені біля основи черевця самиці — своєрідне піклування про нащадків. Наупліус проходить 5—6 стадій, після чого перетворюється на так звану копеподитну личинку, в якій черевце сегментоване й поступово формуються грудні ніжки; вона також проходить 5—6 стадій. У глибоководних і печерних видів копепод, що мають незначні (до 1 мм) розміри, кількість личинкових стадій зменшується, а плодючість падає до 1—2 яєць у кладці.

У підкласі *Copepoda* виділяють від трьох до восьми рядів. Ми розглянемо лише деякі з них і паразитичні види, що належать до різних рядів.

Представники ряду *Каланойди* (*Calanoida*) — виключно планктонні форми. Вони добре пристосовані до такого способу життя: дуже довгі розгалужені антенули (рис. 78, а), видовжені й широкі голова та груди, вкорочене черевце (пристосування до ширяння); у воді тримаються вертикально. Мешкають на різних глибинах переважно морських водойм;



a

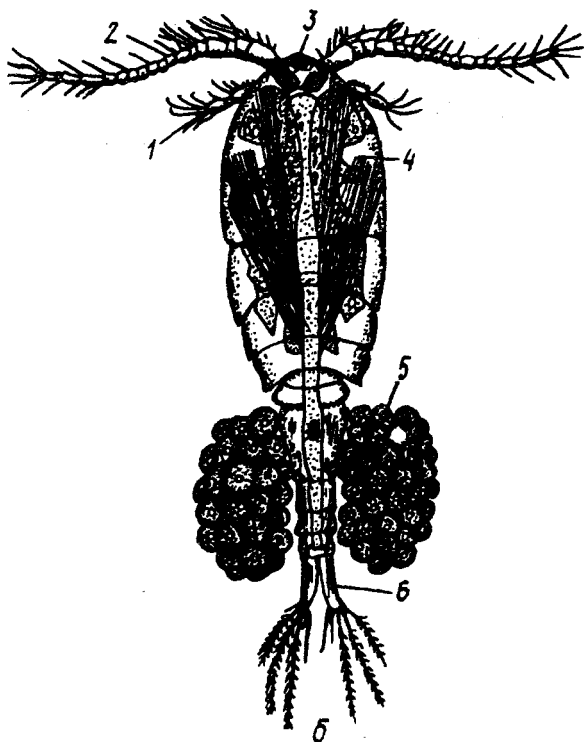
Рис. 78. Веслоногі ракоподібні:

a — *Oithona plumifera*; б — *Cyclops strenuus*; 1 — антенула; 2 — антена; 3 — наупіальне око; 4 — стигмифалон; 5 — яйцеві мішки; 6 — фурка

за способом живлення — в основному фільтратори, хоч є й хижаки. Каланоїди — основа морського планктону, вони утворюють найбільшу тваринну масу на нашій планеті.

У поверхневих шарах Чорного моря поширений *Calanus helgolandicus*, забарвлений у червоний колір, особливо в його копеподитних стадіях, завдяки присутності особливих ліпідів («червоний каланус») — основа живлення різних морських риб, особливо оселедцевих. Калонідами, крім риб, живляться й вусаті кити. Поживні властивості цих рачків дуже високі: в них міститься до 60 % білків, 20 % вуглеводів та 15 % жирів.

Види ряду Циклопоїди (*Cyclopoidea*) мешкають переважно на дні або в придонній зоні. Голова, груди і антенули в них коротші, а черевце довше, ніж у каланоїдів; у самиць завжди два яйцеві мішки (рис. 78, б). Здебільшого це дуже численні мешканці прісних водойм. Пересуваються стрибкоподібно, одночасно вдаряючи чотирма парами грудних ніжок (п'ята пара редукована). Більшість — хижаки, живляться найпростішими, дрібними олігохетами, водяними личинками комах, іншими рачками, личинками риб тощо; є й рослинодні,



що споживають головним чином одноклітинні або колоніальні зелені, діатомові та синьозелені водорості. Деякі ведуть планктонний спосіб життя (*Cyclops strenuus*); є чимало паразитів. Циклопоїди та їхні наупліуси — основа живлення молоді більшості прісноводних риб. З іншого боку, паразитичні види шкодять рибі, а деякі є проміжними хазяями стьожаків.

До ряду *Гарпактикоїди* (*Harpacticoida*) належать дуже дрібні рачки. Їхнє тіло (рис. 79), як звичайно, витягнене, вузьке, антенули вкорочені, що пояснюється донним способом життя; багато видів мешкає в капілярних умовах: між піщинками дна тощо. Вони заселяють морські та прісні водойми; деякі живуть на суходолі, в добре зволжених розростаннях мохів і лишайників. Червоподібна форма зумовлена тим, що повзають вони за допомогою грудних ніжок, згинаючи тіло. Дуже поширений у прісних водоймах вид *Elaphoidella bidens*.

Серед них є багато паразитичних видів: як екто-, так і ендопаразити різних морських безхребетних—кишководорожнинних, ехіурид, поліхет, молюсків, голкошкірих тощо.

На рибах і китах вони оселяються переважно на покривах, зябрах, інколи в ротовій порожнині. Види роду *Ergasilus* (рис. 80, а) мешкають на зябрах прісноводних риб; інколи на одного хазяїна чіпляється кілька тисяч паразитів, що призводить до загибелі рибини. Личинки та молоді особини ведуть вільний спосіб життя, і тільки після копуляції рачки

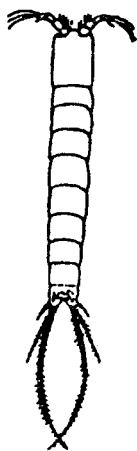
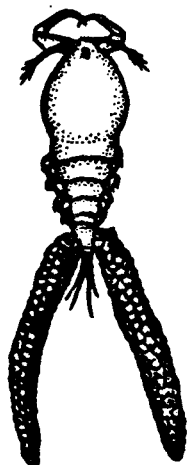
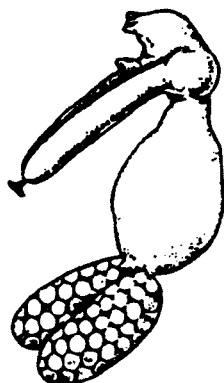


Рис. 79. Гарпак-
тикоїди: *Argnose-
tella spinicauda*



а



б

Рис. 80. Самці паразитичних Сорепода з прісноводних риб:

а — *Ergasilus peregrinus*; б — *Achterea*

прикріплюються до зябер. Великої шкоди завдають рачки роду *Muticola* — паразити мідій. У деякі роки запаси мідій через цих паразитів зменшуються в 10 разів. Найбільший представник веслоногих — *Pennella balaenoptera* паразитує на шкірі китів і досягає довжини 32 мм. Цікаво, що у *Pennella* з яйця виходить копеподитна личинка; розвиток зі зміною хазяїна — молоді особини після копуляції паразитують на головоногих, а потім переходять на китів. Паразитичні копеподи завдають великої шкоди прісноводним і деяким морським риbam, особливо вони небезпечні для молоді в рибозвідних господарствах.

ПІДКЛАС ЗЯБРОХВОСТІ, АБО КОРОПОЇДИ (BRANCHIURA)

Зяброхвості — невелика група (близько 130 видів) ектопаразитів риб; в Україні знайдено 3 види. Тіло сплющене в дорзовентральному напрямі, поділене на передній та задній

відділи (рис. 81). Передній відділ утворений синцефаломом, покритим карапаксом, на якому зверху розташовані пара фасеткових очей та 1—3 наупліальні вічка. Антенули й антени вкорочені. Антенули мають кігтеподібний придаток для прикріплення до риби. Мандибули перетворені на колючосисний хоботок; перші максилі видозмінені у фіксуєчий

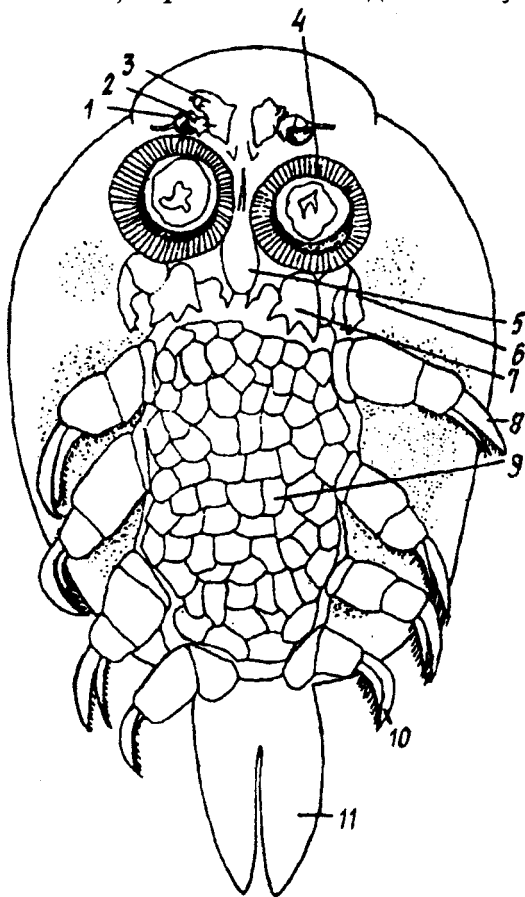


Рис. 81. Схема будови самки зяброхвостих:

1 - фасеткове око; 2 - антена; 3 - антенула; 4 - прикріпний диск (перша максила); 5 - хоботок; 6 - другі максилі; 7 - базальна пластинка ногощелеп; 8 - перші грудні ніжки; 9 - маса яєць; 10 - четверті грудні ніжки; 11 - черевце

орган — присосок, другі максилі одногіллясті, також слугують для прикріплення; є пара ногощелеп.

Задня половина тіла складається з грудей і черевця; всі її сегменти з'єднані між собою рухомо. Груді складаються з 4

сегментів, на кожному з яких є пара плавальних двогіллястих кінцівок; до складу черевця входять два сегменти без кінцівок і тельсон. Розміри тіла коропоїдів не перевищують 10 мм. Коропоїди можуть вільно плавати, тимчасово залишаючи своїх хазяїв.

Кровоносна та дихальна системи відсутні; середня кишка має багато сліпих виростів, які наповнюються кров'ю хазяїна; коропова воша може голодувати до трьох тижнів, доки кров не перетравиться. Коропоїди роздільностатеві; статевий диморфізм не виражений. Самець запліднює самицю, коли вона перебуває на хазяїні та ссе кров; запліднення внутрішнє. Самиця відкладає яйця (у *Argulus foliaceus* від 20 до 250) на підводні предмети, приклеюючи їх до субстрату секретом так званої черепашкової залози, що лежить перед передньою парою грудних ніжок.

Розвиток прямий: через 3—5 тижнів із яйця виходять молоді рачки, в яких передні максилі ще не перетворені на присоски, а плавальні ніжки і карапакс укорочені. Молодь прикріплюється до риби, ссе кров і на ній же линяє п'ять разів, переходячи в дорослу стадію. У деяких морських видів із яйця виходить метанаупліус.

Коропоїди — кровососи прісноводних та морських риб, причому видової специфічності до хазяїна у них немає. Деякі більш спеціалізовані види паразитують на пуголовках і каракатицях. Хазяїна коропоїди знаходять за запахом та коливанням води, що сприймається чутливими щетинками на поверхні їхнього тіла. Зір слугує лише для орієнтації при плаванні. Шкода, якої коропові воші завдають рибі, загалом невелика, однак при масових розмноженнях звичайний у наших прісних водоймах *Argulus foliaceus* може спричинити загибель мальків.

КЛАС ЧЕРЕПАШКОВІ РАКОПОДІБНІ (OSTRACODA)

Це морські чи прісноводні дрібні (1—30 мм) ракоподібні, що населяють усі типи водойм від невеликих калюж до найбільших глибин світового океану. У тепловодному струмку в США знайдено рачків із роду *Potamosyrpis*, що здатні до нормальної життєдіяльності при температурі +54° С; це одна з найбільш терmostійких багатоклітинних тварин. Проте багато видів остракод високих широт постійно живуть при температурі, що не набагато перевищує нульову. Більшість остракод веде бентосний спосіб життя, повзаючи за допомогою антен і грудних ніжок, в основному другої пари. Деякі форми (прісноводні *Syrpidae*) можуть і повзати, і плавати; є спеціалізовані планктонні морські форми з добре розви-

неними складними очима. Деякі здатні підвішуватися черевцем догори до плівки поверхневого натягу та пересуватись уздовж неї (*Notodromas* та ін.). Багато видів здатні закопуватися у мул на глибину до 7 см. Частина живе як коменсали на поверхні тіла інших тварин, наприклад *Isopoda*, річкових раків та ін. Серед них є навіть сім наземних видів (роди *Mesoscurpis* та *Scotia*), що мешкають у підстилці вологих лісів півдня Африки, Мадагаскару, Австралії та Нової Зеландії.

Відомо 2 тис. сучасних та 12 тис. викопних видів. У фауні України у прісних водоймах знайдено 90 видів та 110 видів у Чорному й Азовському морях.

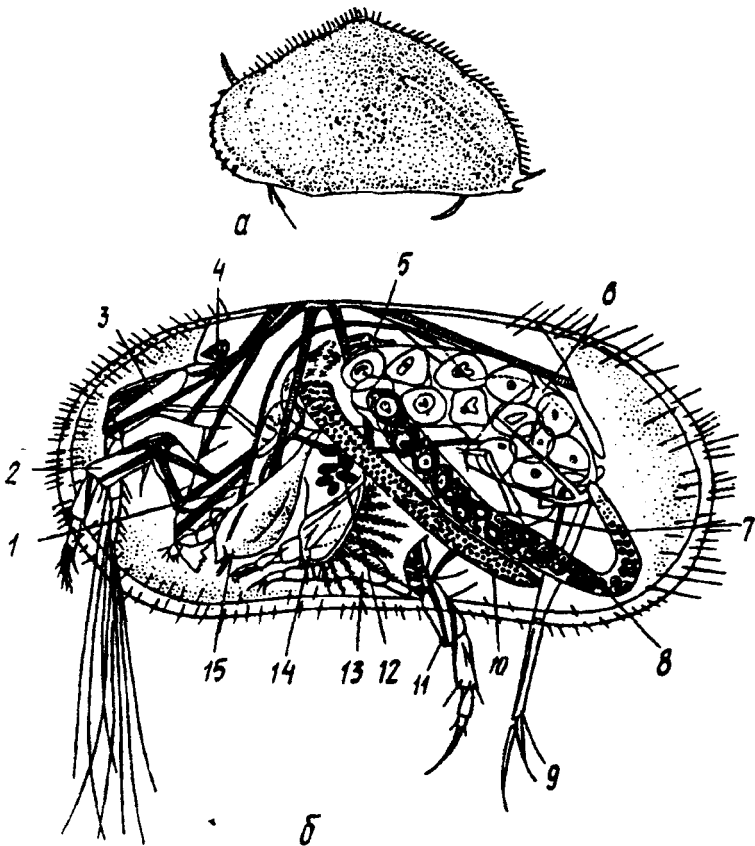


Рис. 82. Черепашкові ракоподібні:

а – зовнішній вигляд *Scurpis rubera*; б – внутрішня будова *Heteroscurpis reptans*; 1 – стравохід; 2 – антена; 3 – антенула; 4 – око; 5 – середня кишка; 6 – яйцепровід, наповнений яйцями; 7 – третя грудна ніжка; 8 – яечник; 9 – вилка; 10 – печінковий виріст; 11 – друга грудна ніжка; 12 – м'яз-замікач; 13 – перша грудна ніжка; 14 – максила; 15 – мандибула

Тіло остракод дуже вкорочене, сплюснене з боків і зовсім втратило сегментацію. Його всуціль покриває двостулкова черепашка, що відповідає карапаксу інших ракоподібних (рис. 82). Стулки черепашки на спинній стороні з'єднані пружною органічною зв'язкою, крім того, є потужний м'яз-замикач.

Черепашка складається з внутрішнього кутикулярного шару з хітиноподібної речовини та більш-менш розвиненого зовнішнього вапнякового шару. У наземних остракод стулки черепашки мають щільні щетинки, які сприяють утриманню вологи.

На голові, як правило, є лише наупліальне око. Поряд із ним розташований так званий фронтальний орган, функцію якого не визначено. В деяких морських видів є фасеткові очі. Антенули й антени добре розвинені. Останні в плаваючих видів несуть довгі плавальні щетинки, а в донних, подібно до грудних ніг, слугують для повзання чи закопування в ґрунт. Є мандибули й перша пара максил. Грудних ніжок одна-три пари; у найтиповіших представників дві передні пари слугують для руху, а третя видовжена, спрямована дорзально, несе на кінці «щточку» зі щетинок і слугує для очистки порожнини черепашки від бруду. На кінці черевця є фурка зі щетинками.

Через черепашку рухається вода; фільтраційний апарат утворений спеціальними відростками основ максил та щетинками першої пари грудних ніжок.

Переважає більшість черепашкових живиться одноклітинними водоростями, детритом, залишками тварин; деякі морські види (рід *Cypridina*) — хижачки, що полюють на інших дрібних рачків. Є й справжні фільтратори, причому морські види з родів *Asterope* і *Cyclasterope* зовсім закопуються в субстрат. Над його поверхнею стирчать лише кінці антенул. Вони утворюють отвір у ґрунті, через який вода рухається до черепашки.

Серце у частини видів остракод має вигляд пухирця; у більшості ж кровоносна і дихальна системи відсутні. Нервовий ланцюжок дуже вкорочений, у ньому є всього дві—чотири пари гангліїв; нервові стовбури зближені й навіть утворюють суцільну гангліозну масу. Унікальна особливість черепашкових — наявність трьох пар (у більшості дорослих ракоподібних лише одна пара) видільних залоз (антенулярні, антенальні та максилярні). У родині *Cytheridae* антенальні залози перетворені на павутинні; павутина допомагає прикріплюватися до субстрату при повзанні.

Усі черепашкові роздільностатеві; іноді спостерігається статевий диморфізм у будові ока та антен. У багатьох прісноводних видів самиці розмножуються партеногенетично, а

самці взагалі невідомі. Цікаво, що в деяких видів у північній частині ареалу розмноження партеногенетичне, а в південній — є і самці й самиці. Розмноження двостатеве.

Самиці здебільшого відкладають яйця на субстрат, однак у деяких яйця виношуються під черепашкою до виходу личинок. Наупліус має двостулкову черепашку; після шести-семи линянь рачок досягає зрілості, після чого вже ніколи не линяє. Цікаво, що сперматозоїди остракод досягають велетенських розмірів: у *Pontocurgis* завдовжки 0,7 мм довжина сперматозоїда досягає 6 мм (у людини всього 0,067 мм) і перевищує довжину тіла рачка майже в 9 разів. Причину такого гігантизму сперматозоїдів досі не з'ясовано. Тривалість розвитку в різних видів коливається від 1 до 4 місяців, а дорослі рачки живуть від 4 місяців до 3 і більше років.

Викопними остракоди відомі з початку кембрійського періоду. Вони широко застосовуються в геології як керівні копалини. Впродовж усієї своєї геологічної історії *Ostracoda* не зазнали яких-небудь суттєвих змін в організації.

КЛАС ВИЩІ РАКИ (MALACOSTRACA)

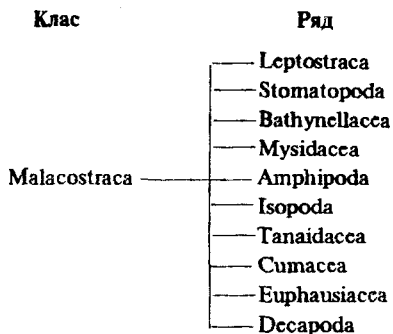
Клас *Malacostraca* об'єднує близько 23 тис. сучасних і кілька тисяч викопних видів. Сюди належать ракоподібні, різні за розмірами (від 1 мм до 3 м у розмаху ніг у деяких крабів), будовою та екологічними особливостями.

Живуть вищі раки у водоймах усіх типів на різних глибинах. Відомі й суходільні форми. Серед них є хижакі, різноїдні, рослиноїдні, детритофаги, труподі, фільтратори, а також невелика кількість паразитів. Однак за деякими рисами організації вони утворюють компактну монофілетичну групу.

Характерними рисами організації вищих раків є постійна кількість сегментів — вісім грудних та шість-сім черевних; чоловічий статевий отвір завжди розташований на VII або VIII грудному сегменті, а жіночий — на VI. Шлунок поділений на жуйну та фільтрувальну частини, травна залоза («печінка») добре розвинена; завжди є серце й судини. Органи виділення — антенальні залози. Переважно роздільностатеві; розвиток із перетворенням, інколи (річковий рак) прямий.

Назва «Вищі раки» не зовсім точна, оскільки поряд з ознаками більш високої організації (сталість числа сегментів у тагах) для багатьох із них характерна наявність черевних кінцівок, що без сумніву ознака більш давня порівняно з іншими ракоподібними, які не мають цих кінцівок.

Система *Malacostraca* досить складна. Їх поділяють на три підкласи та 14 сучасних і кілька вимерлих рядів. Ми розглянемо лише деякі з них.



Ряд Тонкопанцирні (Leptostraca). Відомо лише 14 морських видів, що населяють, як правило, прибережну зону морів, ведуть придонний спосіб життя і лише один вид *Nebaliopsis turia* — глибоководна планктонна тварина.

Тонкопанцирні мають багато архаїчних рис будови (рис. 83). Груди та передня частина черевця вкриті тонким напівпрозорим двостулковим карапаком. Стулки з'єднані між собою вентральним м'язом-замикачем. На голові є довгий виріст, спрямований уперед — рostrum. Обидві пари антен видовжені, одногіллясті, з численними чутливими щетинками. Очі фасеткові, сидять на довгих стебельцях. Є мандибули та дві пари максил. Грудні ніжки листоподібні, епіподит та екзоподит перетворені на зябра, а ендоподит вузь-

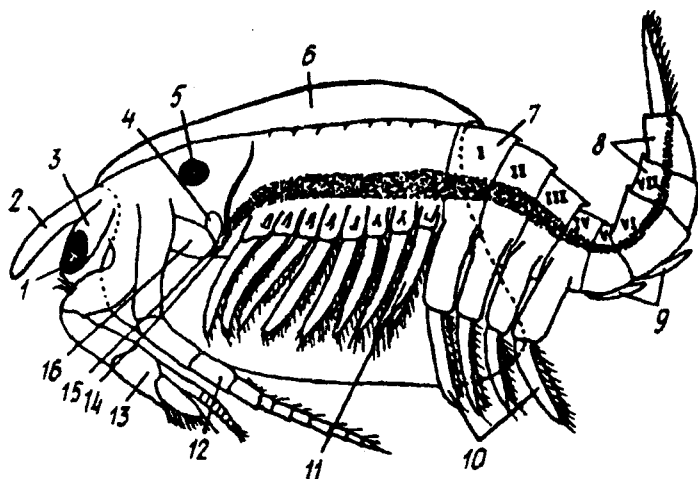


Рис. 83. Схема будови тонкопанцирних:

1 — фасеткові очі; 2 — рostrum; 3 — стебельце; 4 — мандибули; 5 — м'яз-замикач; 6 — карапакс; 7 — I сегмент черевця; 8 — хвостова фурка; 9 — одногіллясті черевні ніжки; 10 — двогіллясті черевні ніжки; 11 — грудні ніжки; 12 — антени; 13 — антениули; 14, 15 — максилі; 16 — верхня губа

кий, несе щетинки і слугує для плавання та створення руху води всередині карапакса. Протоподити несуть щетинки, одні з яких (коротенькі) відфільтровують харчові частинки, а інші (видовжені) — транспортують їжу до рота.

Черевце складається з семи (а не з шести, як у інших Malacostraca) сегментів; передні чотири несуть по парі двогіллястих плавальних ніжок, а задні — коротенькі, одногіллясті. Тельсон видовжений, з двогіллястою фуркою. Серце видовжене, у вигляді трубки.

Тонкопанцирні роздільностатеві. Очі самців більш великі, кількість чутливих щетинок на антенулах більша, ніж у самиць. Після запліднення самиця виношує яйця у виводковій камері, утвореній протоподитами останньої пари грудних ніжок. Для ряду тонкопанцирних характерна значна ембріонізація розвитку. З яєць виходять молоді особини з усіма сегментами (епіморфоз), які відрізняються від дорослих лише меншими розмірами та недорозвиненою четвертою парою черевних ніжок (стадія манка); після трьох линянь вони стають дорослими.

Ряд Ротоногі, або Раки-богомолі (Stomatopoda). Більшість ротоногих живе на мілководді тропічних і субтропічних морів; кілька видів трапляється в Середземному морі, з них найбільш поширений *Squilla oratoria*. Всі вони високоспеціалізовані хижаки, що підстерігають здобич. Описано близько 300 видів.

Розміри ротоногих досить великі — до 60 см завдовжки. Розчленування тіла ускладнене (рис. 84). Є протоцефалон і гнатоторакс, утворений злитими разом трьома щелепними і

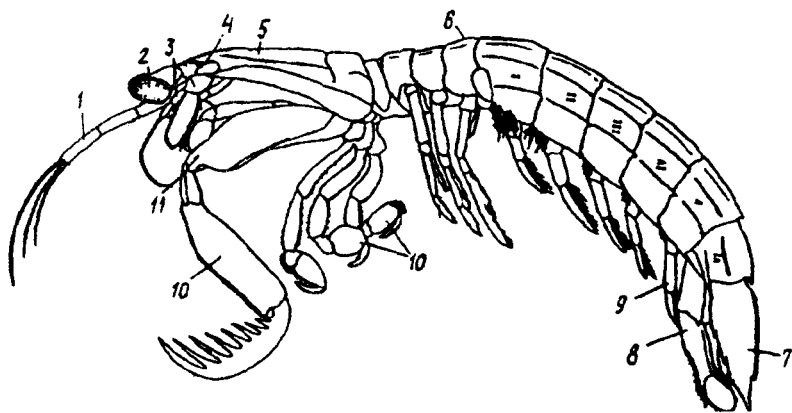


Рис. 84. Схема будови ротоногих:

1 - антенули; 2 - стебельчасті фасеткові очі; 3 - антени; 4 - рostrum; 5 - карапакс; 6 - вільні грудні сегменти; 7 - тельсон; 8 - уроподи; 9 - черевні ніжки; 10 - підкльища; 11 - друга пара ногощелеп

п'ятьма грудними сегментами, а зверху покритий карапаксом. Решта тіла складається з трьох задніх рухомо з'єднаних між собою грудних сегментів та черевця. Карапакс має спрямований уперед видовжений, рухомий виріст — роstrum. Є пара дуже рухливих стебельчастих фасеткових очей та наупліальне вічко. Антенули видовжені, на кінці несуть по три нитчасті вирости з органами хімічного чуття, які поряд із зором слугують для виявлення здобичі; антени вкорочені. Є п'ять пар ногощелеп, передня з яких коротка, вкрита чутливими щетинками і є органом дотику; друга пара найдовша, її останній членик подібний до гострого зазубреного ножа й може входити в спеціальну поздовжню щілину передостаннього розширеного членника. За допомогою такого пристрою (підклішні) рак захоплює та вбиває здобич. Останні три пари ногощелеп також мають підклішні, проте вони короткі й призначені для перенесення їжі до рота та копання нірок.

Черевний відділ довший, ніж головний і грудний; усі шість його сегментів добре розвинені. П'ять передніх пар черевних кінцівок двогіллясті, причому кожна гілка по краях несе численні щетинки. Кожна пара ніжок може з'єднуватися між собою, працюючи як одне ціле. За допомогою черевних ніжок раки плавають; крім того, на черевних ніжках є розгалужені зяброві відростки. При перебуванні тварини в нірці коливальні рухи цих ніжок (до 60 за хвилину) спричиняють безперервне надходження свіжої води до зябер. Розширена шоста пара черевних ніжок (уроподи) та плескатий тельсон слугують для викидання ґрунту назовні при ритті нірок. На поверхні черевних сегментів є спеціальні виступи, які спрямовують течію води в нірці.

Кровоносна система добре розвинена. Серце займає більшу частину грудей і доходить до V черевного сегмента; має вигляд трубки з 12 парами остій, від нього відходять 15 пар бічних артерій і передня непарна аорта.

Раки-богомолі роздільностатеві. Самиця відкладає яйця (у великих видів — до 50 тис.) на три задні пари ногощелеп, які одночасно виділяють клейку речовину; утворюється яйцевий мішок. Самиця виношує мішок протягом кількох тижнів. У цей час вона не живиться. З яйця виходить личинка оригінальної будови (псевдозоєа), що мешкає в нірках. Карапакс у неї сплющений, несе довгий роstrum та дві пари голчастих виростів, спрямованих уперед і назад. Із кінцівок недорозвинені три задні пари ногощелеп та уроподи. Через деякий час псевдозоєа переходить до планктонного способу життя, де перетворюється на подібну до дорослої особини фазу синзоєа, яка також плаває, кілька разів линяє й опускається на дно, набуваючи статевозрілої форми.

Як уже згадувалося, більшість ротоногих живе в нірках, виставивши назовні передній кінець тіла. При появі здобичі (креветки, дрібні риби, інші невеликі плаваючі тварини) рак миттєво вистрибує з нірки й хапає жертву другою парою ногощелеп, подібно до комах з ряду богомолів (звідки й назва ряду).

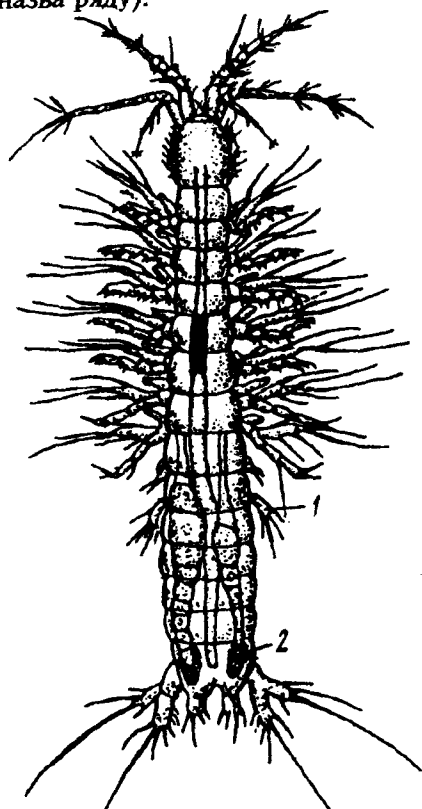


Рис. 85. *Bathynella natans*:
1 - червоні ніжки, 2 - плеотельсон

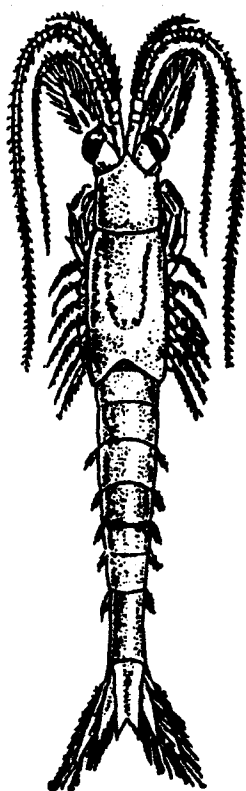


Рис. 86. Мізидові: *Mysis relicta*

Ряд Батинелові (*Bathynellacea*). Цей ряд об'єднує дуже дрібних (від часток міліметра до 6 мм) мешканців підземних прісних вод, що повзають між частинками ґрунту або живуть у водоймах печер при температурах не вищих ніж $+12 \dots +14^\circ \text{C}$. Проте один вид знайдено в підземній водоймі в Африці при температурі $+55^\circ \text{C}$, а один — у піску на морському березі в Австралії. Описано близько 80 видів. В Україні (Одеська та Запорізька області) в колодязях знайдено один вид *Bathynella natans* (рис. 85).

У батинелових усі сегменти голови злиті; очі відсутні. Обидві пари антен середньої довжини, з численними чутливими щетинками. На кожному з грудних сегментів є пара двогіллястих ніжок ходильного типу з розвиненими епіподитами. Черевні кінцівки зазнали значної редукції, коротенькі ніжки є лише на одному-двох передніх сегментах, і лише останній сегмент, злитий із тельсоном (плеотельсон), має сильно розвинену пару двогіллястих кінцівок, які разом із фуркою проштовхують тіло вперед між частинками ґрунту.

Запліднення внутрішнє. Самиці відкладають досить великі, багаті на жовток яйця в ґрунт.

Ряд Мізидові (Mysidacea). Це переважно морські планктонні види, що живуть на глибинах до 8 км; відомі види з солонуватих та прісних водойм, включаючи басейни Дніпра, Бугу та Дінця. Описано близько 800 видів, із них у Чорному морі — 30. Розміри здебільшого становлять 10—20 мм, однак деякі глибоководні види досягають довжини 40 см.

Зовні мізидові (рис. 86) дещо нагадують креветок. Їхнє тіло видовжене і складається з протоцефалона, гнатоцефалона, що об'єднує щелепні та два-три грудні сегменти, і решти вільних сегментів грудей і черевця. Карапакс цілком покриває голову й груди, але зростається тільки з передніми двома-трьома сегментами, решта грудних сегментів тільки прикриваються ним.

Фасеткові очі — на стебельцях; у ряду глибоководних і печерних форм очі не мають пігменту. Обидві пари антен дуже довгі, антенули двогіллясті, вкриті чутливими щетинками, а у самців ще мають коротенький придаток — орган хімічного чуття для пошуку самиці. Антени одnogіллясті; екзоподит має вигляд лусочки. Перша пара максил має спеціальний пластинчастий виріст, коливання якого спричиняють рух води в порожнині карапакса. Щелепи прикриті великою верхньою губою й несуть численні щетинки, які створюють фільтрувальну камеру. Є одна-дві пари ногощелеп, що беруть участь у фільтрації; решта грудних ніжок двогіллясті, з плавальними екзоподитами й ендоподитами, за допомогою яких мізиди можуть також повзати або навіть копати ґрунт.

Зябра на грудних ніжках мають не всі види (у більшості вони відсутні); газообмін відбувається через тоненькі покриви карапакса. У самиць на останніх грудних ніжках є особливі пластинки-оостегіти, які утворюють виводкову камеру.

Кожен сегмент черевця несе пару двогіллястих ніжок, які на останньому найдовшому сегменті дуже видовжені й разом із тельсоном утворюють хвостовий плавець («віяло»). В ос-

нові ендоподита черевних ніжок часто розташований орган рівноваги — статист. У значної частини мізид перші п'ять пар черевних ніжок більш-менш редуковані, особливо у самиць.

Види, що живуть на мілководді, здатні змінювати колір завдяки тому, що під напівпрозорими покривами тіла в сполучній тканині є спеціальні зірчасті клітини (хроматофори), заповнені темним пігментом. На світлі пігмент збирається в центрі клітин, і тіло світлішає; в сутінках він розходиться по всьому об'єму хроматофорів, і рачок стає темним. Зміна забарвлення регулюється спеціальними ендокринними залозами, розташованими в стебельцях очей. Глибоководні форми не мають хроматофорів і здебільшого червоно забарвлені.

Для деяких мізидових характерна примітивна ознака — наявність одночасно антенальних і максиллярних залоз; у більшості є лише максиллярні.

Мізидові роздільностатеві; запліднення внутрішнє. Самиця виношує від 10 до 160 яєць у виводковій камері. Чорноморські види можуть дати 2—4 покоління на рік. З яєць виходять молоді рачки, які деякий час перебувають у виводковій камері, а потім переходять у воду, де линяють і ростуть. Розвиток прямий або з незначним метаморфозом (личинкаманка відрізняється від дорослих відсутністю частини кінцівок грудей і черевця).

Більшість мізидових — фільтратори, які мешкають у товщі води, переважно на мілководді; лише близько 50 видів знайдено на великих глибинах. Деяка частина — придонні форми, що засвоїли припливно-відпливну зону та прибережні води. Мізиди часто мігрують у вертикальному й горизонтальному напрямках у пошуках їжі — дрібного планктону. При переміщеннях можуть утворювати великі скупчення: у *Neomysis integer* вони досягають 1 км завдовжки при ширині в кілька метрів. При нестачі планктону мізиди можуть живитися детритом із дна, а за допомогою мандибул пережувувати навіть трупи дрібних тварин.

Мізидові мають велике практичне значення як істотний компонент живлення багатьох промислових риб (молодь судака, оселедцеві) й вусатих китів. У штучних водоймах, ставках і водосховищах вони значно збагачують їхню кормову базу. У Південно-Східній Азії з мізид виготовляють соуси для їжі.

Ряд Бокоплави, або Різноногі (*Amphipoda*). Представники цього ряду — досить велика група морських і прісноводних *Malacostraca*. Описано близько 4,5 тис. видів. Із них у прісних водах України знайдено лише 30, а в Чорному та Азовському

морях — 107. Розміри тіла — від кількох міліметрів до 10—20 см.

Тіло бокоплавів, як правило, сплюснене з боків, хоч є форми, сплюснені дорзовентрально. Синцефалон складається з голови та одного-двох грудних сегментів; решта грудних сегментів вільні, карапакс відсутній (рис. 87). Очі фасеткові, інколи злиті в непарне око. Глибоководні та підземні види,

як правило, органів зору не мають. На місці очей у них часто спостерігається лише скупчення темного пігменту. Антенули та антени видовжені, правлять за органи дотику та хімічного чуття; у багатьох під покривами голови на спинній стороні є пара статоцистів. Мандибули та обидві пари максил — жуйного типу. Ногощелеп одна пара.

Усі сім пар кінцівок вільних сегментів грудей мають різну будову (звідки й назва «різноногі»). На передніх одній-двох парах розвиваються хапальні пристрої-підклішні або справжні клішні,

призначені для утримання їжі, — гнатоподи. Наступні ніжки мають гострі кігтички: вони в різних видів призначені для повзання, прикріплення до субстрату тощо. Епіподити всіх грудних ніжок, що розташовані позаду гнатоподів, тонкостінні, листоподібні, виконують функцію зябер. У самиць при основі двох-п'яти пар грудних ніжок є пластинки, які утворюють виводкову камеру.

Перші три сегменти черевця мають типові двогіллясті щетинконосні плавальні ніжки. Двогіллясті кінцівки останніх трьох сегментів спрямовані назад і забезпечують пересування стрибками. У деяких представників бокоплавів (у морських кізочок і китових вошей) черевце вкорочене, черевні ніжки редуковані або взагалі відсутні. Бокоплави плавають черевцем донизу, однак стрибальні рухи на мілководді здійснюють, лежачи на боці (звідси й назва бокоплави).

Забарвлення тіла досить різноманітне: більшість має зеленкуватий, буруватий або жовтуватий колір, глибоководні



Рис. 87. Бокоплави:

а — *Gammarus*; б — *Caprella anatifera*

та підземні форми безбарвні, лише серед байкальських видів трапляється яскраве червоне, зелене чи синє забарвлення.

Серце має вигляд потовщеної судини, що лежить у дорзальній частині II—VI грудних сегментів, воно має три пари остій. Є передня та задня аорти, по яких кров надходить у черевний синус, омиває язбра і йде до перикардіального синусу, а звітти через остії — в серце.

Бокоплови роздільностатеві. Статевий диморфізм виявляється в особливостях будови кінцівок; самці, як правило, більші, ніж самиці, однак у деяких байкальських гамарусів відомі карликові самці. Копуляція триває по кілька днів. Самець за допомогою кінцівок уводить сперму у виводкову камеру самиці, де й відбувається запліднення. Яйцекладка в різних видів містить від 4 до 200 яєць, інколи до 1000. Розвиток без метаморфозу. Молоді цілком сформовані рачки залишають камеру через 10—40 діб; чим вище температура, тим швидше йде розвиток. Статева зрілість настає після багатьох (до 15) линянь через різний час (від 2 місяців до 3 років) після вилуплення. Дорослі рачки живуть від 1 до 6 років, а вид *Niphargus ochus* — до 30 років.

Бокоплови мешкають у різноманітних водоймах, однак більшість — у морях, заходячи на глибини до 6—7 км, проте найбільшої щільності їх популяції досягають на невеликих глибинах (до 40—50 тис. екземплярів на 1 м² дна). Особливо густо їх на літоралі багатьох морів. Під час відпливу вони ховаються серед водоростей або під камінням, а під час припливу жваво плавають. Багато їх і на узбережжі Чорного та Азовського морів. Це так звані «морські блохи». Вони проникають навіть на зволожені ділянки морських пляжів, де стрибають за допомогою добре розвинених уроподів.

Деякі види добре переносять значне опріснення, заходять далеко в гирла річок. У прісних водоймах також живе чимало видів. Так, у великих кількостях на піщаному мілководді водосховищ Дніпровського каскаду та в друзах сидячих молосків *Dreissena* живуть види роду *Gammarus* (*G. lacustris*, *G. pulex* та ін.).

Досить численні види бокоплавів населяють підземні води (печери, колодязі тощо). У Карпатах поширені підземні види роду *Niphargus*, позбавлені очей і безбарвні.

Більшість амфіпод усеїдні. Вони поїдають живі та мертві рослини, дрібних тварин, трупи, детрит (наприклад, види роду *Gammarus*). До фільтраторів належить масовий вид узбережжя Азовського моря — *Pontogammarus maoticus*, що відфільтровує частинки, принесені хвилями. Фільтраторами є також багато видів, що мешкають у трубочках на дні (родина *Corophiidae* тощо). Підземні види пропускають через

кишечник ґрунт, а також поїдають залишки різних організмів.

Планктонні бокоплави переважно хижаки. Вони поїдають медуз, реброплавів, живучи на своїх жертвах. Із донних форм хижаків є морські кізочки (*Caprella*), що полюють на гідродних політів, кільчаків, дрібних рачків (рис. 87, б).

Справжніми паразитами є китові воші (*Squamidae*), які на всіх фазах розвитку живуть на шкірі китів, прогризаючи її. Відомий також вид, що паразитував на вимерлій нині стелеровій корові (ряд сиренові).

Бокоплави — першорядний за значенням корм для риб — як морських, так і прісноводних (коропоподібні, осетрові, камбалові, лососеві тощо). Проводяться дослідження розведення *Gammarus pulex* — улюбленої їжі форелі та хариуса.

Ряд Рівноногі (*Isopoda*). Цей ряд об'єднує численну групу ракоподібних, що пристосувалися до найрізноманітніших умов існування. Більшість видів живе в морях на різних глибинах від інтерстиціалі до глибоководних западин. Поширені рівноногі й у прісних водоймах, у тому числі й підземних. Серед них є й паразити інших ракоподібних та риб, а також наземні види.

Описано близько 4,5 тис. видів, з них у Чорному та Азовському морях усього 32 види і, крім того, у фауні України виявлено 3 види прісноводних та 2 — інтерстиціальні. Розміри тіла рівноногих коливаються від кількох міліметрів до 40 см.

Тіло сплюснене дорзовентрально, зрідка циліндричне або сплюснене з боків (рис. 88). Карапакс відсутній; є синцефалон, який складається з головних та одного (рідше двох) грудних сегментів. Очі сидячі, з різним числом фасеток: від 4 (*Asellus*) до 3000 — *Bathynomus giganteus*. У підземних і глибоководних видів очі редуковані. Антенули та антени одногіллясті; їхня довжина різна у різних представників. Щелепи, як правило, жуїного типу, однак у деяких хижих і паразитичних видів видозмінені в колючосисний хоботок, а в представників підряду *Gnathidea* взагалі недорозвинені (дорослі не живляться). Є одна (рідше дві) пара ногощелеп, відповідно до числа грудних сегментів, що злилися з головою.

Сім пар грудних ходильних ніжок мають однакову будову, звідки і назва ряду. Вони одногіллясті, екзоподит та епіподит відсутні. У живленні, як правило, участі не беруть. Іноді (наприклад, у водяного віслиюка) передня пара ніжок стає хватальною: на ній розвивається підклішня. Підклішні можуть виникати й на одній-двох наступних грудних ніжках. У

деяких морських видів останні три пари грудних ніжок веслоподібні й призначені для плавання. На кількох, переважно чотирьох—п'яти передніх парах ніжок у самиць є пластинки, що формують виводкову камеру.

Черевце вкорочене, його останній сегмент (іноді — кілька) у більшості видів зрощений із тельсоном, утворюючи плеотельсон. Черевні кінцівки двогіллясті, обидві гілки листоподібні, часто тонкостінні. Вони накладаються одна на одну і спрямовані назад під плеотельсон. Основна їхня функція — дихальна; екзоподит однієї з пар черевних ніжок видовжений, сильно склеротизований і прикриває решту ніжок знизу.

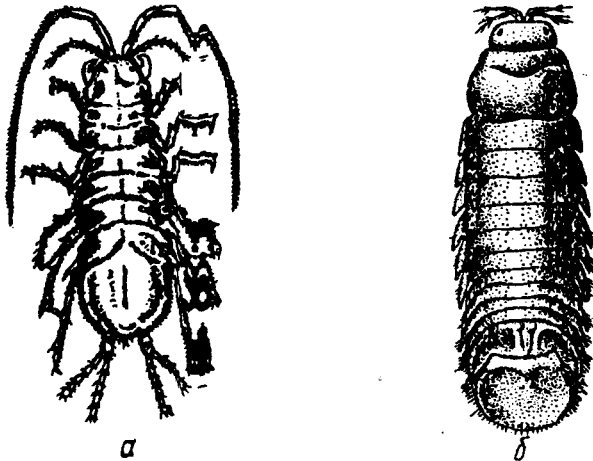


Рис. 88. Рівноногі:

a - *Helphus aquaticus*; *b* - *Limnoria tuberculata*

Завдяки тому, що черевні ніжки добре захищені від висихання, частина рівноногих (мокриць) перейшла до наземного життя. Їхні зябра найчастіше покриті тоненьким шаром води, й дихання відбувається практично, як і у водяних форм, завдяки розчиненому у воді кисню. Деякі види перейшли до дихання атмосферним киснем: у них в екзоподитах черевних ніжок є порожнина, сполучена вузьким отвором із дихальною камерою; утворюються своєрідні трахейні легені (див. рис. 56). Паразитичні рівноногі, подібно до інших паразитичних ракоподібних, мають спрощену будову, особливо самиці, які частково чи повністю втрачають кінцівки, органи чуття, сегментацію та деякі внутрішні органи.

Більшість рівноногих — роздільностатеві. Серед паразитичних форм відомі гермафродити; деякі види мокриць

розмножуються партеногенетично. У виводковій камері вилуплюються личинки-манки, які виходять у зовнішнє середовище і стають дорослими. У паразитичних видів манки мають гачкоподібні грудні ніжки, якими прикріплюються до тіла хазяїна. Цікаво, що перші два-три линяння манки проходять у виводковій камері матері. Пустельні мокриці роду *Hemilepistus*, що будують нірки завглибшки до 100 см, оригінально піклуються про нащадків. Вони живуть парами, разом із молодими особинами, яких захищають від ворогів, закриваючи вхід у нірку грудними сегментами. Батьки приносять у гніздо рослинні рештки для живлення молоді. Нащадки зимують разом із батьками, а навесні покидають нірку. Батьківська пара залишається і знову приступає до розмноження.

Високий ступінь екологічної пластичності рівноногих виявляється, зокрема, в різноманітності типів живлення. Багато водяних і наземних видів споживають рослини. Чорноморський рачок *Idotea viridis* живиться червоними, бурими та зеленими водоростями. Пігменти з'їдених рослин забарвлюють його гемолімфу у відповідний колір. Отже, забарвлення цього виду залежить від характеру їжі. Дуже поширений у наших прісних водоймах водяний віслюк *Asellus aquaticus* живиться детритом із водяних рослин та з листя дерев, що падає у водойми. Мокриці родів *Oniscus* та *Porcelio* поїдають як живі рослини, так і опад, і тим самим беруть помітну участь у ґрунтоутворенні. Особливо велику роль у цьому процесі відіграють пустельні мокриці роду *Hemilepistus*, які при ритті нірок виносять на поверхню значну кількість ґрунту, утворюючи його своїми фекаліями. Їх чисельність у пустелях дуже висока, до 1 млн особин на гектар.

Деякі морські види з родів *Limnobia* (рис. 88, б) та *Sphaerogona* (у Чорному морі знайдено один вид першого роду та два другого) проточують ходи в підводних дерев'яних спорудах, живлячись деревиною. Багато рівноногих, особливо глибоководних, заковтують ґрунт чи детрит, перетравлюючи органічні рештки, що містяться в цих субстратах.

Фільтраторів серед *Isopoda* небагато; це переважно морські форми з родини *Arcturidae*. Серед морських рівноногих є чимало хижаків. Наприклад, *Astacilla pusilla* має видовжені антени та хапальні передні грудні ніжки. Задніми грудними ніжками вона чіпляється до водоростей, передня витягнена частина тіла піднята над субстратом. При дотику здобичі (різні безхребетні, мальки риб) до антен хижак захоплює її передніми ніжками й поїдає. Інші хижі рівноногі викопають свої жертви (дрібних ракоподібних тощо) із мулу чи піску. Представники роду *Aega* за допомогою колючосисних щелеп

ссуть кров риб, однак нападають на них лише для живлення. Інші рівноногі (роди *Anilosta*, *Livonessa* та ін.) — постійні ектопаразити річкових і морських риб. У рачків з підряду *Gnathiidea* личинки-манки, що мають спеціальну назву «праниці», розривають гачкуватими грудними ніжками покриви риби, досягають кровоносної судини і ссуть кров. Дорослі гнатиди не живляться, ведуть вільний спосіб життя за рахунок нагромаджених праницею в жировому тілі поживних речовин.

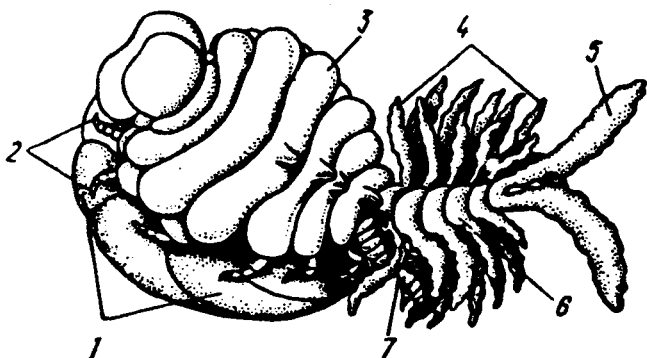


Рис. 89. Самця паразитичного рівноногого рака *Sanjusticeron elegans*:

1 — виводкова камера; 2 — грудні ніжки; 3 — груди; 4 — червні ніжки; 5 — уроподи; 6 — черевце; 7 — харликові самці

Види з підряду *Ericaridea* — паразити різних ракоподібних. Одні з них нерухомо прикріплені до хазяїна — ектопаразити, інші, наприклад, *Sanjusticeron*, мешкають у зябровій порожнині десятиногих раків. Деякі з них повністю втрачають кінцівки й сегментацію. Самці, як правило, карликових розмірів, живуть на самицях (рис. 89).

Практичне значення рівноногих обмежене. Як уже згадувалося, наземні види беруть певну участь у ґрунтоутворенні й підвищенні родючості ґрунту, частина з них є висококалорійною їжею (поряд з іншою) для бентосних риб. Водночас вони завдають деякої шкоди людині, знищуючи дерев'яні споруди в морі.

Ряд *Клішненосні віслюки (Tanaidacea)*. До цього ряду належать переважно морські донні тварини, що живуть здебільшого в заростях гідроїдних поліпів та водоростей. Танаїдові трапляються також у прісних водах, зокрема в приморських річках, озерах тощо. Описано майже 800 видів. У Чорному морі живуть шість видів; два з них — *Arpeudopsis ostroumovi* та *Pontotanaeis borseai* — ендеміки. Середня дов-

жина становить 1—2 мм, однак деякі види досягають довжини до 20—30 мм, інколи до 8 см.

Тіло танаїдових видовжене (рис. 90), голова злита з першими двома сегментами грудей; синцефалон усущіль покритий карапаксом, що з боків має парну дихальну порожнину, а спереду часто витягнений у роstrum. Фасеткові очі, що розміщені на нерухомих лопатях, є переважно в мешканців мілководдя. Антенули й антени вкриті чутливими волосинками, виконують функцію органів дотику. Мандибули та обидві пари максил у самиць розвинені, у самців, що переважно не живляться, частково або зовсім зникають.

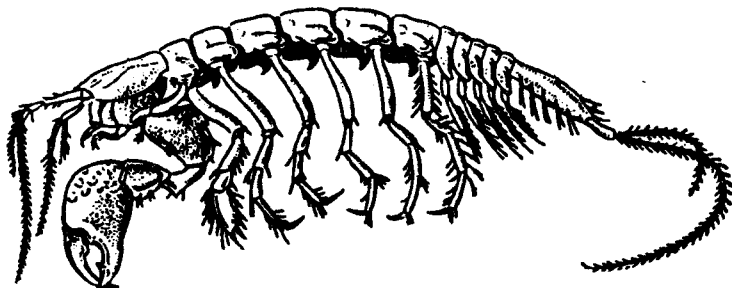


Рис. 90. Клішненосні вілюки: *Apscudes spinosus*

Передня пара грудних ніжок несе великий епіподит, який створює рух води через дихальну порожнину; газообмін відбувається через стінки епіподиту, частини карапакса та тіла, що прилягають до цієї порожнини. Друга пара несе справжню клішню (звідси назва ряду). Шість наступних грудних сегментів вільні, кожний несе пару одногіллястих (ендоподит) ходильних кінцівок. Інколи третя пара ніжок розширена і призначена для закопування в ґрунт.

Останній сегмент черевця найчастіше зрощений із тельсоном, у частини видів (рід *Curtipleon*) із тельсоном зростається до п'яти сегментів. Як правило, є п'ять пар двогіллястих листоподібних черевних ніжок, що вкриті щетинками й слугують для плавання; у ряду видів вони частково чи зовсім редуковані, особливо у самиць. Ніжки останнього черевного сегмента у різних видів мають різноманітну будову.

Більшість танаїдових роздільностатеві, деякі види — гермафродити, причому одна й та сама особина може бути спочатку самцем, потім — самицею (протероандричний гермафродитизм), або в інших видів, навпаки (протогінічний гермафродитизм). Для багатьох характерна складна статева поведінка перед паруванням, наприклад у мешканця нірок *Heterotanais oerstedii*.

Самиця виношує яйця у виводковій камері, утвореній пластинками першої—четвертої або й п'ятої пар грудних ніжок. Плодючість — від 3 до 60 яєць. Личинка-манка перші дві стадії проводить у материнській виводковій камері, пізніші стадії виходять у зовнішнє середовище, де через кілька линянь досягають статевої зрілості. У виду *Tanaïs dulongii* самиця живе разом із молоддю в трубіці під поверхнею ґрунту до настання статевої зрілості рачоків.

Танаїдові заселяють дно на різних глибинах від тропіків до приполярних вод, досягаючи часто великої щільності (близько 50—60 тис. особин на 1 м²). Вони будують у ґрунті трубки з частинок піску. Пісок скріплюється секретом спеціальних «прядильних» залоз, розташованих із боків грудей. Невелика частина танаїдових — фільтратори, більшість живиться детритом.

Практичне значення танаїдових невелике: вони відіграють певну роль у живленні риб.

Ряд Кумові (*Cumacea*). Кумові — переважно морські організми, що живуть як на малих, так і на великих глибинах.



Рис. 91. Кумові: самець *Diastylus rugosa*:
1 — псевдорострум; 2 — антени

Значно менше видів — мешканці солонуватих і прісних водойм. Описано близько 800 видів, із них у Чорному морі знайдено лише 12 (п'ять з них ендеміки), крім того, в лиманах Чорного й Азовського морів — ще 11. Середня довжина кумових — 2—3 мм, але багато видів ще дрібніші (1,0—1,5 мм), хоч недавно описано глибоководні види, що сягають до 75 мм.

Тіло кумових (рис. 91) чітко поділяється на ширшу передню частину, до якої входять голова й груди, та тонку задню — черевну, що закінчується тельсоном. Подібно до мізид, голова кумових і більша частина грудей прикриті карапаксом, який утворює парний передній виріст — псевдорострум. Голова злита з трьома передніми грудними сегментами. Є два складних ока, звичайно об'єднаних у непарне око. Антенули коротенькі, двогліясті; антени самців укорочені, а самців — дуже довгі, вкриті чутливими щетинками й призначені для

відшукування самиць. Обидві пари максил із щетинками, які утворюють фільтраційний апарат. Є три пари ногощелеп. Перша пара має складну будову: обидві ногощелепи з'єднані внутрішніми виростами й спрямовані вперед; кожен з епіподитів складається з двох частин: передня утворює трубку (сифон), по якій вода потрапляє всередину карапакса, а задня несе до 30—40 зябрових пелюсток і слугує для дихання; крім того, вона виконує коливальні рухи з частотою до 40 за хвилину, вентилюючи зябра.

Чотири пари грудних ніжок, розташованих за ногощелепами, мають таку саму будову, що і в мізид, і слугують як для плавання, так і для копання ґрунту; передня пара може також захоплювати поживні частинки й передавати їх ногощелепам, які, в свою чергу, транспортують їжу до рота. Задня пара грудних кінцівок призначена для закопування в ґрунт. У самиць на третій парі ногощелеп і перших трьох парах грудних ніжок є виводкова камера.

Черевце довге, закінчується тельсоном. Уроподи двогіллясті, вкриті щетинками; вони призначені для очищення тіла від мулу. У самців є п'ять пар двогіллястих черевних ніжок, які в самиць здебільшого відсутні.

Розмноження проходить приблизно так, як і в мізид. Молодь (манка) три рази линяє всередині виводкової камери; останні кілька линянь проходять вже у воді. Всі кумові пристосовані до закопування в поверхневий шар морського ґрунту, який вони ненадовго залишають, і плавають або повзають.

Кумові — добрий корм для молоді осетрових, камбали, бичків, коропових риб. Із цією метою чорноморська *Pseudosquilla sciroidea* успішно акліматизована в Дністровському водосховищі.

Ряд Еуфаузієві (Euphausiacea). Еуфаузієві — невелика група вищих раків, що налічує близько 90 видів. До цього ряду входять виключно морські планктонні тварини, що населяють увесь світовий океан, крім його опріснених ділянок. Розміри цих рачків коливаються від 7 мм до 10 см.

Характеризуються наявністю протоцефалона й гнатоцефалона, який включає щелепні та всі вісім грудних кінцівок. Карапакс прикриває голову й груди, однак із боків він укорочений, і зябра виступають назовні. Очі стебельчасті, фасеткові. Усі вісім пар грудних кінцівок двогіллясті, з добре розвиненими дихальними епіподитами. На черевці є п'ять пар двогіллястих плавальних ніжок та пара уроподів (рис. 92).

Еуфаузієві дуже схожі на креветок, але відрізняються від них наявністю вільних, не прикритих карапаксом зябер, які сидять на грудних ніжках.

Для еуфаузієвих характерна наявність органів світіння (фотофори). Як правило, їх буває 10 пар. Світло жовтого чи жовто-зеленого кольору має характер миготливих спалахів. Світіння допомагає особинам різної статі знаходити одне одного та збиратися рачкам у зграї.

Еуфаузієві роздільностатеві; запліднення сперматоформне. Частина видів викидає запліднені яйця у воду; плодючість

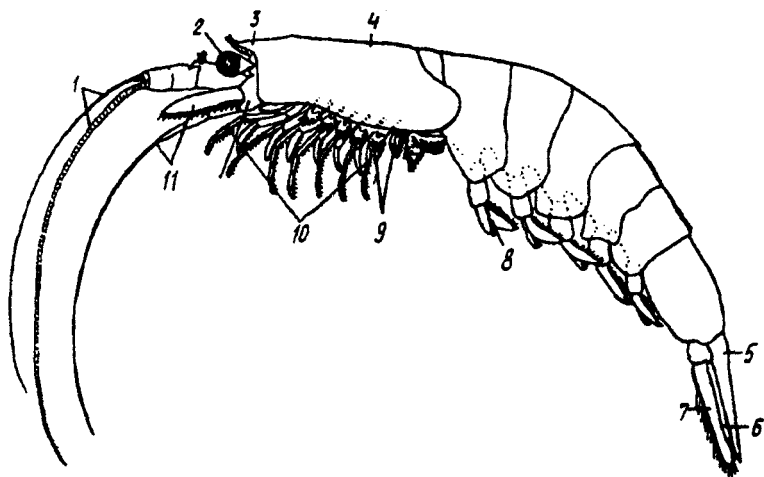


Рис. 92. *Thysanopoda* (Euphausiacea) – вигляд самця збоку:

1 – антенули; 2 – очі; 3 – рострум; 4 – карапакс; 5 – тельсон; 6 – ендоподит; 7 – екзоподит уроподів; 8 – черевні ніжки; 9 – зябра; 10 – грудні ніжки 11 – антени

таких форм становить пряму пропорцію з розмірами, від 200 до 11 000 яєць. Інші види виношують небагато (10—60) яєць на черевних ніжках. Розвиток найменш ембріонізований серед усіх Malacostraca. Він включає чотири личинкові стадії, починаючи з наупліуса, кожна з яких кілька разів линяє. У більшості випадків розвиток від яйця до статевозрілої особини триває майже рік. Дорослі рачки розмножуються один раз, живуть 2—3 роки.

Еуфаузієві мешкають переважно у поверхневих шарах морів, однак частина видів живе на глибинах до 3 тис. м, зокрема, глибоководні форми роду *Ventheuphausia*, позбавлені очей, трапляються й на глибинах 3—4 км. За способом живлення ці ракоподібні переважно фільтратори. За допомогою довгих щетинок на грудних ніжках вони відфільтровують і поїдають водорості й дрібний зоопланктон. Хижі, переважно глибоководні (види роду *Thysanopoda* та ін.), полюють на дрібних ракоподібних та більших тварин (щетинкощелепні, медузи); є й мілководні хижаки. В антарктичних морях у

величезній кількості (кілька сотень мільйонів тонн) розмножується антарктичний криль — *Euphausia superba*, а в арктичних та Тихому океані — *E. pacifica*. Ці рачки вживаються в їжу людиною, а також є основою живлення вусатих китів, багатьох видів пінгвінів, чайок та оселедців, морського окуня, лососевих, скумбрії та ін. Ведеться траловий промисел криля, з якого виготовляють поживну пасту.

Ряд Десятиногі (Decapoda). Десятиногі — найбільші серед ракоподібних. Довжина їхнього тіла досягає 80 см, розмах ніг — до 3 м. Описано близько 9 тис. видів; із них у басейнах Чорного й Азовського морів знайдено близько 50 видів, з яких п'ять живуть у прісних водоймах. Серед десятиногих є морські, прісноводні та суходільні форми; їхні екологічні та морфологічні особливості дуже різноманітні (рис. 93, 94).

Тіло декапод складається з протоцефалона, що несе дві пари антен і стебельчасті очі; гнатоцефалона, утвореного зрощенням щелепних сегментів голови з усіма грудними, й шести вільних сегментів черевця з тельсоном. Гнатоцефалон укритий добре розвиненим карапаксом (як правило, з рострумом), що всуціль укриває головні й грудні сегменти і зростається з ними. Три передні пари грудних кінцівок перетворені на ногощелепи, решта п'ять пар — слугують для плавання чи ходіння (звідси й назва ряду); з них перші одна-три пари часто мають органи захоплення їжі — клішні (їх немає у лангустів і деяких інших груп). Часто одна клішня дуже масивна, призначена для подрібнення оболонки жертв (молосків, морських їжаків тощо), а друга, парна, менших розмірів, з гострими ріжучими краями — для розчленування тіла здобичі. У самців тропічних ваблячих крабів велика клішня виконує своєрідні рухи для приваблення самиць. У морських раків — лускунчиків (родина *Alpheidae*) — велика клішня, замикаючись, може видавати різні звуки. У раків-самітників задня пара грудних ніжок укорочена й призначена для утримання черепашки молоска, в якій живе цей рак.

Зябра розташовані під карапаксом. Їх завжди вісім пар, як і грудних кінцівок. Вони прикріплюються до основи грудних ніжок і частково — до стінки тіла. Зяброва порожнина вентилюється завдяки рухові широкого екзоподиту другої пари максил. У наземних декапод дихальна система зазнає значних змін. Так, у краба — пальмового злодія (*Birgus latro*) — зяброві порожнини перетворюються на своєрідні легеневі порожнини — органи повітряного дихання, а зябра редукуються.

Будова черевної тагми різноманітна. У плаваючих креветок черевце видовжене, часто сплющене з боків, несе п'ять

пар плавальних ніжок; шоста пара на кінці розширена й разом із тельсоном утворює хвостовий плавець, або віяло. У річкових раків, омарів, лангустів, що пересуваються по дну, черевце сплющене дорзовентрально, а черевні ноги не виконують плавальної функції. У раків-самітників черевце вкорочене, спірально завите відповідно до черепашки червоногого молюска, де вони живуть, їх кінцівки частково редуковані. У крабів черевце вкорочене, підгорнуте під груди, черевні ніжки рудиментарні, а остання пара взагалі відсутня. У самців десятиногих одна—дві передні пари черевних ніг утворюють трубчасті копулятивні органи, у самиць повзаючих видів вони слугують для виношування яєць.

Тіло десятиногих має різноманітне забарвлення. Зокрема, річковий рак має червоний пігмент астаксантин, з'єднаний з білками; такі сполуки мають бурий колір. При варінні білок відокремлюється від пігменту, тому рак стає червоним. Частина креветок, ваблячих крабів та інших може змінювати свій колір завдяки наявності хроматофорів. Глибоководні креветки здатні світитися в темряві.

З органів чуття, крім очей, розвинені органи дотику й хімічного чуття, розташовані на антенулах, антенах, щелепах і ногощелепах; орган рівноваги — статоцист — міститься в основному членнику антенул.

Травна система має типову для ракоподібних будову: добре розвинені кардіальний і пілоричний відділи шлунка та печінкова (травна) залоза. Органи виділення — антенальні залози. Черевний нервовий ланцюжок у десятиногих має тенденцію до олігомеризації (укорочення та злиття гангліїв) перш за все у «короткохвостих» форм, що мають укорочене черевце (краби та ін.). Ендокринна система розвинена найкраще з усіх ракоподібних (див. загальну характеристику підтипу).

Більшість десятиногих — роздільностатеві. Статевий диморфізм виявляється в розмірах тіла (у креветок самиці більші, а у повзаючих раків та крабів — менші, ніж самці), забарвленні, формі черевних ніжок (у самців передні пари перетворені на копулятивні органи) тощо. Запліднення сперматофорне. Як правило, самиці виношують яйця на черевних ніжках, прикріплюючи їх спеціальним секретом цементних залоз. Лише креветки родини Penaeidae відкладають яйця просто у воду. Більшість крабів та морських раків (лангустів) відкладають від кількох десятків тисяч до 2—3 млн яєць; плодючість прісноводних десятиногих значно нижча (20—600 яєць). Яйця в них великі, багаті на жовток.

У більшості Decapoda розвиток з метаморфозом. Наупліус та метанупліус (див. рис. 84) відомі лише у деяких креветок

(родина Penaeidae). У більшості декапод з яйця виходить личинка зоеа (див. рис. 84, *в*), яка веде планктонний спосіб життя та слугує для розселення. У зоеа крабів на головогрудях є довгий голчастий відросток. Далі зоеа, линяючи, перетворюється на мізидну личинку. У крабів така личинка зветься *мегалона*, у раків-самітників — *глаукотое*, у омарів і лангустів — *філозома* (див. рис. 84, *д*, *е*). У прісноводних раків, а також глибоководних форм розвиток прямий унаслідок ембріонізації.

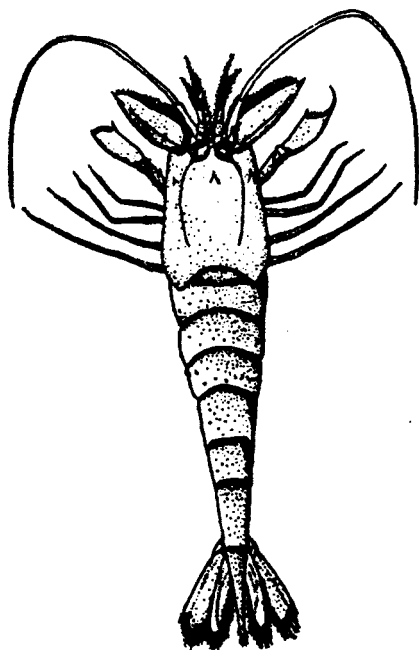


Рис. 93. Креветка *Stangon stangon*

Система декапод дуже складна й нестабільна. Тому ми розглянемо лише найважливіших представників.

Широко відомі креветки (рис. 93), для яких характерне переважно сплющене з боків тіло з довгим черевцем, плавальні ніжки та великий хвостовий плавець. Більшість креветок — планктонні морські форми, хоч є й плаваючі види з тілом, сплющеним дорзвентрально, навіть риючі види. Деякі види креветок мешкають у прісних водоймах (наприклад, в озері Байкал); є види, що живуть у водах печер. Більшість креветок живиться дрібними тваринами, а бентосні види

родини Atyidae — мулом. Цікаво, що багато креветок мешкає всередині інших тварин, використовуючи їх як схованку: у губках, під дзвоном медуз, між щупальцями актиній тощо. Креветки — основа живлення багатьох промислових риб і вусатих китів; деякі види мають велике значення як їжа людини й виловлюються у великих кількостях, наприклад *Pandalus borealis* — мешканець північних частин Атлантичного й Тихого океанів. У Чорному морі добувають деяку кількість істівних креветок *Stangon stangon* та деяких інших.

На відміну від креветок, велика група декапод веде повзаючий спосіб життя. У них черевні ніжки неплавальні або частково редуковані. Наприклад (рис. 94, *а*), морські лан-

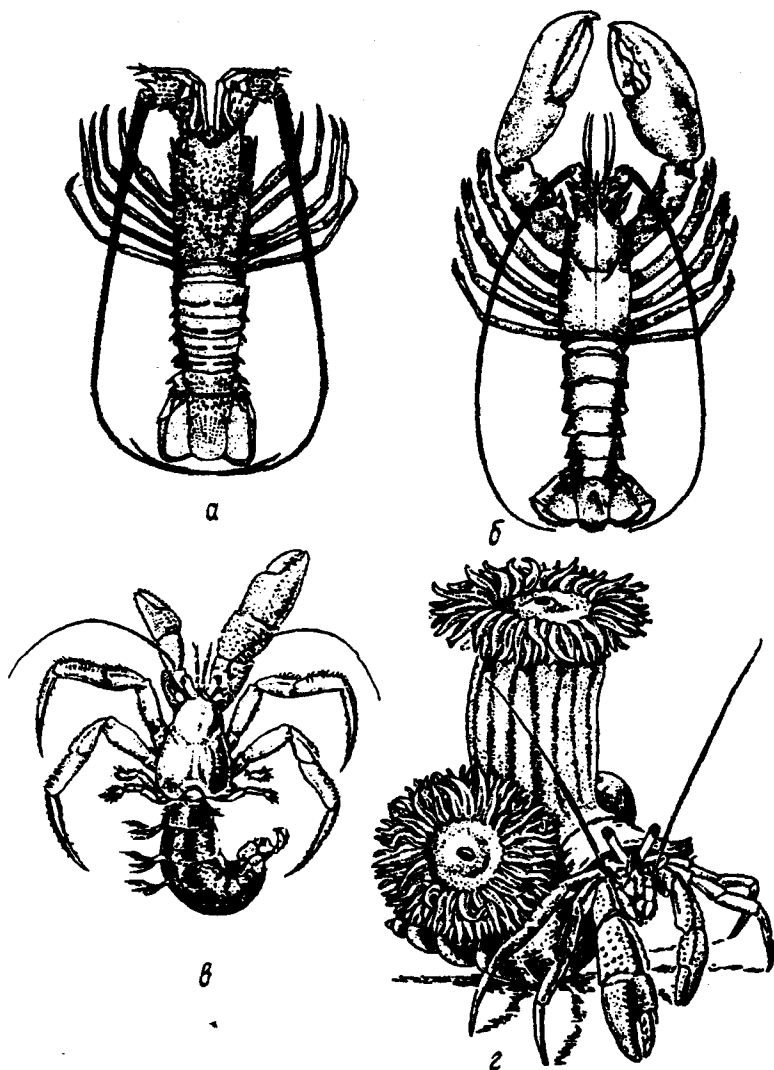


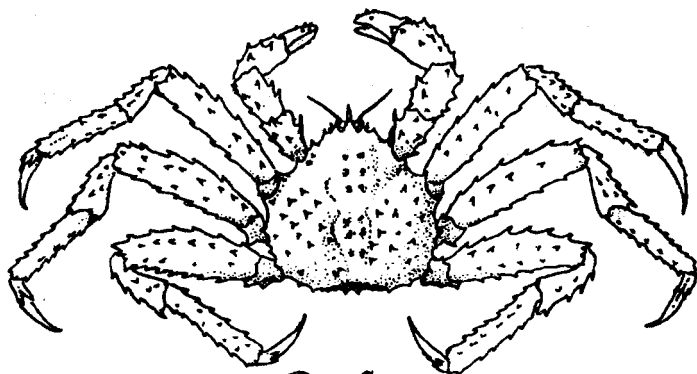
Рис. 94. Декапода:

a - лангуст *Palinurus elephas*; *б* - омар *Notapus gammarus*; *в* - рак-самітник *Pagurus berghardus*, вийнятий з черепашки, та *г* - у черепашці з актиніями

густі (роди *Palinurus*, *Polycheles* та ін.) — мешканці дна — часто закопуються в мул, підстерігаючи здобич; трапляються на глибинах до 4 км. Річкові раки — благородний, або широкопалий рак *Astacus astacus* та довгопалий *Astacus (Pontastacus) leptodactylus*, що мешкають також у басейнах рік України, поселяються в нірках, які самі виривають клішнями в крутих глинистих берегах під водою; живляться трупками, дрібними тваринами, рослинами; живуть до 20 років. Вони дуже чутливі до забруднення води. Омари (рис. 94, б) — великі, до 60—70 см завдовжки, морські раки (рід *Homarus* та інші) — також мешканці нір, живляться переважно моллюсками, роздавлюючи їх черепашки правою великою клішнею. Лангусти, річкові раки та омари вживаються в їжу людиною і є об'єктами промислу.

Раки-самітники, наприклад із роду *Pagurus* (рис. 94, в), ховають довге з м'якими покривами черевце в порожнині черепашки червононогих моллюсків. Це переважно хижі форми. Деякі самітники мешкають у нірках, наприклад з родини *Thalassinidae*; крім хижаків, серед них відомі й фільтратори. Частина самітників (види роду *Coenobita*) веде наземний спосіб життя; вони використовують черепашки наземних червононогих моллюсків. Мешканець піщаних пляжів тропічних островів пальмовий злодій *Birgus latro* живиться плодами пальм та інших дерев, що гниють, може нападати на різних безхребетних і поїдати їх. Дані про те, що він може вилазити на пальми та зрізувати клішнями кокосові горіхи, виявилися помилковими. Пальмовий злодій розмножується в морі, личинка деякий час живе в черепашках гастропод; у дорослому стані він живе на суходолі, черепашок не використовує.

Серед самітників часто спостерігається симбіоз з іншими тваринами. Багато самітників поселяють на черепашці актинію (рис. 94, г). Вона захищає їх від ворогів; рак також поїдає неперетравлені залишки їжі поліпа; актинія отримує здатність до пересування в місця, багаті їжею. Більшість раків-самітників можуть жити як разом з актиніями, так і без них; однак, захопивши актинію, рак при зміні черепашки переносить поліпа на нове «житло». Рак-самітник *Pagurus prideauxi* та актинія *Adamsia palliata* живуть тільки разом. Окремо можуть жити лише молоді особини обох видів. Часто в черепашках самітників мешкають поліхети-нереїди. Вони поїдають залишки їжі рака, у свою чергу, очищаючи порожнину черепашки від бруду, а черевце рака — від паразитів. Рак пізнає «свого» черва і при зміні черепашки забирає з собою й поліхету. Часто черепашки самітників обростають губками, під дією яких із часом черепашка розчиняється, й рак носить на собі тільки губку.



a



б

Рис. 95. Decapoda:

a — крабоділ *Paralithodes camchaticus*; б — краб *Eriphia verrucosa*

Близькі до самітників крабоподібні (родина Lithodidae) зовні подібні до крабів тим, що їхнє черевце підігнуте під карапакс і його кінцівки часто відсутні. На відміну від справжніх крабів, остання пара грудних ніг у крабоподібних маленька, слугує для очищення зябер і не використовується під час руху, ззовні вона майже непомітна. Сюди належить камчатський краб *Paralithodes camchatica* (рис. 95, a) — широко відома промислова тварина, мешканець морів північної частини Тихого океану. Це донний хижак, що зимує на глибинах близько 200 м, а для нересту мігрує на мілководдя. Влітку краби мігрують поблизу берегів з метою живлення, восени йдуть у глибини на зимівлю. Самець виношує яйця близько року; зоеа протягом 20 днів перетворюється на мегалопу; тривалість життя — до 30 років. Цікаво, що дорослі

ракоподібні — довгожителі (у тому числі річковий рак), лляють протягом усього життя по кілька разів на рік, звільняючись таким чином від шкідливих речовин, що нагромаджуються в кутикулі.

У справжніх крабів розширений карапакс, укорочені струм та антени, недорозвинене черевце підігнуте під головогруди. Клішні завжди добре розвинені (рис. 95, б). Краби переважно хижаки, хоч є й різноідні форми. Більшість крабів — жителі морських мілководь, хоч окремі види трапляються на глибинах до 5—6 тис. м. На мілководді Чорного моря мешкає їстівний *Carcinus mediterraneus*. Із морського узбережжя Північної Америки, де він є об'єктом промислу, через Середземне море в Чорне вселився американський голубий краб *Callinectes sapidus*. У гірських струмках Криму, Кавказу та Середньої Азії мешкають кілька видів прісноводних крабів роду *Potamon*. Види родини *Pinnotheridae* цікаві тим, що мають невеликі розміри й живуть як паразити в мантії порожнині морських двостулкових та черевонігих моллюсків, асцидій та задній кишці голотурій. У нірках на піщаних пляжах живуть краби родини *Ocyrodidae*, що ведуть напівназемний спосіб життя: нірка сьгає водоносного шару, а сам краб полює на здобич, бігаючи по піску. Сюди належать ваблячі краби (рід *Uca*) завдовжки не більше ніж 4 см. Одна клішня у самця більша за іншу, яскраво забарвлена, її рухи приваблюють самиць; кожен самець має свою нірку й охороняє її від інших. Краби з роду *Cardisoma* живуть на суходолі, хоч розмножуються в морях. Практичне значення десятиногих дуже велике: їх щороку в світі добувають близько 10 млн т; креветки є кормовою базою багатьох риб і китоподібних.

* * *

Ракоподібні відіграють велику роль у водних екосистемах земної кулі як консументи різних порядків. За способами живлення (фільтратори, рослиноідні, хижі, паразити тощо), пересування, розмноження це дуже різноманітна й екологічно пластична група, що займає домінуюче положення у водних екосистемах із часу свого виникнення (початок палеозойської ери). Практичне значення ракоподібних як корму для риб і китів; джерела поживних речовин для людини, компонентів обростання підводних споруд та днищ суден, проміжних хазяїв гелмінтів також досить велике.

Чисельність ряду видів ракоподібних останнім часом різко скорочується, і необхідна розробка заходів щодо їх охорони. Особливо це стосується мешканців прісних вод, де антропогенний прес дуже інтенсивний, та об'єктів масового відлову, зокрема річкових раків, камчатського краба тощо.

ПІДТИП ТРАХЕЙНОДИШНІ (TRACHEATA)

До цього підтипу належить значна більшість тварин. Це наземні або вторинно водяні тварини, що дихають за допомогою трахей.

Голова складається з акрона та злитих разом сегментів і несе одну пару вусиків (антени), пару верхніх та одну або найчастіше дві пари нижніх щелеп різної будови. На голові містяться також очі (іноді вони відсутні).

Тулуб може бути більш-менш гомономним (у багатоніжок) або складатися з грудей і черевця (комахи та покритощелепні).

Для травної системи трахейнодишних характерна наявність слинних залоз та відсутність у середній кишці печінкової, або травної залози. Органи виділення представлені *мальпігієвими судинами* — довгими сліпо замкненими на кінцях трубочками ектодермального походження, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. У деяких груп зберігаються максиллярні залози, подібні до таких у ракоподібних.

Органи дихання представлені *трахеями* — тоненькими розгалуженими трубочками ектодермального походження, що виникають як глибокі вп'ячування покривів. Вони відкриваються назовні парними отворами — *дихальцями*, або *стигмами*, а кінцеві гілки обплітають усі внутрішні органи, транспортуючи до них кисень.

Трахейнодишні — роздільностатеві тварини. Запліднення в них сперматофорне або внутрішнє. Яйця здебільшого багаті на жовток, дробіння поверхневе. Розвиток, як правило, з метаморфозом, переважно епіморфний, інколи (частина багатоніжок та покритощелепних) аноморфний.

Донедавна до підтипу Tracheata відносили два класи: Багатоніжки (Mugiaroda), тіло яких складається з голови та більш-менш гомономного тулуба з великою кількістю ніг, та Комахи (Insecta), тіло яких складається з голови, трисегментних грудей із трьома парами ніг і черевця. Проте детальні дослідження особливостей будови й розвитку представників цих класів свідчать про суттєві відмінності між ними. Тому ми розглядаємо в складі підтипу Tracheata шість класів: Губоногі (Chilopoda), Двопарноногі (Diplopoda), Пауโรปоди (Pauropoda), Симфіли (Symphyla), Покритощелепні (Entognatha) та Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha).

КЛАС ГУБОНОГІ (CHILOPODA)

Губоногі, як і інші багатоніжки, ведуть потаємний спосіб життя, оселяються в ґрунті, опаді, гниючій деревині, під камінням тощо, але є серед них види, які можуть тривалий час перебувати у воді. Усі губоногі — хижаки. Описано понад три тисячі видів, з них в Україні відомо не більше як 50.

Розміри губоногих коливаються від кількох міліметрів до 26,5 см (*Scolopendra gigantea*). Як правило, більші за розміром види — мешканці тропічних та субтропічних районів. Губоногі частіше жовтуватого або коричневого кольору, проте серед сколопендрових є зеленуваті або, рідко, блакитні.

Тіло губоногих помітно сплюснене дорзовентрально. Воно поділяється, як і в інших багатоніжок, на чітко відокремлену голову та сегментований тулуб. Кутикула голови утворює головну капсулу. На голові розташовані пара вусиків (антен), що нагадують низку бус, та прості або складні очі (іноді вони відсутні). На нижній стороні голови є пара мандибул та дві пари складно збудованих максил. До ротового апарату належить також перша пара тулубних кінцівок, що перетворилися на ногощелепи (рис. 96). Кожна з них закінчується серпоподібним кігтем,



Рис. 96. Ротовий апарат *Lithobius forficatus* (Chilopoda):

1 — вусики; 2 — мандибула; 3 — максила I; 4 — тулубна ніжка; 5 — ногощелепа; 6 — максила II

біля вершини якого відкривається протока отруйної залози. Ногощелепи беруть участь у захопленні та утриманні здобичі, а також використовуються для захисту від ворогів.

Тулуб може складатись з 15—180 більш-менш гомономних сегментів. На всіх тулубних сегментах, крім двох останніх, є по парі ходильних кінцівок, що у представників окремих рядів мають різну будову.

Склеротизація покривів окремих ділянок тіла губоногих не однакова, але, очевидно, в усіх відсутній восковий шар епікутикули, що обумовлює велику залежність губоногих від вологості місць проживання. Покриви голови, заднього кінця тіла та кінцівок склеротизовані добре, водночас сегменти тіла вкриті окремими склеритами, особливо по боках (іноді їх буває більше ніж 10), між якими є значні ділянки нескле-

ротизованої кутикули. Склерити, крім захисної функції, виконують також функцію зовнішнього скелета.

Для будови м'язової системи тулуба ряду груп (*Geophilomorpha*, *Scolopendromorpha*) характерне часткове збереження суцільного шару кільцевих та поздовжніх м'язів. Поздовжні м'язи часто розбиті на пучки, які йдуть від одного сегмента до сусіднього або до наступного. Найглибше положення займають дорзовентральні та плевростернальні тяжі (рис. 97). М'язи тулуба у цих губоногих, разом із м'язами кінцівок, беруть участь у русі.

Ротовий отвір розташований на нижній стороні голови і з боків прикривається серпоподібними мандибулами, а знизу — першими максилами. Друга пара максил безпосередньо в роздрібненні їжі участі не бере і використовується лише для утримання здобичі.

Травний канал має вигляд прямої трубки (рис. 98, а), яка в різних групах губоногих відрізняється тільки відносною довжиною кожної з трьох її ділянок. Так, у більшості *Scolopendromorpha* на передній ектодермальний відділ припадає майже дві третини загальної довжини всього кишечника. До травної системи належать і слинні залози. Їх може бути три—п'ять пар. Протоки слинних залоз відкриваються в ротову порожнину або на другій парі мандибул.

Видільна система губоногих представлена парою мальпігевих судин — тонких, сліпо замкнених трубочок, що тягнуться по боках кишечника майже до переднього кінця тіла і впадають у кишечник на межі між середнім та заднім його відділами. У *Lithobiomorpha* та *Scutigermorpha*, крім того, є максилярні органи, схожі на органи виділення ракоподібних.

Кровоносна система (рис. 99) добре розвинена. Серце, у вигляді довгої трубки, що лежить над кишечником уздовж тулуба, підвішене до стінок тіла особливими крилоподібними м'язами. На задньому кінці воно сліпо замкнене. Відповідно до сегментів серце поділене на камери, кожна з яких має два бічні отвори (остії). Спереду серце продовжується в головну аорту, що доходить до мозку. По боках від аорти відходить артеріальне кільце, що огинає кишку і впадає в черевну судину. Крім остій, що ведуть до навколосерцевої сумки, від кожної камери відходять по дві бічні артерії.

Усі судини, що відходять від серця та черевної судини, більше чи менше розгалужуються. Кров із них впадає в лакуни, з яких знову повертається в навколосерцеву сумку, звідки через остії потрапляє до серця. По серцевій судині кров рухається від заднього кінця до переднього, а по черевній — у зворотному напрямку.

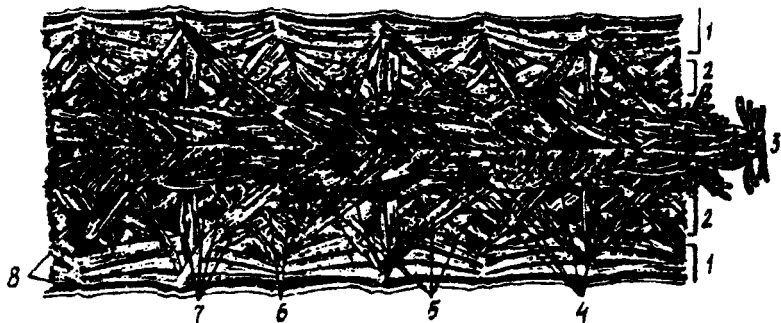


Рис. 97. Тулубна мускулатура *Scolopendra* sp.:
 1, 2, 3 - черевна, бічна та спинна частини; 4 - позожні спинні м'язи; 5 - дорзовентральні м'язи;
 6-8 - відповідно вентроплевральні, дорзоплевральні та позожні червні м'язи

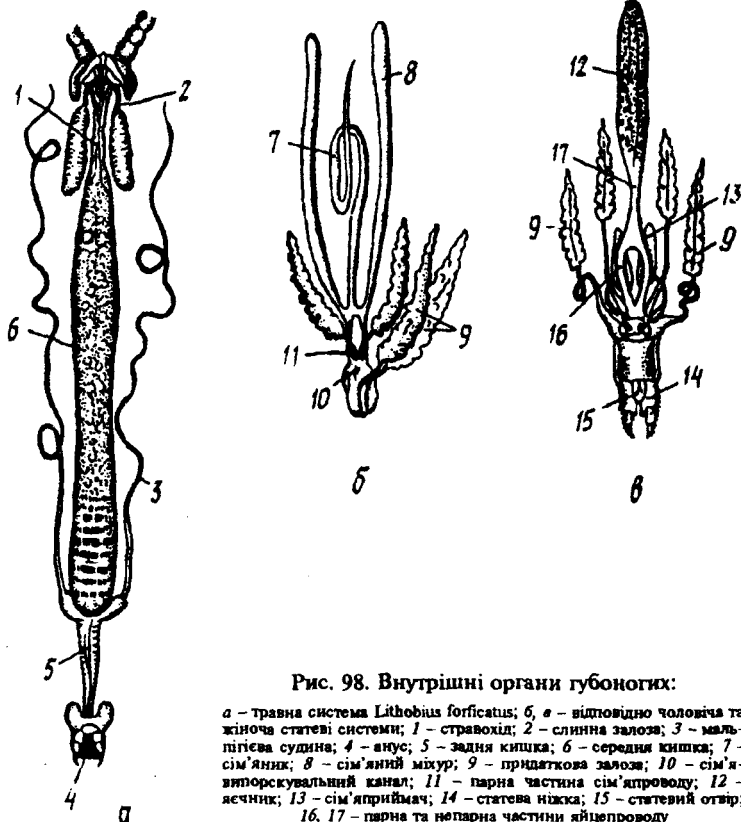


Рис. 98. Внутрішні органи губоногих:

а - травна система *Lithobius forficatus*; б, в - відповідно чоловіча та жіноча статеві системи; 1 - стравохід; 2 - слинна залоза; 3 - мальпігієва судина; 4 - анус; 5 - задня кишка; 6 - середня кишка; 7 - сім'яник; 8 - сім'яний міхур; 9 - придаткова залоза; 10 - сім'я-випорскувальний канал; 11 - парна частина сім'япроводу; 12 - аєчник; 13 - сім'яприймач; 14 - статевая ніжка; 15 - статевий отвір; 16, 17 - парна та непарна частини яйцепроводу

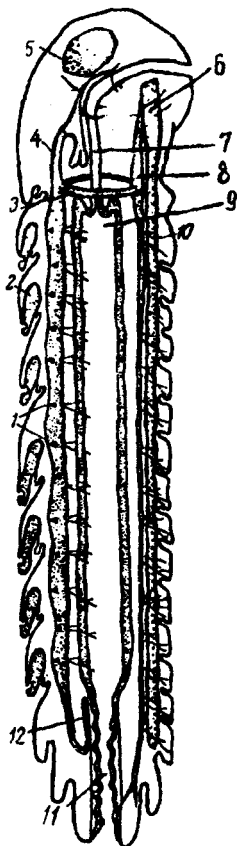


Рис. 99. Кровоносна система *Scutigera* sp. (схема бічного зрізу):

1 - ості серця; 2 - «трахейні легені»; 3 - артеріальне кільце; 4 - аорта; 5 - головний мозок; 6 - черевний нервовий ланцюжок; 7 - стравохід; 8 - черевна судина; 9 - середня кишка; 10 - бічні артерії; 11 - задня кишка; 12 - артерія задньої кишки

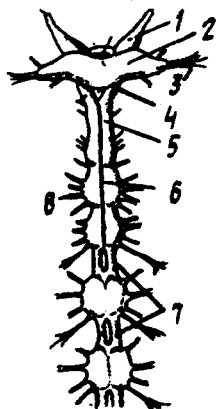
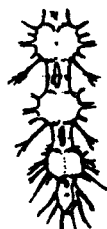


Рис. 100. Нервова система *Lithobius forficatus* (зі спинної сторони):

1 - антенальний нерв; 2 - надплотковий ганглії; 3 - очні нерви; 4 - навкологлоткова конектива; 5 - підплотковий ганглії; 6 - ганглії черевного ланцюжка; 7 - конективи; 8 - нерви кінцівок



Будова трахейної системи дещо відрізняється у представників різних рядів, але в усіх вона добре розвинена. Трахеї дуже розгалужені, й між трахейними пучками суміжних сегментів є взаємозв'язок.

Нервова система має типову для членистоногих будову: вона складається з головного мозку, навкологлоткових комісур, підглоткового ганглія та черевного нервового ланцюжка (рис. 100).

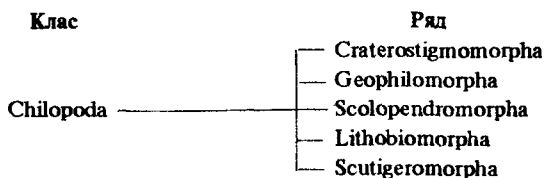
З антенами у губоногих пов'язані чуття дотику та нюху. Є прості вічка, розташовані по боках голови в різній кількості (від двох—чотирьох до великих скупчень, що нагадують фасеткові очі комах).

Губоногі, як і всі багатоніжки, роздільностатеві тварини. Гонadi непарні. У самця над кишкою лежить довгий сім'я-

ник, його задній кінець переходить у невеличке розширення, стінки якого утворюють два мішкоподібні сім'яні міхури (див. рис. 98). Від розширення сім'яника відходять дві гілки сім'япроводу, які огинають кишку і з'єднуються під нею в непарний сім'явипорскувальний канал, куди відкриваються протоки двох пар придаткових залоз. Статевий отвір міститься на передостанньому сегменті. Жіноча статева система має схожу будову. Мішкоподібний яєчник переходить у непарний яйцепровід, який роздвоюється, огинаючи кишечник. Під кишкою його гілки знову з'єднуються, й у непарну частину впадають протоки двох пар придаткових залоз та пари сім'яприймачів. Статевий отвір, як і в самця, розташований на передостанньому сегменті. Запліднення сперматофорне.

Яйця губоногих багаті на жовток, тому дробіння в них часткове, поверхнєве. Постембріональний розвиток проходить двома шляхами: у частини губоногих (*Geophilus*, *Scolopendra*) присутній епіморфоз: з яйця виходить молода особина з усіма сегментами й ногами. У решти розвиток з анаморфозом: тварина вилуплюється з не всіма сегментами й 12 парами тулубних ніг, кількість сегментів збільшується під час линянь. Багато представників класу дбають про нащадків.

До класу Губоногі належить п'ять рядів. Один із них (*Craterostigmomorpha*) об'єднує види, які трапляються тільки на островах Океанії та в Австралії, чотири інші досить поширені, в тому числі й в Україні. Їх ми й розглянемо.



Ряд Геофілоподібні (*Geophilomorpha*). Представників цього ряду можна знайти під опалим листям, камінням, корою дерев тощо, але, як свідчить їхня назва, найчастіше в ґрунті, де вони живуть і полюють на різних безхребетних.

Розміри, як правило, невеликі (1—4 см), але є й більші, як наприклад теплолюбний *Ogca varbargica*, що досягає 22 см завдовжки; до речі, цей вид здатний до інтенсивного свічення, як і деякі інші.

Тіло більше, ніж у інших губоногих, видовжене, червоподібне, у більшості видів стрічкоподібне, тонке (рис. 101).

Голова порівняно менша, ніж в інших губоногих, сильно склеротизована, вона завжди темніша, ніж тулуб. У деяких видів вона звужується до переднього кінця. Очі відсутні.

Кількість сегментів тулуба коливається від 31 до 173. На відміну від інших губоногих, усі сегменти, крім видозмінених першого та двох останніх, мають однакову будову. На кожному з них є пара стигм, що розміщені по боках тулуба біля основи ніг. Слід зазначити, що особини деяких видів мають у дорослому віці різну кількість ніг, наприклад, у *Himantarium gabrielis* їх може бути від 133 до 173 пар. Ноги відносно коротенькі та слабкі, з їх допомогою тварина пересувається дуже повільно. Остання пара ніг за будовою та функцією нагадує вусики: у вузьких проходах у ґрунті, де геофіли не можуть розвернутися, вони починають рухатись у зворотному напрямку заднім кінцем уперед, обмацуючи дорогу задніми ногами.

Наявність у геофілів добре розвинутого шкірного м'язового мішка дає їм змогу пересуватися подібно до дощових черв'яків, завдяки чому вони не тільки рухаються в ґрунті по існуючих ходах і шпаринах, а й самі їх прокладають. При цьому в передній третині тіла скорочуються кільцеві м'язи, вона видовжується, голова просувається в ґрунт; потім у цій частині скорочуються поздовжні м'язи, і вона розширюється, в цей час підтягується звужена задня частина тіла. Зворотному руху передньої частини тіла перешкоджають ноги, що упираються в ґрунт.



Рис. 101. Геофілоподібні (*Geophilus longicornis*)

Геофіли полюють за дощовими червами, які за розмірами часто бувають значно більшими, різноманітними личинками комах, а вид *Scolioplanes acuminatus* віддає перевагу сильно склеротизованим ківсьякам, при цьому жертву перевертають догори червцем; спочатку з'їдають її голову, а потім тулуб. Крім тваринної їжі, деякі види можуть при нагоді поїдати гниюче соковите коріння рослин, наприклад коренеплоди цукрових буряків.

При розмноженні самець залишає сперматофор або краплину сперми на павутинних нитках, які протягує в ходах у ґрунті. Самиці підбирають їх особливими видозміненими кінцівками (гоноподіями), що розташовані біля статевого отвору. Після відкладання 15—30 яєць у місці, де вологість наближається до абсолютної, самиця обвиває кладку своїм тілом і перебуває в такому стані до виходу молоді. Без контакту з виділеннями самиці яйця гинуть від гнильних бактерій.

Геофіли дуже чутливі до дефіциту вологи. Вони відшуковують за допомогою вусиків місця з вологістю понад 85 %.

Ампутація вусиків призводить до втрати реакції на висихання. Незважаючи на відсутність у них очей, геофіли мають чіткий негативний фототаксис.

Деякі види геофілів, наприклад *Scolioplanes maritimus*, стають справжніми мешканцями морського узбережжя. Вони заселяють скелясті береги в припливно-відпливній зоні, де під час припливів спокійно лежать під камінням. У цей час біля стигм, ротового та анального отворів у них добре помітні повітряні пухирці, через які очевидно продовжується газообмін. Під час відпливу геофіли стають дуже активними й полюють на молосків, різних ракоподібних і т. п.

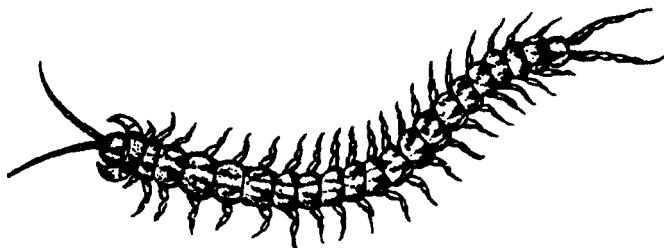


Рис. 102. Сколопендроподібні: *Scolopendra cingulata*

Найбільш поширеними в Україні є види *Arctogeophilus macrocephalus* та *Pachumerium ferrugineum*, які трапляються переважно в листяних лісах і соснових борах.

Ряд Сколопендроподібні (*Scolopendromorpha*). Сюди належать багатоніжки як середнього й невеликого розміру, наприклад *Cryptops hortensis* завдовжки 15 мм, так і найбільші за розміром серед губоногих види, як *Scolopendra gigantea*.

Тіло міцніше, ніж у геофілів, тулуб найчастіше складається з 25 сегментів з 21 парою ніг (рис. 102).

Забарвлення значно різноманітніше, ніж у інших багатоніжок. Поряд із жовтуватими та коричневими видами, багато з них оливково-зелені, зелені або блакитні. При цьому голова й тулуб можуть мати контрастне однотонне забарвлення або характерний рисунок.

Голова відносно невелика, сплюснена дорзовентрально. Вусики мають від 17 до 36 члеників. Є очі, які складаються з кількох простих вічок.

Тулубні сегменти відрізняються один від одного, в основному, тільки наявністю чи відсутністю дихалець. Ноги добре розвинені, що допомагає тваринам швидко бігати. Крім руху, ноги беруть участь також в утриманні здобичі. Особливу будову мають ноги задньої пари. Вони гачкоподібно зігнуті, сильно потовщені й часто мають довгі шипоподібні відрост-

ки. Це орган нападу на здобич та захисту від ворогів, крім того, задніми ногами багатоніжка міцно чіпляється за субстрат, схопивши велику здобич.

Найчастіше сколопендроподібні мешкають під великим плоским камінням, де прокладають горизонтальні ходи та викопують округлі, досить великі житлові камери. При цьому вони, як і геофіломорфні, використовують антагоністичні скорочення кільцевих та поздовжніх м'язів.

Полкоють сколопендри на дощових черв'як, личинок комах, інших безхребетних. Великі за розміром види, наприклад *Scolopendra gigantea*, нападають на пташок, ящірок і жаб. Крім тваринної їжі, вони їдять соковиті плоди.

Ряд Кістянкоподібні (*Lithobiomorpha*). Кістянкоподібні (рис. 103) звичайно живуть у лісовій підстилці та рештках трав'янистих рослин на луках і в степу, їх можна знайти також під корою дерев, у мосі; чимало з них живуть поблизу води або в печерах.

Розміри коливаються від 3 мм у карликового виду *Catanopsobius chilensis* до 51 мм у *Polybothrus fasciatus*.

Забарвлення від жовтуватого до коричневого, з однією—трьома поздовжніми смугами на спинній стороні.

Зовні кістянкоподібні схожі на сколопендр, але відрізняються від них більшою за розміром головою, коротким тулубом, до складу якого завжди входять 18 сегментів, та відносно довгими ногами. Ноги є на всіх сегментах, крім першого та двох останніх.

Вусики мають від 13 до 100 члеників; очі, якщо вони є, мають таку ж будову, як і в сколопендр.

Будова вентральної сторони всіх сегментів однакова; на дорзальній стороні вузькі тергіти чергуються з широкими. Стикми відкриваються на черевній стороні; їх кількість коливається від двох до семи пар.

Кістянкоподібні — вправні бігуни. Вночі вони полкоють на різних дрібних комах, павуків та ін. Крім того, схоплюють здобич в укриттях, де підстерігають жертву, яка теж ховається від сонячного світла.

Найбільш поширений у фауні України вид *Lithobius forficatus*, який часто зустрічається й поблизу житла людини, в тому числі й у містах. У лісовій підстилці найчастіше можна знайти вид *Monotarsobius curtipes*.



Рис. 103. Кістянкоподібні: *Lithobius forficatus*

Ряд Скутигероподібні (*Scutigeraomorpha*). Сюди належать теплолюбні багатоніжки, що живуть у тропічних і субтропічних зонах Землі. Описано всього близько 150 видів, із них у фауні України є лише один вид Скутигера звичайна (*Scutigera coleoptrata*), яку знаходять на південному узбережжі Криму. Тепер її занесено до Червоної Книги України.

Живуть скутигероподібні в тріщинах скель, під камінням, у підстилці хвойних і листяних лісів, в інших укриттях, у тому числі й у різних будівлях. Розміри невеликі — від 2,5 до 4,5 см.

На відміну від інших губоногих, у представників цього ряду голова не сплющена, а куляста (рис.104). Довгі вусики складаються з понад 400 члеників, очі великі, дуже нагадують фасеткові очі комах, і їх ніколи не буває в інших багатоніжок.

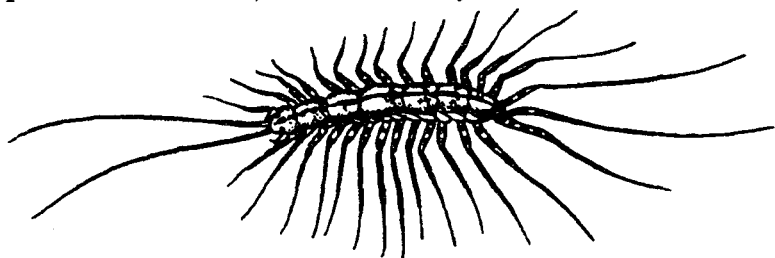


Рис. 104. Скутигероподібні: *Scutigera coleoptrata*

Тулуб має 18 сегментів, будова яких зовні подібна до такої у кістянокоподібних, але вузькі тергіти майже редуковані, а тергіти VII та VIII сегментів злиті в єдиний, унаслідок чого на дорзальній поверхні помітні лише вісім тергітів.

Ніг завжди 15 пар. Вони довгі (німці називають скутигер павуконогими), закінчуються багаточлениковою гнучкою лапкою.

На відміну від усіх губоногих, дихальця відкриваються на широких тергітах спинної сторони. Вони ведуть у повітряні камери, від яких відходять численні трахейні стовбури, що розгалужуються, утворюючи до 600 трахейних трубочок у кожному сегменті. Трахеї обплітають поверхню серцевої судини, в результаті чого кров збагачується киснем і далі розносить його до кожного органа.

При розмноженні самець відкладає сперматофор безпосередньо на субстрат, після чого самиця підбирає його. Яйця відкладаються поодиноці: з часом із них виходять молоді особини з неповною кількістю ніг.

Скутигероподібні дуже швидко, майже блискавично (50 см/с) пересуваються на відкритих поверхнях (у тому числі й по стінках будівель), полюючи на різних членисто-

ногих, особливо на комах і павуків, звідки їх відома назва — мухоловки.

Ставлення до скутигероподібних різне: з одного боку, їх цінують за те, що вони знищують у приміщеннях велику кількість мух і різних кровосисних комах; з іншого, часто вони викликають у людей відразу, бо існує безпідставна думка про те, що вони можуть укусити людину.

КЛАС ДВОПАРНОНОГІ (DIPLOPODA)

Двопарноногі — найчисленніший клас багатоніжок. Описано понад 8 тис. видів, хоч є думка, що їх не менше ніж 50 тис. Більшість із них живе в тропічних та субтропічних регіонах Землі, населяючи верхні шари ґрунту, багаті на гумус, гниючі рослинні рештки, в тому числі деревину. В Україні знайдено понад 120 видів. Один вид *Leptojulius semenkevitchi* та підвид *Polydesmus montanus ukrainicus* занесено до Червоної Книги України.

Розміри коливаються від кількох міліметрів (наприклад, у дуже поширеного виду *Polyxenus lagopus* довжина становить 2,1—5,2 мм) до 28 см у тропічного виду *Graphidostreptus gigas*. Тіло двопарноногих, як правило, витягнуте, зрідка мокрицеподібне, вкорочене.

Голова частіше закруглена, зрідка звужена вперед, добре склеротизована. Вусики короткі, найчастіше восьмичленикові. Очі представлені скупченням простих вічок. Іноді вони відсутні. За верхньою губою та парою міцних зазубрених верхніх щелеп іде всього одна непарна пластинка (*гнатохілярій*), що в представників різних родів має різну будову (рис. 105).

Тулуб у різних видів складається з різної кількості сегментів (від 11 до 170), причому, як і в губоногих, кількість сегментів у особин одного й того ж виду може бути різною. Здебільшого тулубні сегменти циліндричні, але можуть бути, як і в інших багатоніжок, більш чи менш сплюснені. Зовнішній скелет кожного сегмента може утворювати повне (у *Polydesmida*) або неповне, з окремих склеритів (у *Julida* та *Polyzoniida*) кільце.

Кожен сегмент тулуба, крім кількох передніх та іноді задніх, несе по дві пари ніг (звідки й назва класу) і зветься *диплосомітом*, тому що він є результатом злиття двох сусідніх сегментів (рис. 106). Ноги шестичленикові, у більшості двопарноногих досить слабенькі, але є групи з довгими ногами, що рухаються досить швидко.

Перед тельсоном міститься зона утворення нових сегментів. Тут завжди є кілька ще не остаточно сформованих

сегментів без кінцівок. Тіло закінчується тельсоном, який може мати щетинки, павутинні грифельки (бородавки) тощо; як правило, на ньому є пара анальних лопатей і непарна субанальна пластинка.

При подразненні більшість двопарноногих згортаються в клубок, при цьому голова й кінцівки захищені міцними дорзальними щитками (вентральна сторона завжди склеротизована значно слабше).

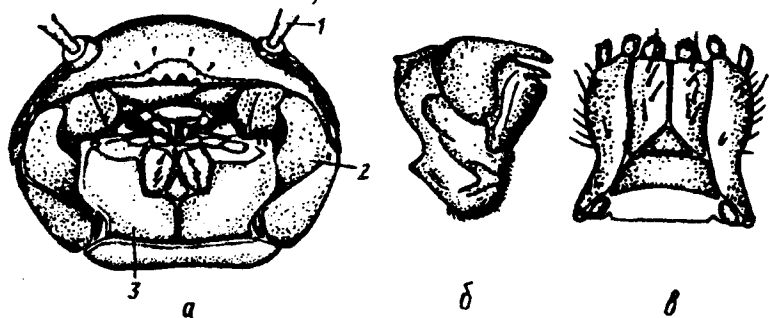


Рис. 105. Ротовий апарат Diplopoda:

а – загальний вигляд голови; б – мандибула; в – гнатохілярій; 1 – вусик; 2 – мандибула; 3 – гнатохілярій

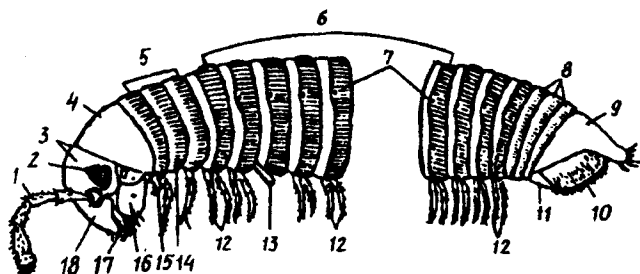


Рис. 106. Двопарноногі (схема будови ківсяка):

1 – вусик; 2 – скупчення простих вічок; 3 – голова; 4 – спинний щиток першого «безногого» сегмента; 5 – сегменти, що мають по одній парі ніг; 6 – сегменти, що мають по дві пари ніг; 7 – отвори отруйних залоз; 8 – молоді «безногі» сегменти; 9 – тельсон; 10 – лопать анального клапана; 11 – непарна субанальна пластинка; 12 – тулубні кінцівки; 13 – гоноподія; 14 – місце статевого отвору; 15 – видозмінені кінцівки II сегмента; 16 – шока; 17 – мандибула; 18 – верхня губа

На відміну від інших наземних артропод, у більшості диплопод покриви просякнуті вуглекислим кальцієм, дуже міцні. Забарвлення диплопод із помірних широт темно-буре, сірувате, зрідка світлочервонувате, тропічні форми зелені, жовті, червоні, іноді з характерним рисунком із плям та смуг. У більшості видів самці яскравіші, ніж самиці.

Покриви двопарноногих досить багаті на одноклітинні та багатоклітинні шкірні залози, серед яких особливо цікаві

захисні залози. Вони розміщуються по боках тергітів і відкриваються назовні так званими *оборонними отворами*. З них випорскується секрет, зовнішній вигляд і хімічні властивості якого у різних видів дуже різняться. Так, секрет *Spiroboles* їдкий і забарвлює шкіру людини в темний колір; *Polyzonium rosalbum* виділяє молочну рідину, що має запах і пекучий смак камфори. Тропічна *Fontana* містить у своїх залозах вільну ціанідну кислоту й пахне гірким мигдалем. У багатьох диплопод при подразненні отрута виділяється у вигляді краплини, а в деяких видів із силою випорскується з оборонних отворів на відстань до 75 см в кожен бік, як, наприклад, у гайтянського виду *Rhinocrinus salvo* та в деяких інших диплопод.

Травна система, як і в інших багатоніжок, має вигляд прямої трубки; видільна система, як і в губоногих, представлена парою мальпігієвих судин, що тягнуться у вигляді сліпо замкнених каналів уздовж усього кишечника, від місця впадіння в кишковий тракт на межі середнього та заднього відділів.

Кровоносна система подібна до такої у губоногих, але відсутня черевна судина. У перших чотирьох сегментах серцеві камери мають по одній парі, а в усіх інших — по дві пари остій.

Трахеїна система починається стиґмами, які розташовані біля основи ніг, на кожному сегменті, крім кількох передніх, стиґм по дві пари. Кожна стиґма веде в мішкоподібне розширення, від якого відходять більш-менш розгалужені трахеї, що постачають кисень органам відповідного сегмента. На відміну від губоногих та комах, у диплопод єдина трахеїна система не утворюється.

Нервова система типова для трахеїнодишних. Особливість її будови — подвоєні нервові ганглії черевного нервового ланцюжка в усіх сегментах, починаючи з V.

Органи чуття розвинені досить добре. По боках голови в багатьох диплопод скупчені прості вічка, хоча бувають і сліпі види. На вусиках і гнатохілярії містяться численні шипоподібні й кеглеподібні чутливі сенсори, які, напевно, є органами хімічного чуття. У багатьох диплопод по боках голови між вусиками і вічками розташовані так звані *темешварові органи*, що мають вигляд підковоподібної ямки, на дні якої лежить валик з чутливих клітин, або ця ямка схована під покривами. Існують різні думки щодо функції цього органу — чи то слуху, чи то нюху.

Тактильні функції виконують чутливі щетинки, розсіяні по вусиках, тулубу та ногах диплопод.

Диплоподи роздільностатеві. Жіноча й чоловіча статеві залози непарні, мають вигляд видовжених мішечків; вони простягаються в непарний канал (яйцепровід або сім'япровід), який потім роздвоюється (рис. 107) і відкривається парою отворів на третьому тулубному сегменті, на відміну від губоногих та комах, у яких статеві отвори завжди розміщені на задніх сегментах.

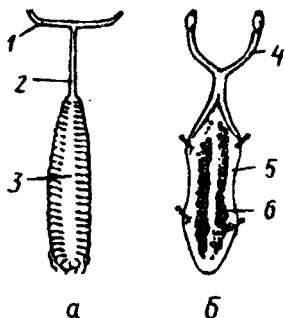


Рис. 107. Статеві системи двопарноногих:

а - чоловіча; б - жіноча; 1 - парна ділянка сім'япроводу; 2 - сім'япровід; 3 - сім'яник; 4 - парна ділянка яйцепроводу; 5 - розтулений статевий мішок; 6 - яєчник

Запліднення сперматофорне, відбувається різними способами. Розвиток проходить за типом анаморфозу: з яйця виходить личинка з трьома сег-

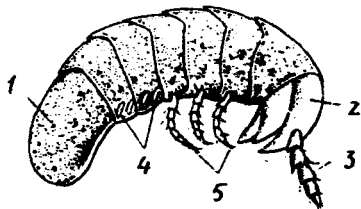


Рис. 108. Шестинога личинка ківсяка:

1 - тельсон; 2 - голова; 3 - антена; 4 - зачатки ніг; 5 - ноги

ментами, що мають ноги, та з кількома безногими (рис. 108). При наступних линяннях з'являються ноги на раніше безногих сегментах, а попереду тельсона виникають нові безногі сегменти. Цей процес триває все життя.

Нещодавно в деяких видів диплопод, зокрема в ківсяка *Ommatojulus sabulosus*, відкрите унікальне у тваринному світі явище *періодоморфозу*, а саме — здатність дорослих самців після чергового линяння перетворюватися на ювенільну (личинкову) форму. При цьому утворюються «вставні самці». Це подовжує загальну тривалість життя таких особин у 1,5—2 рази та, як вважають, допомагає виживанню популяції в несприятливих умовах.

Диплоподи в основному сапрофаги, хоча серед них є хижаки та види із сисним хоботком. Вони відіграють значну роль як первинні деструктори мертвого рослинного матеріалу в процесах підтримання природної родючості ґрунтів. Деякі види — факультативні фітофаги і можуть пошкоджувати коріння культурних рослин, паростки насіння, псувати ягоди.

Незважаючи на наявність у диплопод отруйних залоз і потаємний спосіб життя, їх охоче поїдають земноводні та птахи, особливо шпаки.

Диплопод умовно можна поділити на дві групи. До однієї входять дуже дрібні тварини з м'яким покривом, об'єднані в один ряд Китичників (*Poluxenida*), до другої належать так звані тисячоніжки (насправді ніг у них значно менше, наприклад, в однієї з найбільших диплопод — сейшельського ківсяка, що має 75 тулубних сегментів, ніг тільки 139 пар).

Для другої групи характерні міцні, багаті на карбонат кальцію покриви. Тисячоніжок поділяють принаймні на десяток рядів; ми розглянемо деякі з них.

Клас	Ряд
Diplopoda	— Polyxenida
	— Glomerida
	— Polydesmida
	— Julida

Ряд Китичники (*Poluxenida*). Це дуже дрібні (2—4 мм) двопарноногі, що мають м'яку, позбавлену карбонату кальцію кутикулу, на якій є численні химерні вирости (рис. 109). Найчастіше вони утворюють на спинній стороні сегментів рівні, а по боках — кушоподібно розгалужені ряди. На кінці тіла є китичка довгих волосків, через що вони й дістали свою назву. Тіло китичників сріблястого кольору. Захисні залози відсутні.

Живуть китичники звичайно великими групами під корою, в деревині, що гниє, у лісовій підстилці, часто їх знаходять у гніздах мурашок.

В Україні відомий поки один вид (*Polyxenus lagurus*). Для нього, як і для деяких інших багатоніжок, характерний гео-

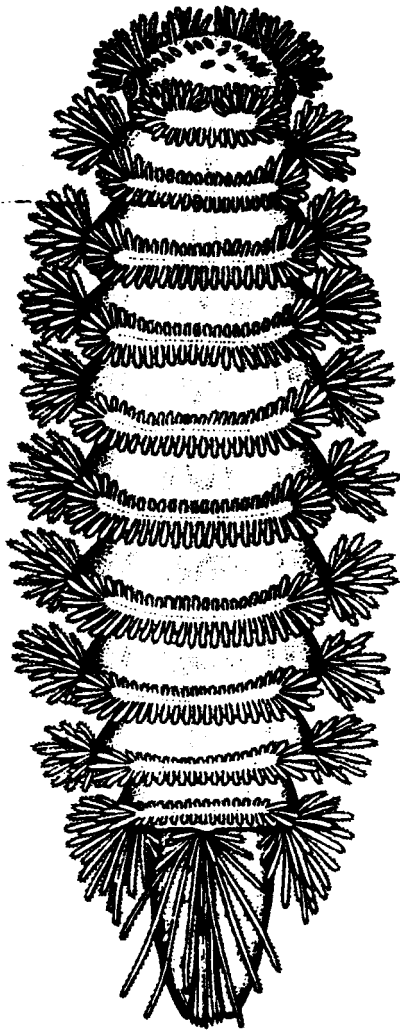


Рис. 109. Китичники: *Polyxenus lagurus*

графічний партеногенез — явище, коли в одних широтах тварини розмножуються при наявності самців, а в інших — тільки партеногенетично.

Ряд Гломериди (Glomerida). Тіло гломерид (рис. 110) мокрицеподібне, покрити блискучі, голі, з яскравим малюнком або «інкрустовані» кальцинованими поперечними ребрами з гранулами та паличками. Розміри тіла сантиметрові (до 10 мм при ширині 5 мм).

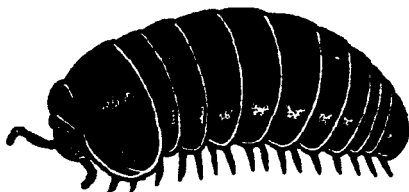


Рис. 110. Гломериди: *Glomeris marginata*

Гломериди дуже вологолюбні й тому в місцевостях із сухим кліматом не живуть. Вони мають

здатність згортатися в щільну кульку й у такому стані перебувати протягом годин і навіть днів, захищаючись від висихання.

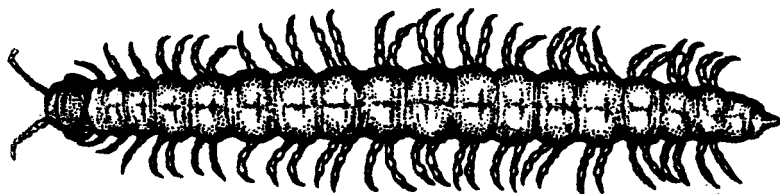


Рис. 111. Полідесмові: *Strongylosoma stigmatosum*

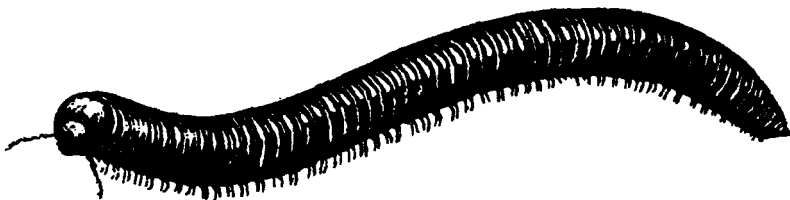


Рис. 112. Ківсякоподібні: *Rhinocrinus* sp.

Найбільш поширений в Україні вид *Glomerula hexasticha* — звичайний мешканець грабових лісів.

Ряд Полідесмові (Polydesmida). Тіло полідесмових чоткоподібне, між сегментами (їх у дорослих буває по 19—20) є більш вузькі ділянки тіла (рис. 111). Тергіти часто з чіткими бічними крилоподібними виростами. Очі завжди відсутні.

На Поліссі та на більшій частині лісостепу України зустрічається вид *Polydesmus complanatus*. Живуть ці двопарноногі під корою, в деревині, що гние, у пнях. У тепличних

господарствах небезпечним шкідником ряду овочевих та агідних культур став інтродукований вид *Oxidus gracilis*.

Ряд Ківсякоподібні (Julida). Представники цього ряду — одна з найбільш вивчених груп двопарноногих. Живуть вони в ґрунті, як у поверхневих шарах, так і глибше, в опаді, під корою, у пнях тощо.

Тіло ківсякоподібних циліндричної форми, з великою кількістю (не менше ніж 30) тулубних сегментів (рис. 112). По відкритій поверхні вони рухаються повільно, при цьому скорочення м'язів ніг хвилеподібне спереду назад. Вони також легко риються в опалому листі та ґрунті, заглиблюючись у нього при підсиханні поверхневих шарів.

Представники родини Тонкі ківсяки (*Blaniulidae*) мають тонке тіло зі слабо вираженою сегментацією й чіткими отворами отруйних залоз. Очі недорозвинені або зовсім відсутні.

Тонкі ківсяки живуть у ґрунті відкритої місцевості. Здебільшого вони скупчуються в гниючому корінні рослин, іноді живляться живим корінням, що може завдати шкоди врожайності польових і городніх культур. Найпоширеніший в Україні вид *Noroilus kochii*, що живе в лісах під корою дерев.

Представники родини Справжні ківсяки (*Julidae*) — коротші й товстіші, мають очі. Вони населяють листяний опад, іншу органіку, що розкладається, деякі постійно живуть у ґрунті або під корою пнів і гниючих дерев. Багато видів віддають перевагу окультуреним територіям і закритому ґрунту. Європейський вид *Archiboreoiulus pallidus*, що поширений і в Україні, стає небезпечним шкідником овочевих культур на городах і в тепличних господарствах, досягаючи чисельності понад 1500 екземплярів на 1 м².

У тропічних регіонах Землі великих ківсяків використовують у їжу.

КЛАС ПАУРОПОДИ (PAUROPODA)

Представники цього класу — найменш вивчена група багатоніжок. Майже до середини ХІХ ст. вони взагалі не були відомі, хоча з'ясувалось, що пауроподи дуже поширені як у Новому, так і в Старому Світі. Описано близько 400 їх видів.

Вони заселяють верхні шари лісових ґрунтів, живуть під камінням, у компості, деревині, що гниє. Відомі й синантропні види. Пауропод можна назвати карликовими багатоніжками: найменші з них ледь досягають 1 мм, найбільші — 1, 9 мм.

Форма тіла у різних видів неоднакова — вони можуть бути видовженими або більш укороченими (рис. 113).

Голова відносно невелика за розміром. На відміну від інших багатоніжок, антени у пауропод розгалужені. Очі відсутні. На черевній стороні є пара міцних зазубрених мандибул та одна пара максил. Тулуб складається з 10—12 сегментів, із яких перший або ще два-три за ним позбавлені кінцівок. Ноги широко розставлені, добре помітні зверху, але

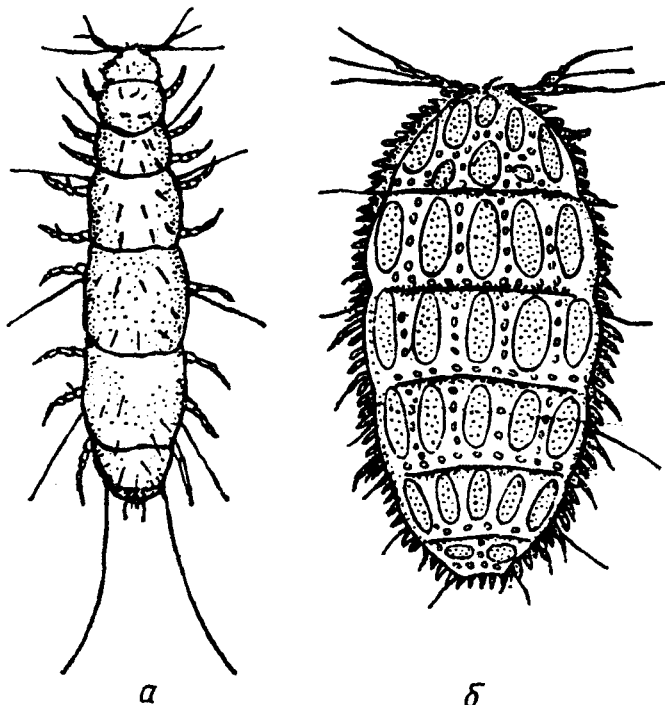


Рис. 113. Пауропода:
a – *Pauropus chuxleyi*; *б* – *Eurypauropus ornatus*

у видів із коротким тілом та широкими тергітами вони можуть бути й непомітними. По боках тіла є п'ять пар довгих чутливих волосків.

У будові травної системи привертають до себе увагу розвинені м'язи навколо переднього ектодермального відділу. Це дає підставу вважати, що пауроподи висмоктують їжу. Зокрема, відомо, що види *Pauropus lanceolatus* та *Allorauropus gracilis* висмоктують гіфи плісеневих грибів. Крім того, серед пауропод є сапрофаги й хижаки.

Органи виділення представлені парою мальпігієвих судин. Кровоносна система відсутня. Дихальна система має

просту будову: від дихалець, розташованих біля основи ніг, відходить пара коротеньких трахейних трубок.

Гонади самиці та самця мають різну будову: яєчник схожий на видовжений мішечок, що відкривається отвором на третьому сегменті, сім'яник складається з чотирьох видовжених мішечків, протоки яких зливаються в один, що потім роздвоюється й двома отворами відкривається на тому ж третьому сегменті.

Пауроподи відкладають округлі блискучі яйця, з яких через два тижні виходить личинка, що має лише три пари ніг і пару бічних волосків. На спинній стороні є три великих щити. Личинки ростуть досить повільно, линяючи раз на 2—5 тижнів. Після кожного линяння кількість тулубних сегментів збільшується (анаморфоз). У дорослому стані пауроподи не линяють.

Типовий представник пауропод — поширений у Європі вид *Pauropus sylvaticus*.

КЛАС СИМФІЛИ (SYMPHYLA)

До цього класу, як і до попереднього, належать дрібні (до 8 мм) тварини з дуже тонкою кутикулою. Зустрічаються від морських узбереж до високих гір (3000 м над рівнем моря); живуть у ґрунті, рослинності, що гниє, під камінням. Симфіли дуже чутливі до дефіциту вологості. Вони можуть існувати лише при відносній вологості, близькій до 100%. Цим пояснюються їхні складні сезонні та добові міграції в ґрунті. Описано близько 150 видів симфіл. В Україні відомо 5 видів.

Голова симфіл укрита справжньою головною капсулою, що нагадує таку у комах. Вусики, на відміну від пауропод, не розгалужені, щелеп, як у губоногих, три пари, очі відсутні.

Тулуб симфіл має різну будову черевної та спинної сторін. На черевній стороні завжди 12 стернітів і 12 пар ніг, на спинній у різних видів кількість тергітів різна, але завжди більша, ніж 12 (до 24). На останньому сегменті є пара придатків — церків, на яких відкриваються протоки павутинних залоз (рис. 114).

Травна система така ж сама, як у диплопод; видільна представлена парєю мальпігієвих судин і, крім того, у них може бути одна-дві пари максиллярних залоз. Живляться симфіли мертвими та живими рослинними тканинами. Деякі види, наприклад *Scolopendrella immaculata*, можуть завдавати значної шкоди молодим паросткам ряду польових та парникових культур.

Серцева судина тягнеться від III до XIII сегмента. Симфіли дихають в основному через шкіру, разом з тим частково кисень надходить із трахей. Трахейна система, на відміну від усіх багатоніжок, відкривається лише однією парою стигм, розташованих на голові позаду вусиків. Трахеї, що відходять від стигм, слабо розгалужені, їхні гілки заходять лише в голову й три передні сегменти.

Нервова система типова для членистоногих, черевний ланцюжок має завжди 12 гангліїв. Органи чуття, зокрема дотику, представлені численними тонкими щетинками, що вкривають усе тіло.



Рис. 114. Symphyla: *Scolopendrella immaculata*

Біля першого членика ніг на всіх сегментах є своєрідні мішкоподібні утвори, які під тиском крові випинаються, а потім, завдяки м'язовим скороченням, знову втягуються в тіло. Є різні думки щодо їхніх функцій: одні вважають, що це додаткові органи, де відбувається газообмін, інші — що це органи, завдяки яким тварина реагує на зміни температури й вологості.

Статева система симфіл подібна до тієї, що є у пауропод, статеий отвір міститься також на третьому сегменті.

Дуже цікаво у симфіл відбувається запліднення. Самці залишають сперматофори в ходах, де рухаються симфіли. Самиці захоплюють сперматофори щелепами, й сім'яна рідина надходить в особливі резервуари на внутрішній поверхні щелеп. Коли самиця підхоплює щелепами яйце, що виходить із статевого отвору, воно запліднюється сперматозоїдами. Запліднене яйце прикріплюється до стінок ходів у ґрунті, й через 10 днів виходить личинка з неповною кількістю ніг.

У симфіл спостерігається цікава здатність поновлювати втрачені членики вусиків — явище дуже рідкісне у наземних членистоногих.

КЛАС ПОКРИТОЩЕЛЕПНІ (ENTOGNATHA)

Це дрібні тварини, що живуть переважно в ґрунті, підстилці, рідше в травостой. Описано близько 11 тис. видів, проте цю групу тварин вивчено ще недостатньо.

Тіло покритошелепних складається з голови, грудей і черевця. Голова суцільна, вкрита кутикулярною капсулою. Ротові кінцівки занурені в особливу ротову капсулу, утворену боками голови та зрощеною з ними нижньою губою; назовні видаються лише їхні кінчики. До їх складу входять пара верхніх щелеп (мандибул), пара нижніх щелеп (максил) та непарна нижня губа. Детальніше будову ротових кінцівок описано на прикладі комах.

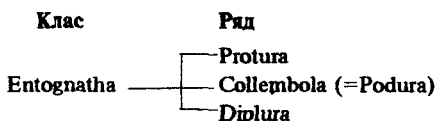
Груди складаються з трьох, найчастіше вільних, сегментів (лише в деяких колембол вони злиті), кожен із яких несе по парі ніг. Нога, як і в комах, складається з тазика, вертлюга, стегна, гомілки та лапки. У частини покритошелепних гомілка зрощена з лапкою. Крил немає.

До складу черевця входять 11—12 сегментів, іноді (у колембол) їх шість. На черевці зберігаються видозмінені або рудиментарні кінцівки.

Складних очей немає. Протоцеребрум розташований над дейтоцеребрумом. Трахеї слабо розвинені, часто зовсім відсутні, тоді дихання відбувається всією поверхнею тіла.

Розвиток прямиий, без метаморфозу. Ріст супроводжується численними линяннями.

До класу Entognatha входять три ряди (на думку багатьох дослідників, це підкласи): Protura, Collembola та Diplura.



Ряд Безвусикові (Protura). Сюди належать дрібні, до кількох міліметрів завдовжки, тварини, що живуть у ґрунті, підстильці або гнилій деревині. Їх близько 300 видів.

Тіло складається з голови й тулуба, який нечітко розділений на груди та черевце (рис. 115). Очі й антени відсутні. Ротові органи видозмінені у видовжені щетинки, сисного типу. Гомілка та лапка зрослись, утворивши суцільну гомілколапку, яка на кінці має один кігтик. Передня пара ніг спрямована вперед і виконує функцію органа дотику, дві задні пари — ходильні.

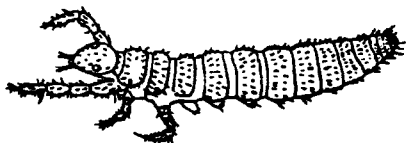


Рис. 115. Безвусикові: *Eosentomon transitorum*

Черевце складається з 12 сегментів. На передніх трьох сегментах є парні одно- чи двочленикові придатки — недорозвинені черевні ніжки, на які черевце опирається при русі.

Розвиток типу анаморфозу, супроводжується багатьма линяннями; незрілі стадії зовні подібні до дорослих.

Способи живлення та інші екологічні особливості безвусикових вивчено недостатньо, практичне значення не з'ясовано.

Ряд Ногохвістки (*Collembola*, або *Podura*) налічує до 10 тис. видів, причому щороку вчені описують багато нових для науки таксонів. Імовірно, що насправді їх значно більше.



Рис. 116. Ногохвістки:

a – *Entomobrya pulchella*; *b* – *Sminthurus viridis*

Розміри тіла — міліметрові. На голові є прості очі та чотири-, шестичленикові вусики. Ротові органи гризучі або колючосисні. Поблизу основи антен є спеціальний постантентальний орган, що несе рецептори нюху та вологості. Подібно до безвусикових мають гомілколапку з єдиним кінцевим кігтикком.

Черевце складається з шести сегментів. IV сегмент несе членисту *стрибальну вилку*, що складається з непарної основної частини й пари кінцевих гілок. Як правило, стрибальна вилка підігнута під черевце й кріпиться придатком III сегмента черевця — *зачіпкою* (рис. 116). При стрибку вилка звільняється із зачіпки й відштовхується від субстрату, підкидаючи тіло. На I черевному сегменті є особливий придаток — *черевна трубка*. В момент приземлення після стрибка ця трубка виділяє клейку рідину, за допомогою якої тіло фіксується на субстраті. Деякі колемболи стрибають на відстань до 1 м.

Дихальна система в ногохвісток розвинена слабо чи відсутня; немає також мальпігієвих судин. Запліднення сперматофорне: самці відкладають сперматофори у вигляді кульок на стебельцях, а самиці захоплюють їх статевим отвором.

Розвиток має характер епіморфозу; молоді особини відрізняються від дорослих в основному розмірами.

Серед колембол є види із членистим видовженим черевцем і слабо розвинутою стрибальною вилкою (підряд Членисточереви, *Arthropleona*), які живуть переважно в ґрунтах,

підстилки, гнилій деревині. В основному поширені в ґрунті, де їхня концентрація досягає багатьох тисяч особин на 1 м². Вони виконують важливу роль у ґрунтоутворенні, сприяючи розкладанню залишків рослин і тварин. В Україні поширена грибокподура (*Setatorhysella armata*), яка живе в угноєних ґрунтах; у теплицях вона може пошкоджувати міцелій печериць.

Друга група колембол (підряд Злитночереві, *Symphyleopa*) має вкорочене тіло, злиті сегменти грудей і черевця, добре розвинену стрибальну вилку. Вони живуть здебільшого на рослинах, інколи завдають шкоди городнім культурам, наприклад, *всесвітньо поширений зелений смінтур* (*Sminthurus viridis*).

Ряд Двохвістки (*Diplura*). Сюди належить близько 400 видів. Довжина тіла становить від 1—2 мм до 5 см. Тіло видовжене. Голова з довгими членистими антенами; ротові органи гризучого типу; очей немає (рис. 117). Гомілка не злита з лалкою, на кінці останньої — два кігтики. Всі ноги однакової будови. Черевце складається з 11 сегментів, передні сім мають рудименти черевних кінцівок — нечленисті парні *грифельки*. На кінці черевця є пара відростків — *церки*; в одних представників (*Camptodea*) вони вусикоподібні, членисті, виконують функцію органів дотику, в інших (*Japyx*) — укорочені, нечленисті, мають вигляд клішні та призначені для захоплення здобичі — колембол.

Дихальна система досить добре розвинена, на грудях є три-чотири пари дихалець. Загліднення сперматофорне.

Розвиток типу епіморфозу, молоді особини зовнішнім виглядом нагадують дорослих, багато разів линяють.

Живуть двохвістки у ґрунті, гниючій деревині, мурашниках, під камінням тощо. Хижаки полюють на дрібних ґрунтових комах, кліщів, нематод тощо. Поширені переважно в районах із теплим кліматом. На території України відомий вид *Camptodea staphylinus*, що досягає довжини 1 см, в Криму — ендемік його Південного берега — *Japyx ghilarovi*.

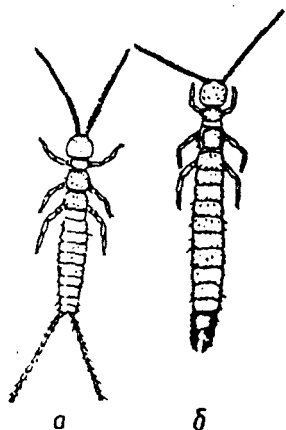


Рис. 117. Двохвістки:

а - *Camptodea plusiochaeta*; б - *Japyx confusus*

Entognatha до недавнього часу вважали родичами справжніх комах (*Ectognatha*). Однак наявність капсули навколо ротових органів та розташування протоцеребруму над дейтоцеребрумом указують на те, що покритощелепні — особлива гілка трахейнодишних, яка пристосувалася до життя в ґрунті та подібних субстратах (зменшення розмірів, слабкий розвиток органів зору тощо).

КЛАС КОМАХИ, АБО ВІДКРИТОЩЕЛЕПНІ (INSECTA, АБО ECTOGNATHA)

Більшість видів комах — мешканці суші. Вони заселяють усі континенти, включаючи Антарктиду, і трапляються скрізь: у безводних пустелях, високогірних зонах вічних снігів, лісах і степах. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Проте цілком водяними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах, дорослі крилаті особини яких здатні залишати воду. Комахи в основному вільноживучі тварини, але серед них чимало і паразитів.

Кількість видів комах, що заселяють земну кулю, ще точно не встановлено: за різними підрахунками вже описано від одного до трьох мільйонів сучасних видів, і щорічно вчені відкривають кілька тисяч нових для науки видів. Видовий склад комах України вивчено ще недостатньо: вважають, що є не менше ніж 40 тис. видів.

Розміри комах коливаються у широких межах — від 0,25 мм до 26 см.

Тіло комах складається з трьох тагм: голови, грудей та черевця (рис. 118). Голова має ротові органи та одну пару вусиків. Груди складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг та, як правило, крила. Черевце складається з 11 сегментів і, як звичайно, не має ніг.

Голова вкрита суцільною капсулою, вона утворилася в результаті злиття кількох сегментів та акрона. На ній розташовані пара складних (фасеткових) очей, прості вічка, пара вусиків (антени) та ротові придатки. Антени — це багаточленикові придатки, що виконують функції органів дотику й нюху; у представників різних рядів їхня будова різна (рис. 119).

Ротові придатки, на відміну від покритощелепних, не занурені в ротову капсулу й складаються із нечленистої непарної верхньої губи (лабрум), пари нечленистих верхніх щелеп (мандибул), пари нижніх щелеп (максил) та непарної нижньої губи (лабіум), яка утворилася в результаті злиття

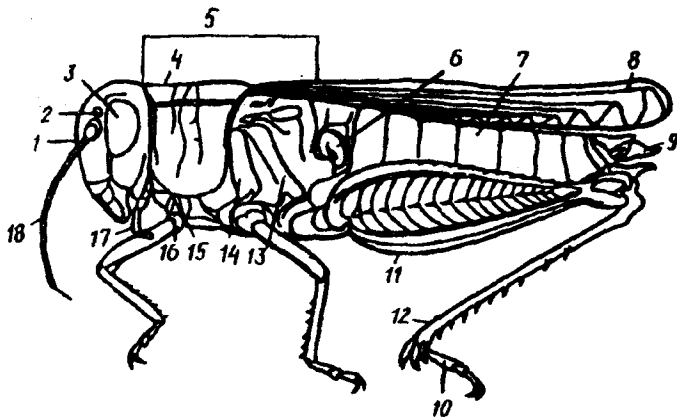


Рис. 118. Тіло італійської сарани збоку (права пара крил видалена):

1 - лоб; 2 - просте вічко; 3 - фасеткове око; 4 - передньогруди; 5 - груди; 6 - тимпанальний орган; 7 - черевце; 8 - крила; 9 - яйцеклад; 10 - лапка; 11 - стегно; 12 - гомілка; 13 - задньогруди; 14 - середньогруди; 15 - тазик; 16 - вертлюг; 17 - шупик; 18 - вусик

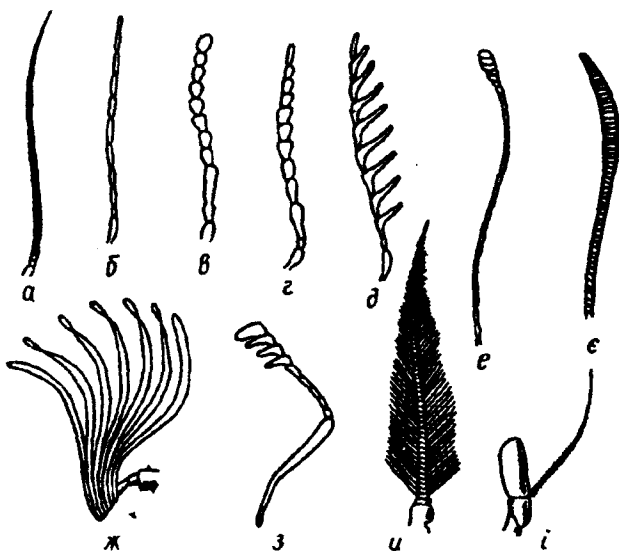


Рис. 119. Типи вусиків комах:

а - щетинкоподібний; б - ниткоподібний; в - чоткоподібний; г - пильчастий; д - гребінчастий; е - булавоподібний; є - веретеноподібний; ж - пластинчастий; з - колючастий; и - шірчастий; і - щетинконосний

другої пари нижніх щелеп. Нижні щелепи та нижня губа двочленикові, несуть по парі органів дотику й смаку — *щупиків*. Залежно від характеру їжі розрізняють кілька типів ротових органів (рис. 120).

Гризучі (гризучожувальні) ротові органи (рис. 120, *а*) — найменш спеціалізовані, пристосовані для подрібнення твердої їжі. Верхня губа коротенька; верхні щелепи, як правило, мають жуйний край з більш-менш розвиненими зубцями. Зубці лівої щелепи входять у заглибини правої, і тому їхня будова не зовсім симетрична. Максили складаються з основного членика та стовпчика, на якому є пара нижньощелепних щупиків; він закінчується рухомо причленованими жуйними лопатями — зовнішньою та внутрішньою. Нижня губа має основний членик, або підборіддя, та дистальний членик, на якому є дві пари жуйних лопатей. До ротового апарата належить також м'ясистий виріст ротової порожнини — *гіпофаринкс*. Такі ротові органи характерні для тарганових, прямокрилих, термітів, бабок, твердокрилих та ін.

При переході до живлення рідкою їжею ротові органи значно змінюються залежно від того, як їжа розташована: чи відкрито (лизучий або сисний тип), чи схована під покривами (колючо- або ріжучосисні органи). У комах, які живляться відкрито розташованими рідинами, утворюється сисний хоботок. Так, у бджолиних (рис. 120, *б*) хоботок утворений нижніми щелепами й нижньою губою; верхні щелепи втратили жувальну функцію й беруть участь лише в побудові сот (*гризучолизучий тип*). У метеликів частково або зовсім редуовані всі ротові частини, крім нижніх щелеп, зовнішні лопаті яких витягнулись у довгий хоботок (рис. 121, *а*). Це сисний ротовий апарат. У частини коротковусих двокрилих, наприклад кімнатної мухи, м'який хоботок утворений нижньою губою, на кінці якої розвинений оригінальний фільтруючий апарат, що складається з великої кількості хітинових трубочок — псевдотрахеї (*лизучий тип*).

Комахи, які смокчуть рідини живих організмів через покриви останніх, мають здебільшого колючосисний ротовий апарат (рис. 121, *б*), в якому видовжена нижня губа утворює хоботок для всисання рідин, а верхні та нижні щелепи перетворені на довгі колючі стилети для проколювання покривів. Такий ротовий апарат мають клопи, рівнокрилі, воші, блохи, довговусі двокрилі. У гедзів щелепи й верхня губа мають вигляд ножів і розрізають шкіру тварин: такий ротовий апарат зветься *ріжучосисним*. У мух-жигалок і це-це колючосисний апарат розвинувся з м'якого хоботка некровосисних предків, подібного до апарата кімнатної мухи. Він став твердим, а псевдотрахеї перетворилися на голку для проколювання шкіри.

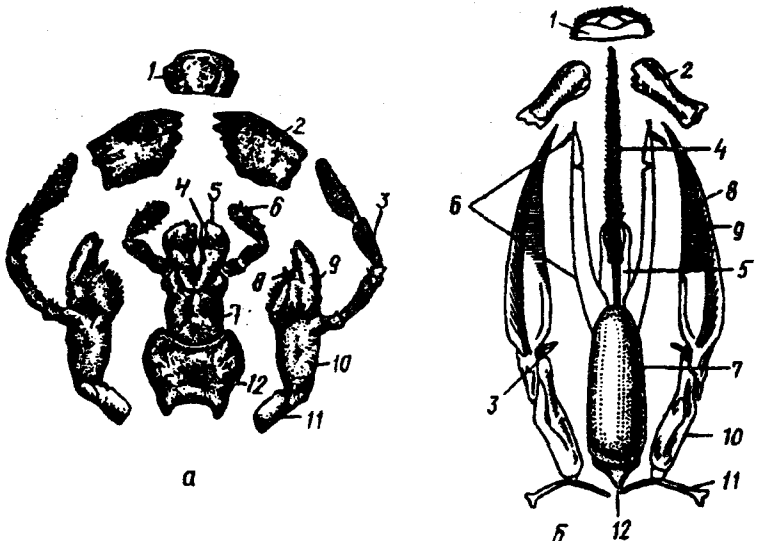


Рис. 120. Ротові апарати комах:

a – гризучий чорного таргана; *б* – гризучолижучий джмеля; 1 – верхня губа; 2 – верхня щелепа; 3 – нижньощелепний щупик; 4, 5 – внутрішня та зовнішня лопаті нижньої губи; 6 – нижньогубний щупик; 7 – підборіддя; 8, 9 – відповідно внутрішня та зовнішня лопаті нижньої щелепи; 10, 11 – відповідно стовпчик та основний членик нижньої щелепи; 12 – підпідборіддя

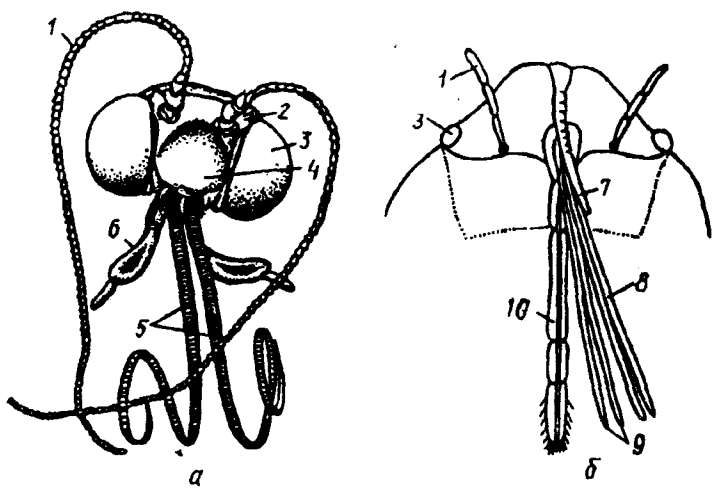


Рис. 121. Голови метелика із сисним ротовим апаратом (*a*) та клопа з колючосисним (*б*):

1 – антена; 2 – просте вічко; 3 – фасеткове око; 4 – лоб; 5 – хоботок; 6 – нижньогубний щупик; 7 – верхня губа; 8 – верхні щелепи; 9 – нижні щелепи; 10 – нижня губа

У личинок комах із повним перетворенням типи ротового апарата часто відмінні від таких у імаго: наприклад, у гусені гризучі ротові органи, а в дорослих метеликів — лижучі.

Імаго багатьох комах (одноденки, оводи, частина метеликів, у тому числі шовковичний шовкопряд) не живляться, і їхні ротові органи редуковані.

Груди комах складаються з трьох сегментів: *передньо-, середньо- та задньогрудей*. Кутикула кожного сегмента — це кільце, що поділяється на чотири склерити: спинний — *тергіт*, грудний — *стерніт* та два бічні — *плейрити*. Тергіти

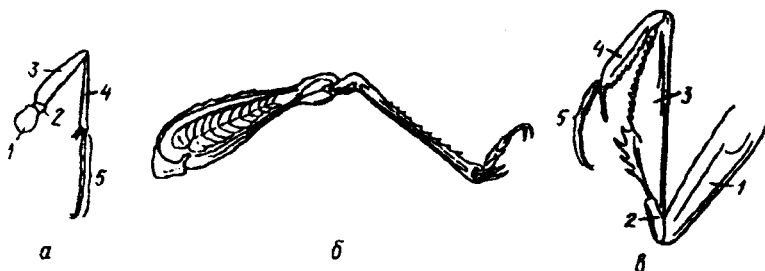


Рис. 122. Будова та типи ніг комах:

а — бігальна туруна; *б* — стрибальна сарани; *в* — хапальна богомола; 1 — тазик; 2 — вертлюг; 3 — стегно; 4 — гомілка; 5 — лапка

зовні помітні краще, ніж стерніти, значна частина яких міститься всередині, утворюючи *фурку* — опору для м'язів, що беруть участь у польоті. Чим краще розвинені крила, тим більше занурені стерніти. Внутрішні вирости тергітів називають *фрагмами*, а плейритів — *плейральними гребенями*; вони призначені для прикріплення м'язів. Внутрішній скелет (фрагми, фурки та плейральні гребені) особливо розвинений у так званому *птеротораксі*. Це середньо- та задньогруди, де прикріплюються крила. У комах, що добре літають, передньогруди зменшені в розмірах.

Кожний грудний сегмент має пару ніг. Нога складається з п'яти члеників (рис. 122). Кожен з них має свою назву: тазик, вертлюг, стегно, гомілка та лапка. *Тазик* — короткий основний членик, за допомогою якого нога рухомо прикріплюється до плейрита; *вертлюг* — найменший членик. Суглоби між тазиком і грудьми й тазиком і вертлюгом рухаються в різних площинах, забезпечуючи рухомість ноги. *Стегно* — найсильніший і, як правило, найбільший членик. *Гомілка* довга, але тонша, ніж стегно, часто озброєна шипами. *Лапка* в різних комах складається з одного-п'яти члеників і закінчується одним або двома кігтиками. У частини двокрилих на кінцевому членику, крім кігтиків, є присоски.

За їх допомогою мухи повзають по вертикальних гладеньких поверхнях.

Залежно від способу життя в комах розвинулися різні типи ніг: ходильні, бігальні, копальні, хапальні, стрибальні, плавальні тощо.

Більшість комах має органи польоту — крила. *Крила* — це бічні складки тіла, розташовані на середньо- та задньогрудах. Як звичайно, їх дві пари: передні та задні. Крило складається з двох стінок — верхньої та нижньої. Кожна стінка утворена шаром гіподерми, зовні вкритої більш-менш розвиненою кутикулою (рис. 123). Між стінками є вузька щілина (частина міксоцеля), заповнена гемолімфою. Крило (рис. 123, а) має систему хітинових трубочок-жілок. Кількість та взаємне розташування жілок відіграє велику роль у систематиці комах. Жилки виконують опорну функцію; в них також міститься гемолімфа, проходять трахеї та нерви до клітин крила.

Крила бувають різних типів. У частини комах (прямокрилі, твердокрилі, жорсткокрилі) передні крила перетворені на потовщені *надкрила*, що не беруть участі в польоті. Вони призначені для захисту нижніх задніх крил, складених під ними, при повзанні по землі, копанні в ґрунті тощо. У двокрилих задні крила перетворені на булавоподібні органи рівноваги — *дзиччальця*. У багатьох ґрунтових комах (робочі мурашки, терміти), а також у паразитів (воші, блохи) крила зникають, а в первиннобезкрилих (Apterygota) їх ніколи не було.

Крила рухомо прикріплені до грудей між тергітом та плейритом за допомогою досить складної системи склеритів та мембран. Поблизу від місця прикріплення крило спірається на виріст плейрита — *стовпчик*, який є для нього точкою опори і утворює важіль з коротким осьовим й довгим кінцевим плечима.

Черевце у найпримітивніших комах складається з 11 сегментів та тельсона, однак найчастіше їх буває вісім-дев'ять;

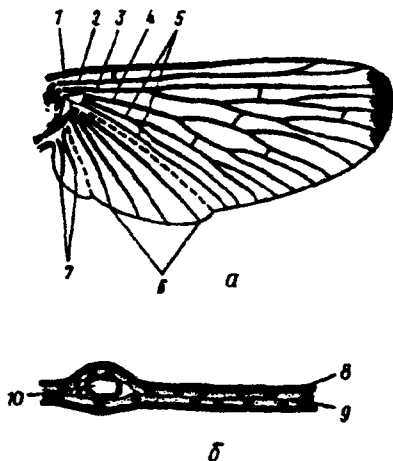


Рис. 123. Схема будови крила комах:

а - загальний вигляд; б - поперечний розріз; 1 - костальна жилка, 2 - субкостальна, 3 - радіальна; 4 - медіальна; 5 - кубітальна; 6 - анальні, 7 - югальні жилки; 8 - кутикула; 9 - гіподерма; 10 - трахея

у вищих груп (перетинчастокрилі, двокрилі) кількість їх може зменшуватися до чотирьох-п'яти. На VIII та IX сегментах розміщені зовнішні статеві придатки — *геніталії*; це копулятивний орган самців та яйцеклад у самиць.

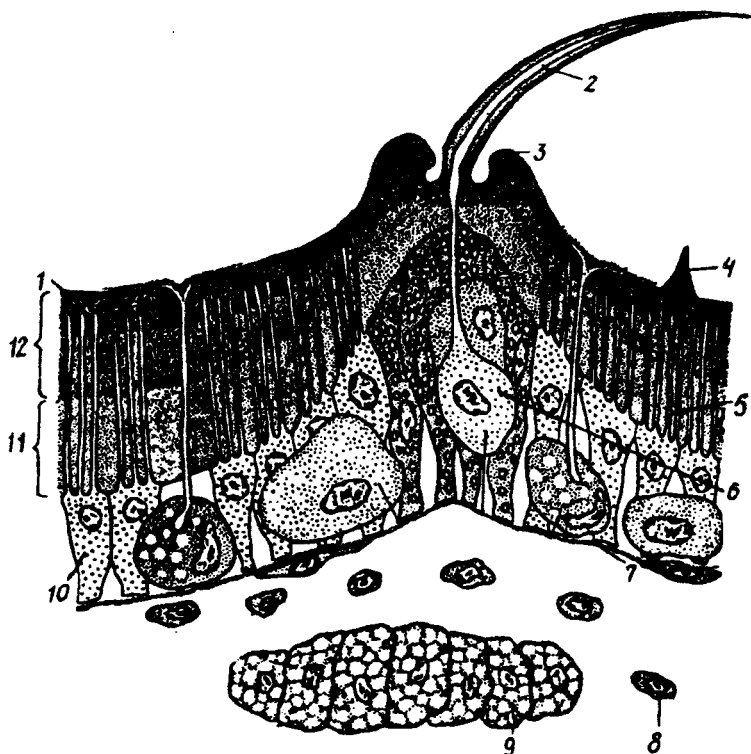


Рис. 124. Будова покривів комах:

1 - епікутикула; 2 - волосок; 3 - кільцевий валик біля основи волоска; 4 - шипик; 5 - порові канали; 6 - клітина, що утворює волосок (трихогенна); 7 - базальна мембрана; 8 - гемоцит; 9 - жирове тіло; 10 - гіподерма; 11 - ендокутікула; 12 - екзокутікула

У зародковому стані на черевних сегментах є зачатки кінцівок, які надалі зникають чи видозмінюються у членисті придатки — *церки* (щетинкохвістки, таргани, одноденки) або нечленисті — *грифельки* (щетинкохвістки, таргани). Видозміненими кінцівками вважають також яйцеклад самиць, який у жалячих перетинчастокрилих перетворюється на жало. Геніталії самців складаються з різноманітних склеритів різної будови, походження яких неясне, однак парність частини з них указує на можливість їх виникнення від черевних кінцівок.

Покриви комах, як і решти членистоногих, мають три основні елементи: кутикулу, гіподерму і базальну мембрану (рис. 124). Кутикула утворює зовнішній скелет, що вкриває все тіло. Вона має поверхневий дуже тонкий шар — епікутикулу та внутрішній товстий — прокутикулу.

Епікутикула під світловим мікроскопом має вигляд напівпрозорої поверхневої лінії, проте вона неоднорідна й складається якнайменше з чотирьох шарів, що різняться за хімічним складом. Найглибший шар епікутикули — протеїновий, над ним послідовно один на одному лежать шари твердого кутикуліна, восковий шар із гідрофобних ліпідних сполук і тонкий цементний. Останній утворює лакове покриття кутикули. Характерна особливість епікутикули — відсутність у її складі хітину.

Прокутикула утворена двома шарами: м'якою безбарвною ендокутикулою, що прилягає до гіподерми, й твердою, забарвленою пігментами екзокутикулою. Ендокутикула містить полімерні молекули хітину, зв'язаного з білками. Вони лежать шарами, складеними з найтонших пластинок, причому їхній напрямок у кожному з шарів змінюється (як у фанері), що робить ендокутикулу еластичною й водночас міцною. Екзокутикула не має пластинчастої будови. До неї, крім хітиново-білкових молекул, входять особливі дубильні речовини, що роблять її твердою (склеротизують), а також пігменти. Всю прокутикулу знизу доверху пронизують вертикальні порові каналці, всередині яких проходять тоненькі відростки гіподермальних клітин. Їхній діаметр не перевищує 1 мкм, а загальна кількість досягає 10—15 тисяч на 1 мм² покриву. Завдяки поровим каналцям відбуваються зв'язок гіподерми з кутикулою й утворення епікутикули під час линянь.

З усіх шарів кутикули ендокутикула найм'якша, гнучка, еластична, що пов'язано з її будовою. Це особливо важливо для місць зчленування кінцівок, крил, у міжсегментарних мембранах, де найбільш розвинений саме цей шар кутикули. Екзокутикула, навпаки, тверда, що залежить від ступеня задубленості — склеротизації хітиново-білкових комплексів фенольними сполуками. Цей шар краще розвинений там, де необхідна найбільша міцність: на тергітах та стернітах сегментів, у надкрилах жуків, мандибулах, члениках кінцівок. На міжсегментарних мембранах екзокутикула відсутня. Вони цілком складаються з ендокутикули, вкритої зовні епікутикулою.

Епікутикула не дає випаровуватися воді з організму, утворюючи гідрофобний восковий шар. Ця її властивість особливо важлива для наземних комах, здатних жити на від-

критому повітрі під сонячними променями, не втрачаючи воду свого організму. У комах та їхніх личинок, які живуть у воді, ґрунті, гниючій деревині, гноївці, епікутикули або зовсім немає, або вона вкриває лише певні ділянки тіла, наприклад головну капсулу.

Гіподерма складається з одного шару призматичних клітин, між якими трапляються залозисті клітини, що утворюють одноклітинні або багатоклітинні шкірні залози, а також спеціалізовані клітини, які утворюють волоски та сенсили. Зовнішня поверхня клітин гіподерми, що прилягає до кутикули, вкрита помітними лише під електронним мікроскопом мікрроворсинками, які проникають у порові канальці кутикули. Від порожнини тіла гіподерму відділяє базальна мембрана, яка не має клітинної будови. Найважливішою функцією гіподерми є секреторна, бо гіподерма виділяє речовини, з яких утворюється нова кутикула, причому багаторазово, під час линянь.

Кутикула комах, яка щойно перелиняла, м'яка й безбарвна. У результаті склеротизації кутикула твердне; паралельно з цим процесом відбувається меланізація — синтез в екзокутикулі пігментів.

У комах розрізняють структурне й пігментне забарвлення. Структурне забарвлення пов'язане з деякими специфічними особливостями поверхневої структури кутикули — мікроскопічними реберцями, пластинками, лусочками тощо, які створюють ефекти інтерференції, дифракції та розсіювання світла. Це металеве блискуче та переливчасте забарвлення деяких жуків і метеликів, особливо тропічних. Пігментне забарвлення зумовлене пігментами, які найчастіше містяться в екзокутикулі, рідше — в клітинах гіподерми чи жирового тіла. В багатьох комах спостерігається поєднання структурного та пігментного забарвлення.

Найбільш поширеними пігментами комах є *меланіни*, що відкладаються в екзокутикулі й дають темно-коричневе, коричнево-червоне або чорне забарвлення. Часто в кутикулі комах трапляються *каротиноїди*, які створюють жовте, жовтогаряче, червоне забарвлення; *флавоноїди* жовтого кольору; білі, жовті та червоні *птерини*; жовті, коричневі або червоні *омохроми*. *Антрахінони* нагромаджуються в жировому тілі та гемолімфі комах ряду рівнокрилих (Homoptera), створюючи карміново-червоне забарвлення, що просвічує крізь покриви. До того як були синтезовані дешеві штучні барвники, червоний пігмент *кармін* добували з жирового тіла кошенілі *Dactylopius coccus*.

Покриви комах мають різноманітні придатки. Скульптурні придатки (шипички, виступи, боріздки, ямки тощо)

утворюються кутикулою без участі гіподерми. Структурні придатки (волоски, щетинки, лусочки крил метеликів тощо) виникають одночасно як із кутикули, так і з гіподерми. Це або чутливі придатки, пов'язані з нервовими клітинами, або термоізоляційні утвори, що створюють густий покрив, подібний до волосяного (джмелі, деякі метелики та ін.).

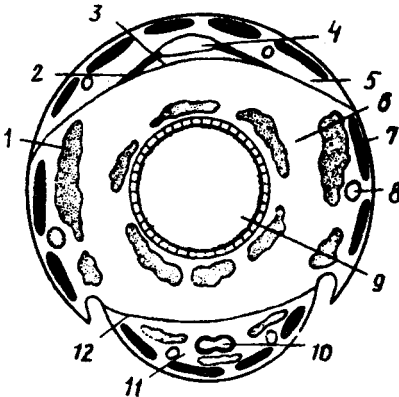


Рис. 125. Схема розташування серця та діафрагм на поперечному зрізі через тіло комах:

1 – жирове тіло; 2 – крилоподібні м'язи; 3 – спинна діафрагма; 4 – серце; 5 – перикардальний синус; 6 – перивісцеральний синус; 7 – поздовжній м'яз; 8 – трахея; 9 – кишечник; 10 – нервовий ланцюжок; 11 – перинеуральний синус; 12 – черевна діафрагма

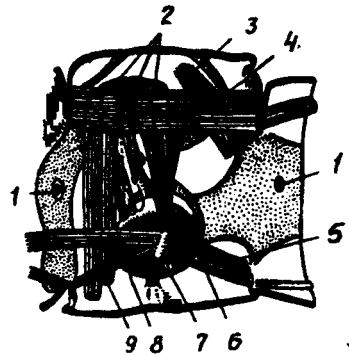


Рис. 126. Схема частини мускулатури задньогрудного сегмента комах:

1 – дихальце; 2 – дорзовентральні м'язи; 3 – косий спинний м'яз; 4 – поздовжній спинний м'яз; 5 – 8 – субкоксальні м'язи; 9 – поздовжній черевний м'яз

Порожнина тіла — міксоцель комах — поділена двома поздовжніми горизонтальними перетинками — діафрагмами на три відділи (синуси). Верхня діафрагма відділяє верхній, або *перикардальний синус*, в якому розташована спинна кровоносна судина (рис. 125). Нижня діафрагма відділяє нижній, або *перинеуральний синус*, де міститься черевний нервовий ланцюжок. Середній синус лежить між діафрагмами; він називається *вісцеральним*; у ньому містяться травна, видільна й статева системи, а також більша частина жирового тіла. Порожнина тіла заповнена гемолімфою.

Як скелетні м'язи, так і м'язи стінок внутрішніх органів (вісцеральні) комах виключно поперечносмугасті. Внаслідок високого ступеня розвитку органів руху та первинної переробки їжі м'язова система комах дуже диференційована. Наприклад, у гусейні метеликів нараховується близько 2 тис. різних м'язів. Кожен м'яз за допомогою спеціальних волоконць — тонофібрил — кріпиться до двох різних склеритів, один з яких більш-менш фіксований, другий — рухомий (рис. 126). Отже, скорочення м'язу спричиняє зміщення склеритів один відносно іншого.

Скелетні м'язи утворюють головну, грудну та черевну групи. М'язи голови обслуговують ротові придатки, вусики й забезпечують рухомість шиї. М'язи грудей рухають ноги, а також крила. У черевці є поздовжні, бічні та поперечні м'язи, які надають йому рухливості; останні беруть участь в утворенні діафрагм, необхідних для роботи системи кровообігу.

Відносна сила м'язів комах дуже велика. Так, комахи можуть переносити вантаж, маса якого в 14—25 разів перевищує масу тіла самої тварини. Стрибаючі комахи за один стрибок долають відстань, що в сотні або навіть тисячі разів перевищує довжину їхнього тіла.

Більшість м'язів комах звуться *синхронними*: на один нервовий імпульс м'яз відповідає одним скороченням. Максимальна кількість скорочень таких м'язів не перевищує 30—40 за 1 с. У двокрилих і перетинчастокрилих політ забезпечується *асинхронними* («швидкими») м'язами. На кожний імпульс такий м'яз відповідає кількома (від 5 до 20) скороченнями, і число скорочень досягає 100 й більше, а в деяких дрібних двокрилих та перетинчастокрилих — навіть тисячі за секунду.

Типи живлення комах надзвичайно різноманітні: серед них є фітофаги та зоофаги, в тому числі хижаки, паразити й кровососи, сапрофаги, некрофаги (живляться трупами), копрофаги (живляться гноєм); є види, що живляться роговими утворами шкіри хребетних (шерсть, пір'я тощо), мертвою деревиною, воском тощо. Є також поліфаги — види, що вживають як рослинну, так і тваринну їжу. Способи живлення комах також дуже різні: одні поїдають тверді речовини, інші поглинають рідини, треті є фільтраторами. Цим зумовлюється різноманітність ротових органів. Сам кишковий тракт комах, хоч і модифікується залежно від способу живлення та складу їжі, але значно менше, ніж ротові органи.

Як і в решті членистоногих, травна система комах складається з трьох відділів: передньої, середньої та задньої кишок (рис. 127). Стінки всіх відділів кишечника утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим поздовжніми та кільцевими м'язовими волокнами, скорочення яких забезпечує рух їжі в кишечнику. Епітеліальні клітини передньої та задньої кишок на вільній поверхні вкриті кутикулярним шаром — *інтиминою*.

Передня кишка складається з ротової порожнини, глотки, стравохода, вола та м'язового шлунка. У ротову порожнину відкриваються слинні залози, пов'язані з ротовими кінцівками. У комах бувають мандибулярні, максиллярні та лабіальні (нижньогубні) залози. Найчастіше як слинні функціонують лабіальні залози, хоча в гусені метеликів слина

утворюється в мандибулярних залозах, а лабіальні продукують шовк і не беруть участі в травленні. Слина змочує їжу та піддає її початковій дії ферментів, які розщеплюють полісахариди (крохмаль, глікоген). У попелиць слина містить ферменти, здатні перетравлювати целюлозні оболонки рослинних клітин; у кровосисних комах — антикоагулюючі речовини, що запобігають зсіданню крові. Слина комах-галоутворювачів містить різні специфічні амінокислоти та гормон росту рослин, які спричиняють утворення розростань рослинних тканин — *галів*.

Глотка й стравохід забезпечують проковтування їжі та її проходження до вола. Воло є місцем нагромадження їжі та початкового її перетравлювання під дією ферментів слини та травного соку, що потрапляє сюди із середньої кишки. В імаго двокрилих і лускокрилих замість вола є сліпий мішкоподібний виріст стравоходу — *харчовий резервуар*, у якому деякий час зберігається рідка їжа. Наприклад, у кровосисних двокрилих у ньому міститься випита вода або соки рослин. Кров сюди не потрапляє; вона проходить зі стравоходу прямо в середню кишку.

Жувальний шлунок має потужні м'язи; він вистелений усередині товстою кутикулою з гострими зубцями або товстими щетинками. У жувальному шлунку перетирається твєрда їжа (прямокрилі, таргани, жуки) або фільтрується рідина (бджоли).

Середня кишка відділяється від передньої *кардіальним клапаном* — згорткою, що звисає в порожнину кишечника. Найпростіша вона у вигляді прямої трубки, не поділеної на відділи. У частини комах (мухи тощо) вона видовжена й звивиста, у деяких, навпаки, укорочена й розширена в міш-

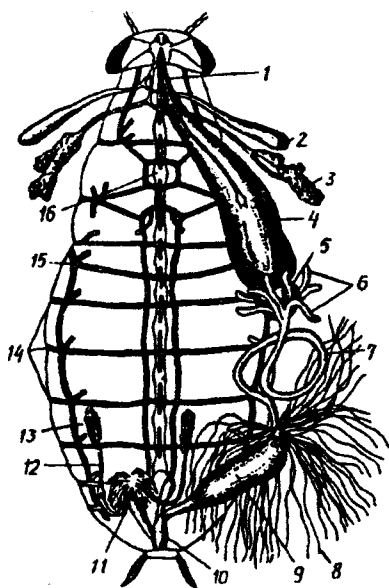


Рис. 127. Внутрішня будова самця чорного таргана при розтині зі спинної сторони:

1 - стравохід; 2 - резервуар слинної залози; 3 - слинна залоза; 4 - воло; 5 - жувальний шлунок; 6 - пілоричні відростки середньої кишки; 7 - середня кишка; 8 - мальпігіїв судини; 9 - товста кишка; 10 - пряма кишка; 11 - придаткові залози; 12 - сям'япровід; 13 - сям'яник; 14 - дихальця; 15 - трахея; 16 - черевний нервовий ланцюжок

коподібний утвір (личинки перетинчастокрилих); у клопів вона має особливо складну будову й чітко поділяється на кілька відділів. У багатьох комах середня кишка утворює *пілоричні придатки* — довгі або короткі пальцеподібні ви-

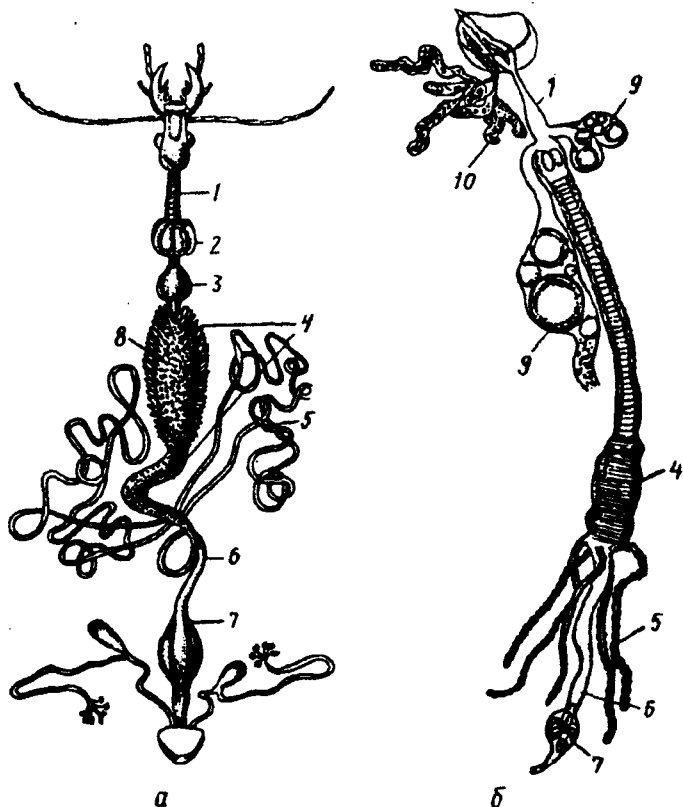


Рис. 128. Травна система жука туруна (а) та малярійного комара (б):

1 - стравохід; 2 - воло; 3 - жувальний шлунок; 4 - середня кишка; 5 - мальпігіїв судини; 6 - задня кишка; 7 - пряма кишка; 8 - пілоричні придатки; 9 - харчові резервуари; 10 - слинні залози

рости (рис. 127, 128, а). Вони призначені для збільшення всисної поверхні кишечника й у деяких комах становлять притулок для симбіотичних мікроорганізмів.

У багатьох комах їжа, що надходить до середньої кишки, огортається тоненькою прозорою оболонкою — *перитрофічною мембраною*, що секретується клітинами епітелія середньої кишки. Мембрана складається з білків і хітину й захищає стінку середньої кишки від механічних ушкоджень твердими частинками їжі. Крім того, вона має вибіркуву

проникність і регулює надходження продуктів травлення до клітин кишкового епітелію. Перитрофічна мембрана відіграє важливу роль у травленні: вона пропускає воду, мінеральні солі та продукти травлення, але затримує крупніші молекули білків, полісахаридів, ліпідів. Тому ферменти, що є всередині, не виходять за мембрану, чим досягається їх висока концентрація, а продукти травлення вільно підходять до стінок кишки, де й усмоктуються. Цим пояснюється її присутність не тільки в комах, які живляться грубою їжею, а й у тих, що ссуть кров чи рослинні соки. Перитрофічна мембрана відсутня в хижих жуків, для яких характерне позакишкове травлення, в комах, що живляться нектаром квітів та солодкими виділеннями попелиць, а також у комах, які на імагінальній фазі не приймають їжі (афагів).

Середня кишка є основним місцем травлення та всмоктування. У комах відбувається лише порожнинне травлення; внутрішньоклітинне травлення для них не характерне. У кишечнику їжа переміщується завдяки хвилеподібним скороченням м'язів його стінок: вони можуть спрямовувати їжу назад, вперед і переміщувати в певних ділянках.

У багатьох комах відбувається *позакишкове травлення* за допомогою слини. Так, тарган змочує свою їжу слиною, під дією якої вона розм'якшується та частково перетравлюється. Для деяких комах (хижих турунів, жуків-плавунців) характерне повністю позакишкове травлення. Ці комахи не тільки виливають слину, а й відригують у тіло здобичі травний сік середньої кишки і всмоктують уже перетравлену рідку їжу. Личинки мух, що живуть у трупах та гної, через анальний отвір виділяють травний сік із ферментами, які не тільки перетравлюють субстрат, а й убивають та лізують гнильні бактерії й гриби. З цим пов'язаний відкритий ще під час Кримської війни, в середині ХІХ ст., відомим російським хірургом М. Пироговим спосіб лікування гнійних ран. Стерильних (тобто одержаних у лабораторії й вільних від мікроорганізмів) личинок мух певних видів висаджували на гнійні рани. Вони видали змертвілі тканини і знищували всі мікроорганізми, не ушкоджуючи живих тканин, чим сприяли загоєнню ран.

Задня кишка відділена від середньої пілоричним клапаном і в більшості комах складається з тонкої, товстої та прямої (ректум) кишок. На межі між середньою та задньою кишками в кишечник відкриваються тоненькі трубочки — мальпігієві судини, які виконують видільну функцію.

Задня кишка, як звичайно, не бере участі в травленні й не має ферментів. Її функції пов'язані з формуванням екскрементів, водним обміном, виділенням та осморегуляцією.

Для багатьох комах їжа становить єдине джерело вологи, при цьому важливим є затримання її в організмі. У задній кишці відсмоктується вода з кишечника в гемолімфу (реабсорбція). У стінках прямої кишки є вирости — *ректальні сосочки*, які активно поглинають воду з порожнини кишечника й переводять її в гемолімфу. Крім води, ректальні сосочки вилучають із вмісту задньої кишки мінеральні іони (Na^+ , K^+ , Cl^-), що забезпечує функцію осморегуляції. Задня кишка разом із мальпігієвими судинами функціонує як орган виділення (див. нижче).

У деяких комах травлення відбувається за допомогою симбіотичних мікроорганізмів. Наприклад, комахи, що живляться деревиною (терміти, деякі таргани, личинки пластинчастовусих жуків), не мають ферменту, який розщеплює клітковину. Його продукують симбіотичні найпростіші (джугитикові ряду *Hypemastigida*), бактерії та дріжджові гриби, що живуть у задній кишці. Вони розкладають целюлозу до оцтової кислоти, яка всмоктується ректальними сосочками. Отже, симбіотичне травлення відбувається в задній кишці. Симбіонти вола та середньої кишки різноманітні. Це бактерії, гриби, найпростіші, однак їх видовий склад і роль вивчено недостатньо. Відомо, що вони синтезують деякі вітаміни й амінокислоти. Наприклад, у південноамериканського кровосисного клопа *Rhodnius prolixus* фактично всі вітаміни, які в крові теплокровних майже відсутні, продукуються грибом-актиноміцетом кишечника *Nocardia rhodnii*. Німфи цього клопа, позбавлені актиноміцетів, незважаючи на нормальне живлення кров'ю, не досягають фази імаго й гинуть.

Виділення в комах здійснюється кількома органами, які не створюють єдиної системи. Це мальпігієві судини, задня кишка, уратні клітини жирового тіла, перикардальні клітини та деякі специфічні утвори окремих груп комах. Основними видільними органами є мальпігієві судини й задня кишка, що функціонують як єдине ціле. Мальпігієві судини було відкрито в XVII ст. італійським ученим Мальпігі. У типовому випадку це довгі тоненькі трубочки, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок (рис. 129, а). Протилежні сліпозамкнені кінці їх вільно плавають у гемолімфі. Їхня кількість коливається в різних комах від 2 до 200; у попелиць вони зникли внаслідок редукції.

Деталі будови мальпігієвих судин різняться в окремих групах комах: у клопів вони зрощені кінцями попарно, утворюючи петлі; у комах, яким особливо необхідне заощадження води, наприклад у гусені метеликів, котра одержує воду лише з їжі, кінці мальпігієвих судин прирастають до задньої кишки (рис. 129, б), чим забезпечується додаткове всмоктування води з останньої.

Стінки судин утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим базальною мембраною та м'язовими волокнами. Скорочення м'язів спричиняють рух судин у гемолімфі, а також перистальтичні та антиперистальтичні рухи, необхідні для перемішування екскретів і проштовхування їх у кишечник.

Мальпігієві судини всмоктують гемолімфу з продуктами обміну. Це водний розчин вуглеводів, амінокислот і солей сечової кислоти. Він функціонально відповідає первинній сечі хребетних. З уратів, розчинних солей основного продук-

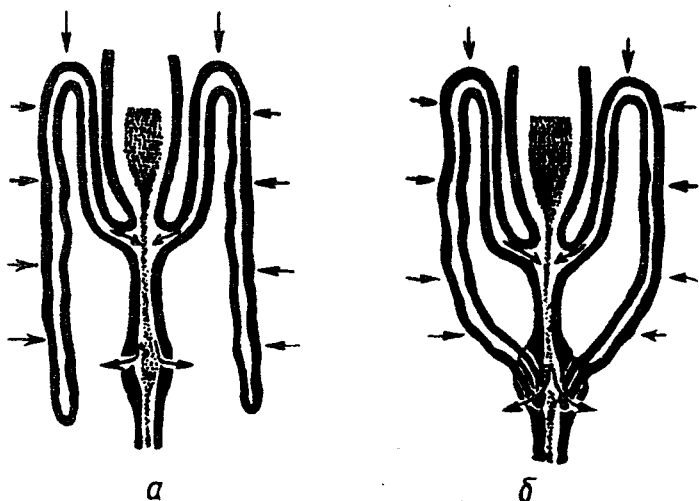


Рис. 129. Основні типи мальпігієвих судин комах (стрілками показано рух екскретів, води та мінеральних іонів):

а - прямокрилих; б - жуків

ту азотистого обміну комах — *сечової кислоти* — у мальпігієвих судинах утворюється малорозчинна сечова кислота. У задній кишці ректальні сосочки вилучають із цієї рідини й повертають до гемолімфи більшу частину води, поживні речовини та іони неорганічних сполук. Зневоднені кристали сечової кислоти разом із фекаліями виводяться назовні через анальний отвір.

Видалення з організму продуктів азотистого обміну у вигляді нерозчинної у воді сечової кислоти — важливе пристосування комах до життя в умовах дефіциту вологи. У більшості водяних безхребетних основним екскретом є аміак, добре розчинний у воді, але дуже токсичний: навіть у низьких концентраціях він може спричиняти тяжкі отруєння. Тому такий спосіб виділення доступний лише водяним тва-

ринам, яким не доводиться заощаджувати воду. Для наземних комах, особливо таких, що живуть на відкритому повітрі (метелики та їхні личинки, більшість дорослих жуків, перетинчастокрилих, двокрилих тощо), важливим є збереження вологи, тому вони виділяють майже сухі екскрети, які на 90 % складаються з сечової кислоти. Показово, що комахи або їхні личинки, які перейшли до життя у воді або іншому рідкому середовищі (личинки падальних мух), виділяють аміак.

Крім мальпігієвих судин і задньої кишки, видільну функцію виконують також органи, що вилучають із гемолімфи продукти обміну й нагромаджують їх у своїх клітинах без виведення назовні. До таких органів належать жирове тіло, перикардіальні та гіподермальні клітини.

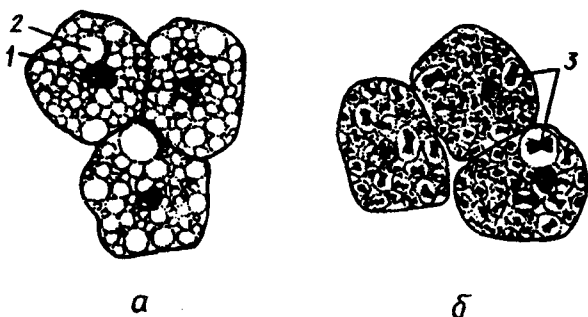


Рис. 130. Клітини жирового тіла личинки комара *Aedes aegypti*:

а – трофоцити; б – уратні клітини; 1 – ядро; 2 – жирова вакуоля; 3 – кристали сечової кислоти

У жировому тілі, крім *клітин-трофоцитів*, які запасують поживні речовини, трапляються також *уратні клітини*, що нагромаджують сечову кислоту (рис. 130). Нагромаджувальна функція цих клітин має важливе значення в ті періоди розвитку комах, коли виведення екскретів назовні неможливе. Наприклад, в ендopазитичних личинок екскреторні продукти відкладаються в жировому тілі, оскільки виведення їх в організм хазяїна може спричинити отруєння останнього й загибель самого паразита. Екскрети видаляються назовні лише після вильоту імаго. У лялечок вищих двокрилих задня кишка та мальпігієві судини руйнуються й не функціонують, а сечова кислота акумулюється в уратних клітинах жирового тіла.

Перикардіальні клітини, що оточують спинну кровоносну судину, здатні поглинати великі білкові молекули та різні колоїдні частинки, які потрапляють у гемолімфу. Клітини

гіподерми також можна вважати органами нагромаджувальної екскреції, оскільки азотисті продукти обміну речовин використовуються тут для синтезу хітину кутикули та пігментів — меланінів, охрохромів, птеринів.

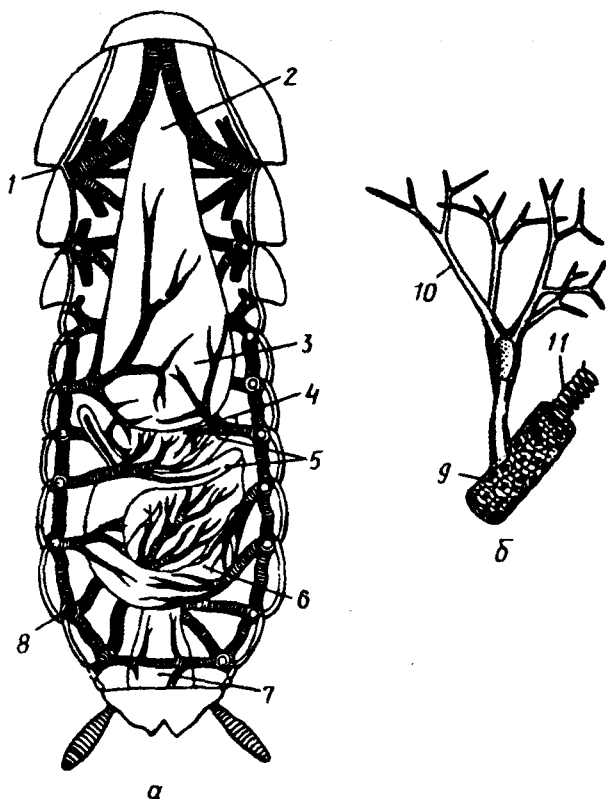
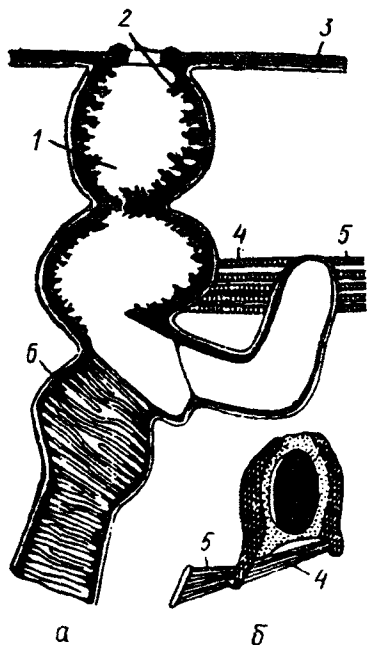


Рис. 131. Трахейна система чорного таргана:

a – загальний вигляд зі спинної сторони; *б* – закінчення трахей з трахеолами; 1 – грудні стигми; 2 – стравохід; 3 – волю; 4 – жувальний шлунок; 5 – пілоричні відростки; 6 – середня кишка; 7 – пряма кишка; 8 – черевні стигми; 9 – трахея; 10 – трахеоли; 11 – теніцій

У деяких комах видільну функцію виконують ще лабіальні залози: у шетинкохвісток (підклас *Apterygota*) вони виділяють барвники, у метеликів родини *Saturniidae* — розчин бікарбонату калію. Додаткові залози статевих органів самців тарганів також виводять значну кількість сечової кислоти. Інколи сечова кислота нагромаджується в кутикулі, зумовлюючи її біле забарвлення, наприклад, у крилових лусочках метеликів — біланів (родина *Pieridae*).

Дихальна система комах представлена трахеями (рис. 131). Трахеї відкриваються назовні кількома парами дихалець — стигм. Дві пари стигм розташовані відповідно на середньо- та задньогрудях; на перших восьми сегментах черевця лежить по парі стигм, однак кількість їх може зменшуватися. Стигми мають досить складно збудований замикальний апарат, який обслуговується одним чи двома м'язами й має спеціальну систему фільтрації повітря, побудовану з численних розгалужених щетинок (рис. 132). Описана трахейна система типова для комах, які дихають атмосферним киснем, і називається відкритою.



Трахеї — це розгалужені трубки ектодермального походження. Як і зовнішні покриви тіла, вони складаються з одношарового епітелію й вистелені кутикулою. Остання складається з товстої хітиново-білкової прокутикули та тоненького кутикулинового шару епікутикули. Прокутикула не суцільна, а

Рис. 132. Один із варіантів будови дихальця:
 а — поздовжній, б — поперечний зріз; 1 — атріальна порожнина; 2 — фільтрувальний апарат; 3 — кутикула; 4 — м'яз-замикач дихальця; 5 — м'яз-відкривач; 6 — трахея

Рис. 132. Один із варіантів будови дихальця:

а — поздовжній, б — поперечний зріз; 1 — атріальна порожнина; 2 — фільтрувальний апарат; 3 — кутикула; 4 — м'яз-замикач дихальця; 5 — м'яз-відкривач; 6 — трахея

утворює спіральні потовщення (тенідії), які перешкоджають злипанню трахей.

Кожне дихальце обслуговує три поперечні трахеї, з'єднані між собою трьома парами поздовжніх трахей. Від цих основних стовбурів відходять розгалуження до всіх органів. Вони закінчуються тоненькими трубочками діаметром 1—2 мкм — трахеолами. Кінці трахеол або лежать на поверхні окремих клітин, або входять усередину їх. Кисень із трахеол безпосередньо дифундує в клітини, а вуглекислий газ — із тканин у трахеоли.

У комах, що добре літають, на поздовжніх трахейних стовбурах утворюються розширення — повітряні мішки. Вони не мають тенідіїв і можуть змінювати об'єм. Повітряні мішки беруть участь у вентиляції крилової мускулатури під час польоту й виконують аеростатичну функцію, сприяючи зменшенню питомої маси тіла.

Кисень із повітря, яке заповнює трахейну систему, транспортується до окремих клітин тіла шляхом дифузії. В клітинах він одразу ж споживається, тому в трахейній системі виникають дифузійні струми кисню, спрямовані всередину тіла. Крім того, в багатьох комах є додаткова вентиляція трахей. При польоті вона здійснюється в основному за рахунок крилових м'язів, які синхронно з коливаннями крил нагнітають повітря в трахеї й виштовхують його з повітряних мішків до м'язів. Для більшості комах характерні спеціальні дихальні рухи: в одних комах вони здійснюються за рахунок ритмічних розширень черевних сегментів, в інших — телескопічного насунання їх одного на інший.

У більшості комах одні дихальця при вдиху відчиняються, інші — зачиняються, а при видиху — навпаки. У проміжках між вдихом та видихом усі дихальця зачинені. Кількість дихальних рухів за хвилину коливається залежно від температури навколишнього середовища, фізіологічного стану комах та її виду від 5—6 до 150 і більше. Закривання стигм між дихальними рухами сприяє зменшенню випаровування води.

У водяних комах, які дихають атмосферним повітрям, є спеціальні пристрої для запасання кисню. Жуки-главунці набирають атмосферне повітря в порожнину між черевцем і надкрилами. З-під надкрил вони випускають пухирець повітря, через який кисень із води дифундує в повітряну камеру, а вуглекислий газ — у воду. Жуки-водолуби створюють запас повітря між гідрофобними волосинками вентральної поверхні тіла, де теж відбувається газообмін з водою. Отже, водяні жуки під водою можуть споживати не тільки атмосферний, а й розчинений у воді кисень. Водяні личинки деяких жуків-довгоносиків здатні використовувати для дихання бульбашки кисню, які продукуються в результаті фотосинтезу водяних рослин.

У багатьох ендопаразитичних личинок трахейна система частково чи зовсім редукована, й дихання здійснюється через покриви. Деякі з них під'єднують свою трахейну систему до трахей комахи-хазяїна, інші проривають його покриви, виставляючи дихальця назовні.

У багатьох водяних або ендопаразитичних видів трахеї назовні не відкриваються (замкнена трахейна система); вони дихають киснем, розчиненим у воді чи в рідинах тіла хазяїна. У цих комах дихання відбувається або через усю поверхню тіла, або за допомогою спеціальних органів. У водяних личинок або німф дихальця не відкриваються назовні, а продовжуються в трахеї, розгалужені в тонкостінних пливчастих або гілчастих виростах — *трахейних зябрах* (рис. 133). Трахеї

наповнені повітрям, і газообмін здійснюється з водою через зяброву поверхню. У личинок одноденок, жуків-вертячок, волохокрильців тощо такі зябра метамерно розташовані на черевці; у німф різнокрилих бабок зябра містяться всередині задньої кишки. Німфа періодично вбирає та викидає воду з кишки за допомогою ректальних м'язів; водночас із вентиляцією відбувається реактивний рух тварини вперед при викиданні з анального отвору струменя води.

Безпосередній транспорт газів через трахеї до тканин і клітин енергетично значно вигідніший, ніж багатоступінчаста система дихання хребетних (органи дихання — кров — міжклітинна рідина — тканини), проте ефективна лише при малих розмірах тіла, а в разі збільшення біомаси м'язи не здатні накачати достатню кількість повітря в клітини. Саме завдяки безпосередній доставці кисню до клітин можуть функціонувати асинхронні крилові м'язи. У м'язах хребетних тварин дефіцит кисню під час посиленої роботи призводить до їх утоми.

Кровоносна система комах дуже редукована через майже повну втрату гемолімфою функції транспорту газів. Від неї залишається спинна судина, розташована в перикардіальному синусі й підвішена за допомогою сполучнотканинних тяжів до спинної стінки тіла. Задня її частина — серце, передня — аорта (рис. 134). Серце складається з ряду послідовних камер і розташоване в черевній тагмі. Кожна камера серця має пару бічних отворів — остій з клапанами. Через них гемолімфа потрапляє з перикардія всередину серця. Клапани перешкоджають її зворотному руху. Камери сполучені між собою отворами, у частини комах — із клапанами, що не дають змоги крові рухатись назад. Задній кінець серця замкнений, передній — подовжений у трубчасту аорту, яка відкривається в міксосоцель поблизу голови. До верхньої діафрагми та нижньої сторони кожної камери прикріплюється пара крилоподібних м'язів.

Камери серця по чергово розширюються (діастола), і гемолімфа через остії з перикардія надходить у серце, а потім звужуються (систола), і гемолімфа тече вперед. Пульсація серця спричиняється еластичністю його-



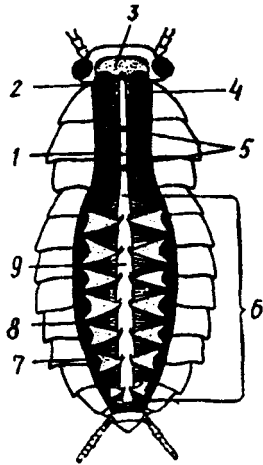
Рис. 133. Трахейні зябра личинки одноденки (а) та схема їх трахеації (б):
1 - зябра; 2 - трахея

го стінок, а також роботою крилоподібних та інших м'язів. З аорти гемолімфа потрапляє в порожнину голови, де утворюється зона підвищеного тиску. Відповідно в задній частині тиск гемолімфи менший, тому вона по середньому й нижньому синусах тече назад, а по спинній судині знову повертається вперед. Частота серцевих скорочень залежить від виду комах, її фізіологічного стану, фази розвитку та впливів факторів зовнішнього середовища й коливається від 10 до 150 скорочень за хвилину.

Біля основи антен, ніг, крил є місцеві пульсуючі органи, які нагнітають у них гемолімфу. Найчастіше це м'язові ампули, скоротливі перетинки, які пульсують незалежно від ритму серця. Жилки крил, поздовжні перетинки в кінцівках (септи) утворюють упорядковану систему руху гемолімфи. Дихальні рухи також сприяють її циркуляції.

Гемолімфа комах складається з рідкої міжклітинної речовини —

Рис. 134. Схема кровоносної системи таргана:



1 - аорта; 2 - кардіальні тіла; 3 - мозок; 4 - прилеглі тіла; 5 - розгалуження крилових кровоносних судин; 6 - серце; 7 - діафрагма; 8 - крилоподібні м'язи; 9 - серцеві камери

плазми та клітин — гемоцитів, які або плавають у плазмі, або нерухомо осідають на поверхні внутрішніх органів. У більшості комах в 1 мм^3 гемолімфи міститься від 10 000 до 100 000 клітин, а їхній загальний об'єм досягає 10 % об'єму гемолімфи.

Плазма гемолімфи — це водний розчин неорганічних та органічних речовин. У ній є неорганічні іони та амінокислоти, які беруть участь у підтримці водно-сольового балансу й осморегуляції. Плазма гемолімфи містить також вуглеводи, органічні кислоти, гліцерин, ліпіди, пептиди, білки та пігменти.

Гемоцити — це клітини мезодермального походження. Усі вони безбарвні й мають ядра. Розрізняють кілька типів гемоцитів (рис. 135): одні з них можуть утворювати псевдоподії й здійснювати фагоцитоз, інші — нагромаджують поживні речовини, наприклад глікоген, і транспортують їх у тканини. У різних ділянках тіла, переважно в жировому тілі, є скупчення недиференційованих клітин, які перетворюються на гемоцити й потрапляють у плазму.

Гемолімфа утворює рідке внутрішнє середовище організму. Вона виконує деякі важливі функції. Перша — це транспорт поживних речовин, гормонів та інших біологічно активних речовин, а також продуктів обміну до відповідних органів, тканин і клітин. Друга важлива функція — захист організму від інфекційних та інвазійних захворювань. Третя — підтримка сталості хіміко-фізичних властивостей внутрішнього середовища організму. Важлива й механічна функція: внаслідок гідростатичного тиску гемолімфи змінюється форма органів з м'якою кутикулою — розправляються крила в імаго після виходу з лялечки, розкручується хоботок метеликів тощо.

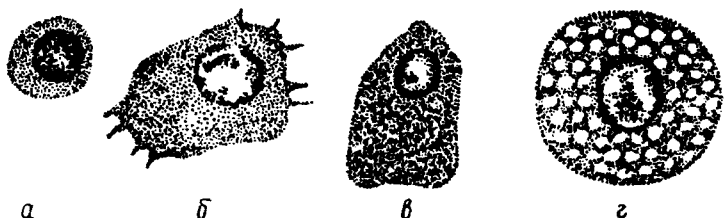


Рис. 135. Деякі типи гемоцитів комах:

a — недиференційована клітина; *б* — фагоцитуюча клітина; *в*, *г* — клітини з білково-глікогенними та жировими резервами

Роль гемолімфи в транспорті газів незначна, однак у ній розчинена деяка кількість кисню, необхідного для дихання гемоцитів. У личинок комарів родини *Chironomidae* в гемолімфі є розчинений гемоглобін, але тут він виконує функцію запасання, а не транспортування кисню. Завдяки наявності зв'язаного гемоглобіном кисню хіроніди можуть надовго зариватися в мул, використовуючи для дихання кисень, який відщеплюється від гемоглобіну.

Гемолімфа має здатність до зсідання. При ушкодженні покривів вона витікає назовні й утворює згусток з гемоцитів та плазми, який закриває рану.

Частина гемоцитів здатна до фагоцитозу. Вони поїдають і перетравлюють шкідливі мікроорганізми, що обумовлює стійкість комах проти хвороботворних мікроорганізмів.

Неспецифічні імунні реакції забезпечують фагоцитуючі гемоцити, а також плазма, де є комплекс ферментів та антибіотиків із широким спектром дії на різні мікроорганізми, наприклад фермент лізоцим, який руйнує оболонки бактеріальних клітин. Крім того, гемоцити утворюють капсули навколо багатоклітинних паразитів (нематоди, личинки іздців тощо), що призводить до загибелі останніх. Специфічний імунітет для комах не характерний, антитіла в гемолімфі не утворюються.

Гемолімфа багатьох комах отруйна й використовується для захисту від ворогів. У разі небезпеки вона виділяється назовні через суглоби кінцівок і вусиків. Це явище відомо для жуків-сонечок (Coccinellidae), листоїдів (Chrysomelidae). Жук шпанська мушка (*Lytta vesicatoria*) у гемолімфі має отруйну речовину кантаридин, яка спричиняє запалення шкіри й загальну інтоксикацію хребетних.

Тісно пов'язане з гемолімфою жирове тіло, яке разом з нею утворює внутрішнє середовище організму. Ця пухка тканина мезодермального походження складається з численних лопатей між внутрішніми органами (рис. 136). Клітини жирового тіла за будовою та походженням близькі до гемо-

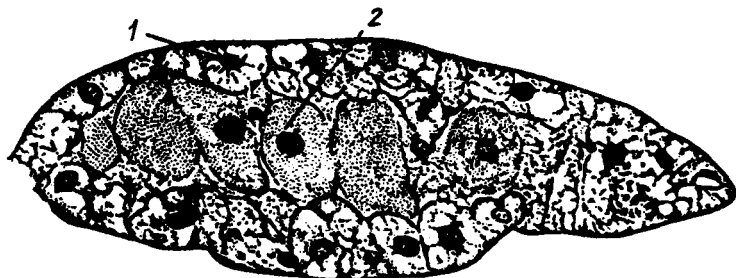


Рис. 136. Зріз через лопать жирового тіла чорного таргана:
1 – жирові клітини; 2 – клітини із симбіотичними бактеріями

цитів. Більшість клітин жирового тіла становлять трофоцити. У них нагромаджуються резервні поживні речовини — жири, білки та глікоген. Крім того, як уже згадувалося, в ньому є уратні клітини, в яких нагромаджуються кристали сечової кислоти (див. рис. 130).

Основною функцією жирового тіла є нагромадження резервів поживних речовин на личинковій фазі розвитку та забезпечення ними організму на час метаморфозу, діапаузи (див. нижче), голодування, дозрівання статевих продуктів. При цьому жирове тіло не тільки пасивно нагромаджує поживні речовини, а й здійснює проміжний обмін речовин. У його клітинах відбуваються процеси біосинтезу та перетворення білків, жирів, вуглеводів. У самиць під час розмноження жирове тіло синтезує специфічні білки — вітелогеніни, необхідні для утворення жовтка в яйцях, що розвиваються. У багатьох комах у жировому тілі є особливі клітини — *міцетоцити* (рис. 136), у цитоплазмі яких живуть симбіотичні мікроорганізми — бактерії та гриби, що продукують деякі вітаміни та інші біологічно активні речовини, необхідні комахам. Міцетоцити згруповані у скупчення, що називаються *міцетомами*.

Деякі комахи, наприклад жуки-світляки (родина Lampyridae), мають органи свічення (фотогенні органи) — видозмінені ділянки жирового тіла (рис. 137). Вони залягають під прозорим кутикулярним покривом черевця імаго, інколи личинок. Свічення залежить від наявності в клітинах особливої речовини — люциферину. Під впливом нервового імпульсу люциферин у присутності ферменту люциферази та іонів Mg

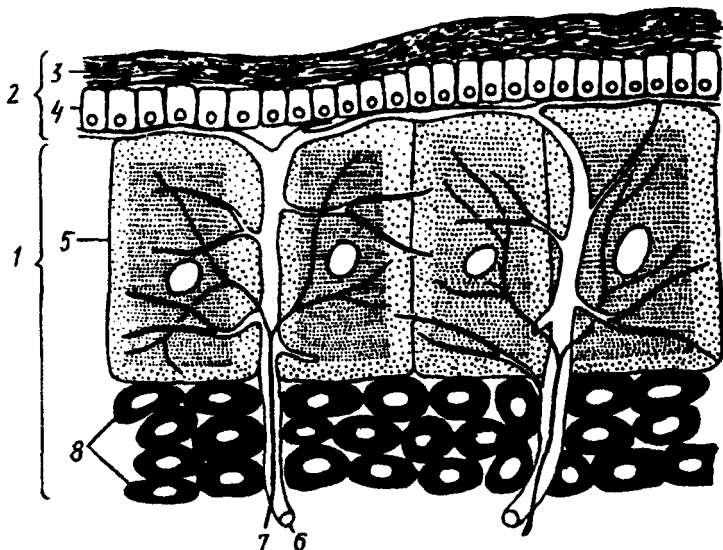


Рис. 137. Схема будови органа свічення світляка:

1 — жирове тіло; 2 — покриви; 3 — кутикула; 4 — гіподерма; 5 — фотоцит; 6 — трахея; 7 — нервові волокна; 8 — клітини, що відбивають світло

реагує з АТФ, перетворюючись на люциферин-аденілову кислоту, яка негайно окислюється киснем і виділяє світло. У дорослих комах взаємні світлові сигнали певної частоти призначені для знаходження особинами різної статі одне одного.

Центральна нервова система комах, як і інших членистоногих, складається з парного надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив та червеного нервового ланцюжка. Перший ганглії ланцюжка — підглотковий — лежить разом із надглотковим у голові, решта — в тулубі.

Надглотковий ганглії (рис. 138) складається з трьох злитих разом гангліїв: протоцеребрума, дейтоцеребрума та тритоцеребрума.

Протоцеребрум, або *передній мозок*, розвинений краще, ніж інші, й має найскладнішу будову. У ньому розрізняють кілька гангліозних центрів, серед яких найкраще розвинена

пара стебельчастих, або грибоподібних, тіл — вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо в перетинчастокрилих. Крім того, в протоцеребрумі міститься пара великих зорових часток, які іннервують складні очі.

Дейтоцеребрум — середній мозок — містить парні нюхові центри, він іннервує антени.

Тритоцеребрум — задній мозок — іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.

Підглотковий ганглій іннервує ротові органи та слинні залози. Черевний нервовий ланцюжок у примітивніших комах (прямокрилі, таргани) складається з трьох грудних і восьми черевних гангліїв.

В інших комах черевних гангліїв менше, що пов'язано з концентрацією нервової системи. Скорочення кількості гангліїв досягається в результаті об'єднання як черевних, так і грудних гангліїв, і у вищих груп комах приводить до злиття всіх гангліїв у два-три або навіть один великий ганглій, наприклад у вищих мух і жуків.

Крім центральної, у комах добре розвинена вегетативна нервова система. Вона складається з трьох відділів: стоматогастричного (ротошлункового), вентрального, або черевного, та каудального (хвостового).

Стоматогастричний відділ (рис. 139) складається з кількох самостійних гангліїв і нервів (фронтальний, потиличний, шлунковий ганглії, поворотний нерв), але має зв'язки з мозком. Стоматогастрична система іннервує серце й передню частину кишечника.

Вентральний, або черевний, відділ складається з непарного нерва, який тягнеться паралельно до черевного нервового ланцюжка вздовж усього тіла; його вищим центром є тритоцеребрум. Вентральний нерв іннервує дихальця, трахеї, жирове тіло; разом із гангліями центральної нервової системи він посилає нерви до м'язів, справляючи на них регулювальний вплив. Після його руйнування спостерігається швидке втомлення крилових м'язів.

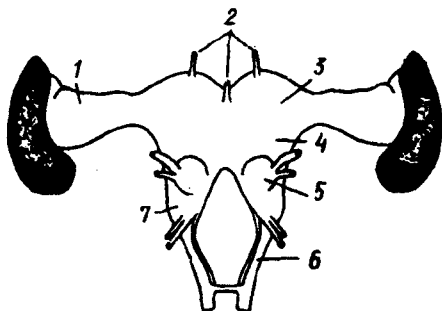


Рис. 138. Надглотковий ганглій богомола:

1 - зорові частки протоцеребрума; 2 - нерви дорзальних вічок; 3 - протоцеребрум; 4 - дейтоцеребрум; 5 - нюхові частки дейтоцеребрума; 6 - навкологлоткові конективи; 7 - тритоцеребрум

В останньому черевному ганглії непарний нерв розпадається на дві гілки, які іннервують задню кишку й статеві органи, що його частину називають *каудальним відділом*.

Зі стоматогастричним відділом тісно пов'язані мозкові залози — *кардіальні й прилеглі тіла*. Це невеличкі парні тільця, розташовані позаду мозку. За допомогою спеціальних нервів кардіальні та прилеглі тіла з'єднуються з мозком і потиличним ганглієм. Вони входять до складу ендокринної системи, куди належать також нейросекреторні клітини й проторакальні (передньогрудні) залози (рис. 139).

Ендокринні органи синтезують, нагромаджують і виділяють у гемолімфу гормони, які регулюють усі фізіологічні процеси в організмі.

Усі ганглії центральної нервової системи мають у своєму складі нейросекреторні клітини. Найбільше їх у протоцеребрумі (рис. 139). Вони продукують *мозковий, або активаційний, гормон*, який активізує інші ендокринні органи, стимулюючи виділення ними гормонів. Нейросекреторні клітини підглоткового ганглія продукують

гормон ембріональної діапаузи. Нейросекреторні клітини гангліїв черевного нервового ланцюжка виділяють *бурсикон* — гормон, який спричиняє затвердіння (склеротизацію) кутикули під час линяння.

Кардіальні тіла нагромаджують і виділяють нейрогормони, а також виробляють гормони, що регулюють вуглеводний і жировий обмін. Прилеглі тіла виробляють *ювенільний гормон*, який на фазі личинки сприяє розвитку личинкових

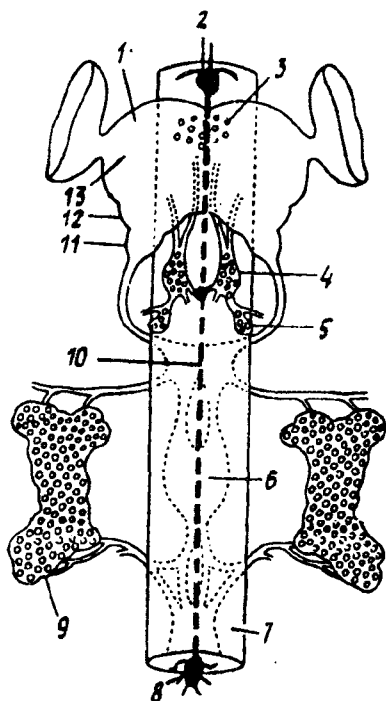


Рис. 139. Схема ендокринної та вегетативної (стоматогастричної) систем комах:

1 - надглотковий ганглії; 2 - фронтальний ганглії; 3 - нейросекреторні клітини; 4 - кардіальні тіла; 5 - прилеглі тіла; 6 - ганглії черевного нервового ланцюжка; 7 - кишечник; 8 - шлунковий ганглії; 9 - проторакальні залози; 10 - поворотний нерв; 11 - тритоцеребрум; 12 - дейтоцеребрум; 13 - протоцеребрум

органів, але гальмує перетворення на імаго. У самиць дорослих комах цей гормон стимулює розвиток яєць.

Проторакальні залози — це пара залоз, що лежать у черевній частині передньогрудей по обидва боки передньогрудного ганглія і зв'язані з ним нервами. Вони виділяють гормон линяння, або *екдізон*.

Органи чуття комах — найскладніші й найрізноманітніші, що пов'язане із загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ. Комахи здатні сприймати різноманітні подразнення й мають такі рецептори: механорецептори (сприймають дотик, вібрацію та звукові хвилі); терморецептори (реагують на зміну температури); гігрорецептори (реагують на вологу); хеморецептори (сприймають хімічні стимули); фоторецептори (сприймають світлові подразнення). Є ще пропріоцептори, які сигналізують нервовій системі про положення, деформацію та зміщення окремих ділянок тіла.

Морфологічну й функціональну основу чутливості комах становлять нервово-чутливі одиниці — *сенсили*. Вони або розкидані по різних частинах тіла, або зібрані у скупчення — органи чуття (очі, органи слуху тощо). Як і

в інших членистоногих, сенсила комах складається з кутикулярної частини, однієї або кількох чутливих клітин та обслуговуючих клітин (рис. 140). Залежно від форми і розташування кутикулярних частин розрізняють трихоїдні, базиконічні, целоконічні, дзвоноподібні, плакоїдні та інші сенсили (рис. 141).

До механорецепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру

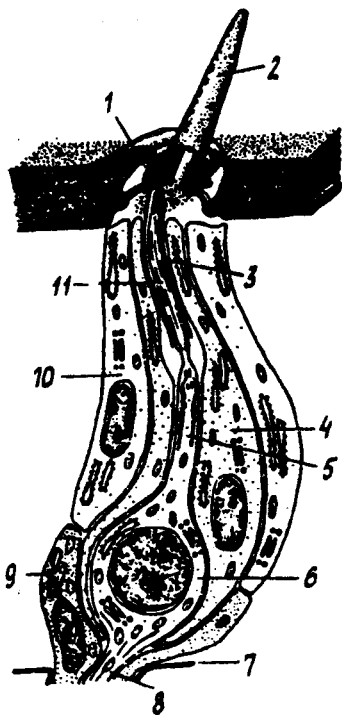


Рис. 140. Ультраструктурна організація трихоїдної механорецепторної сенсили:

1 — членовна мембрана; 2 — волосок; 3 — кутикулярна оболонка; 4 — тригогенна клітина; 5 — дендрит чутливої клітини; 6 — чутлива клітина; 7 — базальна мембрана; 8 — аксон; 9 — гліальна клітина; 10 — тормогенна клітина; 11 — нерухомих джгутик

або власного тіла комахи, його положення тощо. Найпростішими механорецепторами є *трихоїдні сенсиль*. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо). Особливий різновид становлять трихоїдні сенсиль, розташовані найчастіше на голові та крилах — вітрочутливі рецептори. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність,

тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комахи під час польоту. У тарганів та цвіркунів такі сенсиль містяться на церках і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі.

Механорецептори, які реагують на зміщення сегментів тіла та рух його придатків, належать до пропріоцепторів. Вони представлені волосковими пластинками, дзвоноподібними сенсильми, хордотональними органами та рецепторами розтягнення. *Волоскові пластинки* — це скупчення трихоїдних сенсил, які розміщені в місцях контакту сегментів тіла, члеників ноги, антен тощо (рис. 142).

Рис. 141. Кутикулярні частини різних типів сенсил:

а — трихоїдної; б — базиконічної; в — стиліконічної; г — целоконічної; д — плакоїдної; е — ампулоподібної

Дзвоноподібні сенсиль слугують пропріоцепторами, які реагують на деформацію кутикули під час скорочень м'язів, особливо їх багато на крилах уздовж жилок, на ногах, яйцекладі, мандибулах.

Хордотональні органи — це сукупність особливих механорецепторних сенсил (сколопідіїв), натягнутих між двома ділянками кутикули. За своєю будовою сколопідії відрізняються від інших сенсил (рис. 143). Їхню основу складає нервова клітина, чутливий відросток якої (довгий нерухомий джгутик) оточений по всій довжині кутикулярним чохлам — штапфом, або сколопсом, що є продуктом виділення облямовуючої клітини. Дистальний кінець джгутака входить у канал шапочки, оточеної шапочковою клітиною. Остання прикріплюється до кутикули.

Хордотональні органи реагують на деформації кутикули, спричинені рухами комахи. Натискання шапочки на дистальний кінець джгутака збуджує чутливу клітину. Хордотональні органи виконують функції пропріоцепторів і сиг-

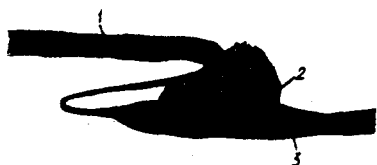


Рис. 142. Волоскова пластинка в місці зчленування ноги з тілом таргана:

1 - плеїрит тулубного сегмента; 2 - волоскова пластинка; 3 - тазик ноги

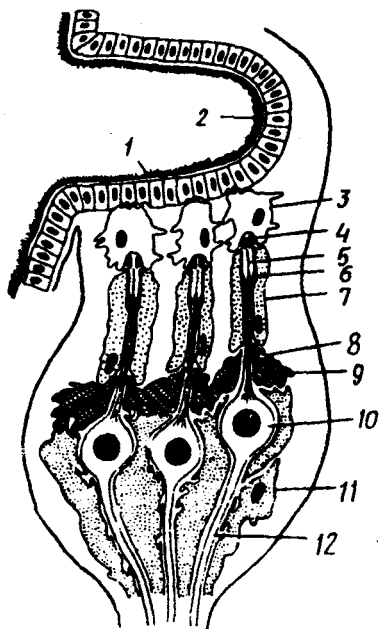


Рис. 143. Група з трьох сколопідів у тимпанальному органі сарани:

1 - тонка і жорстка та 2 - товста і м'яка ділянки тимпанальної мембрани; 3 - шалочкова клітина; 4 - шалочка; 5 - нерухомий джгутик; 6 - сколопс; 7 - облямовуюча клітина; 8 - дендрит; 9 - фіброзна клітина; 10 - чутлива клітина; 11 - гліальна клітина; 12 - аксон чутливої клітини

налізують нервовій системі про рухи тіла та його придатків. Вони містяться на різних частинах тіла — в ротовому апараті, антенах, грудях, ногах, крилах, черевці та його придатках. Деякі хордотональні органи чутливі до вібрацій та сильних звуків.

Особливим різновидом хордотональних органів є *джонстонів орган*, що міститься в другому членику антен майже всіх комах. Він складається з багатьох сколопідів, натягнутих між стінками другого членика антени та зчленовною мембраною, яка з'єднує його з третім члеником. Сколопідії реагують на найменші коливання антени при рухах тварини, коливаннях і струсах повітря або субстрату. У кровосисних комарів (родина *Culicidae*) джонстонів орган має кілька тисяч сколопідів і виконує функцію органа слуху, який сприймає звукові коливання високої частоти.

Слух розвинений не в усіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні створювати звуки. Спеціалізовані органи слуху зуться *тимпанальними органами*. Вони подібні до хордотональних, але відрізняються від останніх тим, що сколопідії в них прикріплюються до витонченої у вигляді барабанної перетинки ділянки кутикули й сприймають її коливання під дією звукових хвиль. У саранових вони лежать по боках першого сегмента черевця (рис.

143), у коників та цвіркунів — на голітках передніх ніг, у співочих цикад — в основі черевця, у денних метеликів — на здутій основі передніх крил, у совок — між грудьми та черевцем. Найскладнішу будову мають тимпанальні органи коників (рис. 144). Барабанна перетинка в них ізсередини

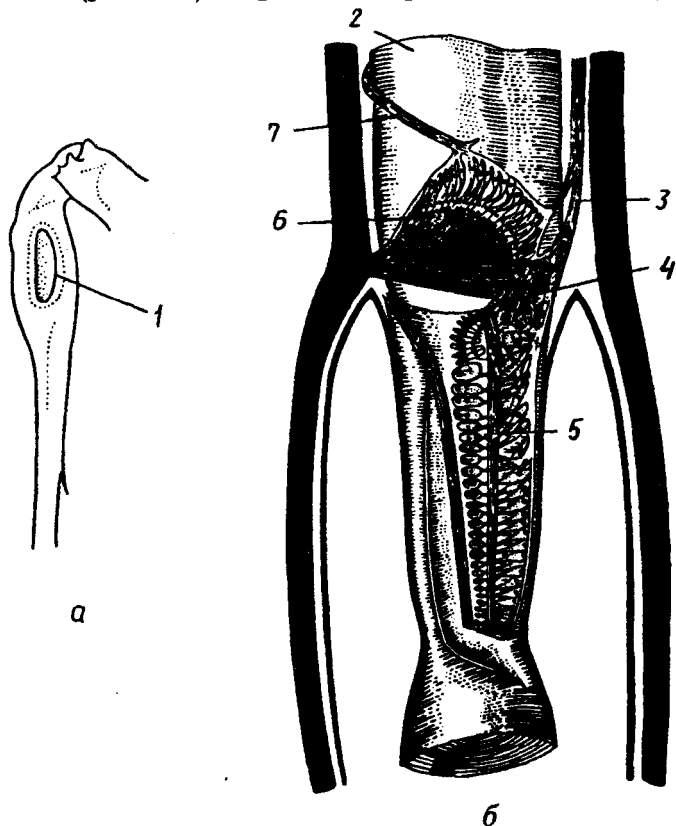


Рис. 144. Тимпанальний орган коника:

а - загальний вигляд; *б* - поздовжній зріз; 1 - отвір тимпанального органа; 2 - головна трахея; 3 - слуховий нерв; 4 - проміжний орган; 5 - слуховий гребінь; 6 - підколінний орган; 7 - нерв

щільно притиснута до двох широких трахей, зверху головної з них розміщені скологідії, зібрані в три групи: підколінний орган, проміжний орган і слуховий гребінь. Коливання барабанної перетинки спочатку передаються на трахейний стовбур, а від нього — до скологідіїв.

Терморецепторами комах є трихоїдні, базиконічні та целоконічні сенсори, розміщені на різних частинах тіла, в основному на антенах. Одні з них сприймають лише холод

(зниження температури), це трихоїдні сенсили, інші — тепло (підвищення температури) — базиконічні та целоконічні.

Гігрорецептори представлені базиконічними або целоконічними сенсилами, розташованими на антенах. Одна й та сама сенсила може бути і терморецептором, і гігрорецептором, якщо вона має кілька чутливих клітин.

Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, або дистантні, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, або контактні, що сприймають хімічний стимул у контакті з речовиною. Вони трапляються на різних придатках тіла: антенах, ротних кінцівках, лапках ніг, церках, яйцекладі.

Кутикулярні частини хеморецепторних сенсил різноманітні за формою, але мають характерні риси ультраструктури — наявність однієї або кількох пор на кінчику чи на всій поверхні кутикулярної частини сенсили (рис. 145). Через ці пори молекули хімічних речовин можуть вільно проникати до рецепторної поверхні нейронів. Рецепторами смаку найчастіше бувають трихоїдні сенсили, нюху — трихоїдні, базиконічні, целоконічні, плакоїдні та деякі інші. Друга особливість — це наявність у сенсили не однієї, а кількох чутливих клітин, кожна з яких реагує на подразнення певною групою речовин. Так, до складу рецепторів смаку, як правило, входять 3 або 4 чутливі клітини. Одна з них реагує на розчини солей, друга збуджується розчинами цукрів, третя — чистою водою. До складу деяких дистантних хеморецепторів входить більше десяти чутливих клітин.

Кожна комаха має надзвичайно розвинений нюх, особливо на специфічні речовини, що їх приваблюють (*атрактанти*) або викликають відразу (*репеленти*). Серед атрактантів особ-

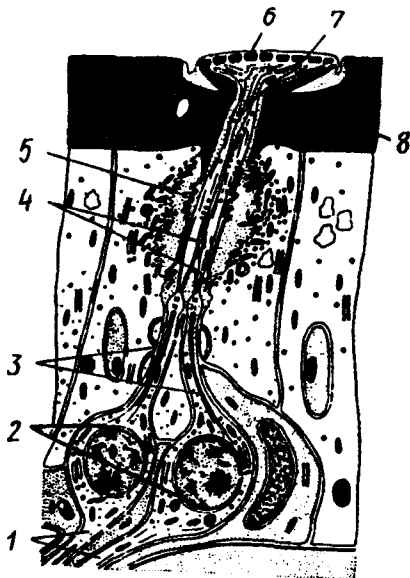


Рис. 145. Схема будови хеморецепторної сенсили комах:

1 - аксон чутливої клітини; 2 - чутлива клітина; 3 - дендрит; 4 - видозмінений джгутик; 5 - кутикулярна трубочка, що фіксує джгутик; 6 - кутикулярна частина; 7 - пори; 8 - кутикула

ливо важливе значення в житті комах мають харчові й статеві. Перші полегшують їм пошук їжі, другі, які виділяються самицями, допомагають самцям знаходити їх на великій відстані. Відомо, наприклад, що незапліднені самиці деяких метеликів здатні приваблювати самців на відстані 3—9 км; це пояснюється надзвичайною чутливістю нюхових сенсил самців: вони здатні реагувати на статевий атрактант на великій відстані та при дуже малій його концентрації (до кількох молекул на 1 м³ повітря).

Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, очима, латеральними та дорзальними вічками. Фасеткове око складається з великої кількості фоторецепторів — омаїдів, а кожне латеральне та дорзальне вічко відповідає окремому фоторецептору.

Фасеткові очі мають майже всі дорослі комахи та личинки комах із неповним перетворенням. Вони розташовані по боках голови й тісно пов'язані з добре розвиненими зоровими частками мозку. Кожне око складається з окремих зорових сенсил — омаїдів, кількість яких може досягати кількох сотень і навіть тисяч (рис. 146). Омаїдів (рис. 147) має вигляд сильно витягнутого конуса, зверненого основою до поверхні ока, і становить сукупність світлозаломлюючого, світлочутливого та світлоізолюючого елементів.

Світлозаломлюючий апарат складається з кристалика та кристалічного конуса, які в сукупності виконують роль лінзи.

Світлочутливий апарат омаїдія складається з кількох (найчастіше 8—9) чутливих зорових (ретинальних) клітин із нервовими відростками, які зв'язують їх із мозком. Вони розташовані по колу, подібно до часток апельсина. Кожна зорова клітина має по всій довжині внутрішньої поверхні особливу структуру складної мікроскопічної будови — *рабдомер*. Кожен рабдомер складається з великої кількості мікроросинок, де знаходяться зорові пігменти (рис. 147, в). Рабдомери всіх зорових клітин щільно прилягають один до одного й утворюють *зорову паличку*, або *рабдом*. Саме в рабдомах здійснюється фоторецепція — перетворення світлового сигналу на нервовий імпульс.

Світлоізолюючий апарат омаїдія складається з кількох пігментних клітин, які оточують кристалічний конус і ретинулу омаїдія. Вони ізолюють ці утвори у суміжних омаїдів, запобігаючи проникненню променів світла до рабдомів через сусідні омаїдів. У денних комах пігмент розміщений рівномірно по всій довжині пігментних клітин і цілком ізолює омаїдів від сусідніх (*апозиційне око*). У нічних комах, які активні при дуже слабкому освітленні, пігмент здатний переміщуватись і нагромаджуватись лише у верхніх

Рис. 146. Схема будови фасеткового ока комахи:

1 – рогілка (прозора кутикула); 2 – кришталевий конус; 3 – пігмент між оматидіями

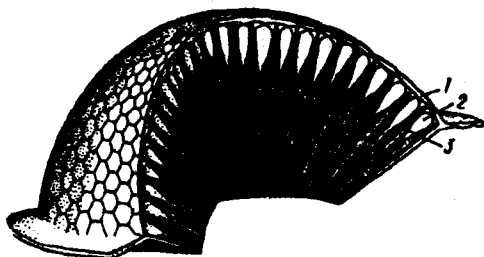
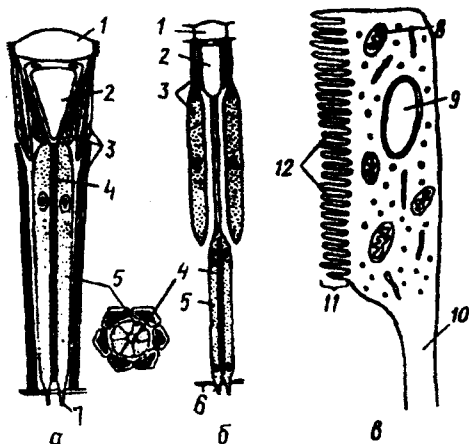


Рис. 147. Схема будови оматидія:

а – денних комах; б – нічних; в – окрема світлочутлива клітина; 1 – кришталик; 2 – кришталевий конус; 3 – пігментні клітини; 4 – рабдом; 5 – чутливі клітини; 6 – базальна мембрана; 7 – аксони чутливих клітин; 8 – мітохондрія; 9 – ядро; 10 – аксон; 11 – рабдомер; 12 – мікроворсинки



частинах пігментних клітин (*суперпозиційне око*). Завдяки цьому промені світла потрапляють на рабдоми не одного, а кількох сусідніх оматидів,

що істотно підвищує чутливість ока до світла. Крім того, в очах цього типу рабдом укорочений і лежить у нижній частині оматидія.

Денні комахи, як уже зазначалося, мають апозиційний зір. Завдяки оптичній ізоляції за допомогою пігментних клітин кожен оматидій перетворений на ізольовану тонку трубку, тому до нього можуть доходити тільки ті промені, які йдуть через кришталик та збігаються з поздовжньою віссю оматидія. Вони й досягають рабдома. Отже, поле зору кожного оматидія дуже мале й сприймає лише дуже малу частину предмета, який розглядається. Проте велика кількість оматидів дає змогу різко збільшити поле зору взаємним прикладанням (апозицією) одного до одного. В результаті з окремих найменших частин складається, як у мозаїці, єдине загальне зображення.

Комахи мають кольоровий зір. Найдосконаліший він у бджолиних і денних метеликів. Проте в комах, на відміну від людини, видима частина спектра захоплює також зону ультрафіолету (короткі хвилі); навпаки, довгохвильова части-

на його коротша й закінчується на оранжево-червоному, не доходячи до червоного.

Комахи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Денне світло поляризоване, проте людина не здатна сприймати поляризацію. Комахи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися по небу навіть тоді, коли

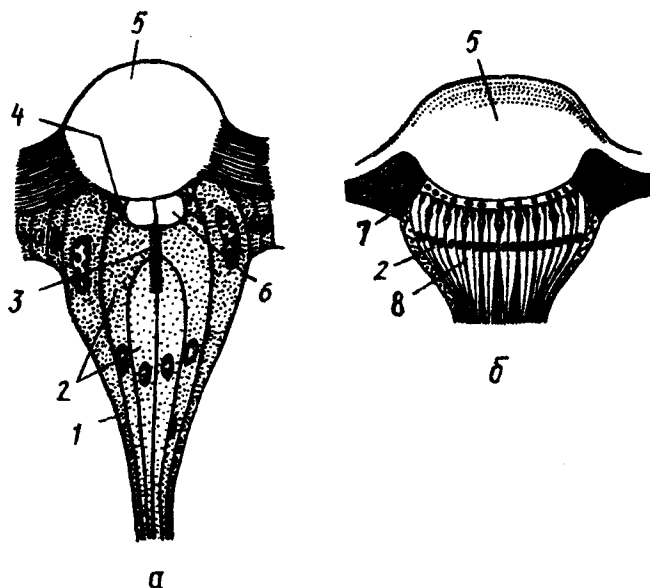


Рис. 148. Схема будови латерального (а) та дорзального (б) вічок комах:

1 - магіяна клітина; 2 - зорові клітини; 3 - рабдом; 4 - корнеагенні клітини; 5 - роївка (кришталік); 6 - кристалічне тіло; 7 - пігментована гіподерма; 8 - пігментні клітини сітківки

воно затягнуте хмарами (астронавігація). Механізм цього явища полягає в упорядкованому розташуванні мікрворсинок у рабдомі.

Латеральні (бічні) вічка трапляються в личинок комах із повним перетворенням, а також в окремих представників імаго, наприклад, бліх, самців червців. Ці вічка містяться по боках голови в кількості від одного до 30 з кожного боку. При переході комахи в дорослий стан вони руйнуються й замінюються на фасеткові очі.

Будова латеральних вічок (рис. 148, а) різноманітна: в одних комах, наприклад у гусені метеликів, вони нагадують окремих оматидій, у інших — близькі за будовою до дорзальних вічок (личинки пильщиків).

Дорзальні вічка (рис. 148, б) бувають у дорослих комах (як правило, в таких, які добре літають) та в личинок комах із неповним перетворенням. Найчастіше три дорзальних вічка розташовані у вигляді трикутника на верхній поверхні голови. Вічко має одну лінзу — двоопукле потовщення прозорої кутикули; під нею лежить тонкий шар клітин, який і виділяє лінзу, а під ним залягає сітківка (рис. 148, б). Вона складається з окремих світлочутливих і пігментних клітин. По периферії сітківки розташовані гіподермальні пігментні клітини, які захищають вічко від бокових променів світла. Дорзальні вічка іннервуються не від зорових часток мозку, як фасеткові та латеральні, а від центральної частини протоцеребрума. Вони не виконують функції органів зору, але підвищують світлочутливість фасеткових очей і беруть участь у зоровій орієнтації комах, особливо під час польоту.

Комахи — єдина група безхребетних тварин, здатних активно літати. Політ комах — це складний фізіологічний процес, який включає роботу крил, м'язів, гангліїв нервової системи, органів чуття, дихальної системи тощо.

Крило комахи при русі опирається на виріст плеїриту — стовпчик поблизу місця прикріплення крила. Завдяки цьому крило стає двоплечим важелем, довге плече якого — це крилова пластинка, а коротке — невеличка ділянка біля його основи. Основа крила укріплена кількома дрібними склеритами, які забезпечують гнучке зчленування.

Рух крила під час польоту відрізняється великою складністю. Кожне крило може розглядатись як своєрідний пропелер, що створює поступальний рух комахи. У нерухомо закріпленої комахи крило описує складну фігуру, схожу на вісімку, причому його нахил (кут атаки) весь час змінюється. Крім того, під час руху крила створюється також підйомний ефект, коли воно опускається вниз у вигляді горизонтальної площини. Висока частота помахів забезпечує поєднання підйомного й поступального ефектів, що й дає змогу комасі летіти вперед, стійко утримуючись у повітрі.

Рух крил під час польоту забезпечується координованою роботою системи м'язів непрямої та прямої дії. Для більшості комах головну роль відіграють м'язи непрямої дії. Вони безпосередньо до крила не прикріплюються, а сполучені з різними склеритами грудей (рис. 149). Це дві групи антагоністичних м'язів. Перша з них, дорзовентральні м'язи, прикріплюється одним кінцем до тергіта, другим — до стерніта й основи ніг. У момент скорочення вони опускають тергіт, який тисне на основу крила, підіймаючи його вгору. Друга група, поздовжні м'язи, розташована уздовж спинки грудей; вони кріпляться до фрагм тергітів і під час скорочення збли-

жують фрагми; при цьому спинка вигинається догори, а крила опускаються. Так забезпечується поступальний рух. Важливе значення тут має пружність кутикули тергітів, які після скорочення м'язів набувають початкової форми.

М'язи прямої дії приєднані безпосередньо до основи крила та склеритів грудей. З їх допомогою крило повертається вздовж поздовжньої осі, змінюючи кут нахилу, а також відводиться вперед чи назад, регулюючи швидкість та напрямок польоту. Лише в бабок (ряд *Odonata*) у польоті майже виключно беруть участь м'язи прямої дії.

Зрозуміло, що ліве й праве крила обох пар діють синхронно, причому в більшості комах у польоті беруть участь або задні (коли передні крила перетворені в надкрила), або передні (у двокрилих) крила. Часто під час польоту передні та задні крила зчіплюються й діють як єдине ціле (метелики, перетинчастокрилі). У бабок кожне крило діє автономно, чим досягається надзвичайна швидкість і маневровість польоту.

Однією з найдосконаліших форм польоту є так званий стоячий політ. Він характерний для деяких перетинчастокрилих, метеликів та мух і полягає в тому, що комаха «нерухомо» тримається в повітрі в одній точці. Наприклад, метелик-бражник, зависаючи над квіткою, запускає в неї свій хоботок і живиться нектаром.

Швидкість польоту в різних комах різна: у кімнатної мухи вона не перевищує 8 км/год, у сарани — 12,6, у джмеля — 18, у бражника — 54, а у деяких бабок — навіть до 100 км/год.

Великі комахи, поверхня крил яких значна, здатні досягати великої швидкості польоту при невеликій частоті помахів крил. Дрібні ж форми з маленькими крилами збільшують швидкість польоту, підвищуючи частоту биття крил. Кількість помахів крила за секунду коливається від 5—10 (денні метелики) до кількох сотень у двокрилих, а у комарів-дзвінців (родина *Chironomidae*) та дрібних комарів-мокреців (родина *Ceratopogonidae*) — до 1000 помахів.

У комах із досконалим польотом (бабки, перетинчастокрилі, деякі двокрилі та інші) на передньому краї крила

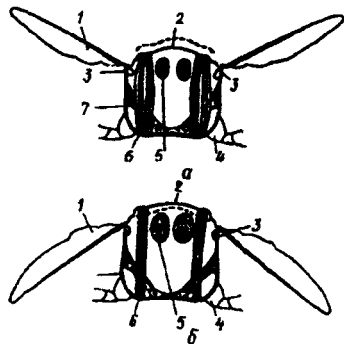


Рис. 149. Схема роботи крил комах:

а - стадія піднятого крила; б - стадія опущеного крила; 1 - крило; 2 - тергіт; 3 - стовпчик; 4 - основа ноги; 5 - поздовжній м'яз; б - дорзовентральний м'яз; 7 - плейрит

жилки утворюють потовщення — *птеростигму*. Вона при великих швидкостях гасить шкідливу крилову вібрацію, яка в аеродинаміці називається флатером. У добрих літунів поздовжні жилки частково зливаються та переміщуються до переднього краю крила. Цікаво, що в сучасних літаках для запобігання вібрації на передньому краї крила встановлюють додатковий вантаж.

Роботою крилових м'язів керують ганглії відповідних грудних сегментів. У грудних гангліях знайдено окремі нейрони, здатні у відповідь на сигнал з головного мозку генерувати ритмічні нервові імпульси з певною постійною частотою, спричиняючи скорочення м'язів. Отже, мозок не контролює кожен рух крила; грудні ганглії здатні самостійно підтримувати прямолінійний політ.

Частота помахів крил відповідає частоті скорочень крилових м'язів. Як уже зазначалося, м'язи, що забезпечують політ, можуть бути синхронними й асинхронними. Синхронні м'язи забезпечують політ комах з порівняно низькою частотою биття крил (сарана, метелики, деякі жуки). У них один нервовий імпульс із грудного ганглія спричиняє одне скорочення м'язів і відповідно один цикл (підняття та опускання) роботи крил. Асинхронні, або швидкі, м'язи властиві комахам із високою частотою биття крил (перетинчастокрилі, двокрилі). На один нервовий імпульс вони відповідають кількома (від 2—3 до 10—15) скороченнями, при цьому один нервовий імпульс викликає автоколивання м'яза; коли вони затухають, новий імпульс підтримує їх. Цьому сприяє особлива пружність кутикули.

Здатність крилових м'язів скорочуватися з частотами, незвичайними для м'язів інших тварин, забезпечується структурними особливостями самих м'язів (вони містять дуже великі міофібрили й тому зветься *фібрилярними*) та інтенсивним постачанням їх киснем. Найдрібніші розгалуження трахей — трахеоли — входять усередину м'язових волоконць і утворюють там складну систему внутрішньоклітинних розгалужень. Здатність до швидких скорочень забезпечується високим рівнем метаболізму крилових м'язів, особливостями температурного режиму їхньої роботи (при цьому температура підвищується до 40—42 °C), а також вдалим використанням еластичних властивостей кутикули грудних сегментів та самих м'язів.

Велике значення в стимуляції початку польоту та його підтриманні мають органи чуття. Механорецептори ніг сигналізують про відрив тіла комахи від субстрату, що є необхідною умовою початку польоту; вітрочутливі сенсори на голові сигналізують нервовій системі про швидкість й напря-

мок польоту (подібні рецептори є ще в основі крил та на їхній поверхні) тощо. Велика роль у підтриманні польоту й маневруванні належить джонстоновому органу, що міститься в антенах, а також очам, які визначають швидкість польоту й положення тіла в просторі. У двокрилих важливі функції при запуску польоту й стабілізації тіла в просторі виконують дзижчальця.

Комахи характеризуються складними формами поведінки. Перш за все це стосується комплексу інстинктів турботи про нащадків. У межах класу Insecta можна знайти всі переходи від найпростіших форм до найскладніших, властивих суспільним комахам.

У найпростіших випадках турбота про нащадків виявляється у відкладанні самицями яєць біля харчового субстрату личинок або просто в нього (більшість метеликів, мухи, жуки та ін.). Складнішою формою є створення запасів їжі для потомства та побудова тих чи інших спеціальних укриттів, де розвивається молодь. Найбільш поширене це явище у перетинчастокрилих.

Наприклад, одиночні бджоли будують гнізда (в ґрунті, деревині або іншому субстраті) з низки комірок, причому в кожному з них уміщують запас нектару й пилку рослин, після чого ці комірки запечатують. Риючі оси запасують у нірках паралізованих ними комах та відкладають на них яйце. Личинка, що вийшла з яйця, поїдає живу, але нерухому жертву. Для того щоб паралізувати здобич, оса проколює своїм жалом її тіло й уражує ганглії червоного нервового ланцюжка. Більшість видів при цьому спеціалізується на пошуках певного виду здобичі: як правило, оси амофіли паралізують гусінь совок та п'ядунів, сфекси — саранових та коників, церцериси — деяких жуків тощо. Пошук, паралізація або умертвіння здобичі та всі наступні дії цих ос супроводжуються складною поведінкою.

Найскладніша поведінка у суспільних комах, які живуть великими сім'ями. Це терміти, деякі бджоли, оси, джмелі та мурашки. Для цих комах характерний *поліморфізм*, тобто диференціювання особин сім'ї на кілька форм (каст): самців, самиць (матка, «цариця»), робітників. Часто бувають ще різні форми робітників, спеціалізовані на виконанні певних функцій, наприклад солдати, які захищають гніздо від ворогів, фуражири та ін.

Робочі особини годують личинок, добувають їжу, чистять та захищають житло, а статеві призначені лише для розмноження.

Поліморфізм виникає завдяки виділенню маткою особливих біологічно активних речовин — *телергонів*, які впли-

вають на поведінку робочих особин і гальмують розвиток у них статевих органів. Отже, робітники й солдати — це неплідні самиці і самці. Важливе значення має й спрямоване виховання личинок — посилене спеціальне годування тих, з яких вийдуть самиці, та обмежене годування майбутніх робітників.

У суспільних комах форми поведінки, пов'язаної з турботою про нащадків, найбільш різноманітні. Це виявляється в постійному догляді за личинками, їх годівлі, охороні, а інколи й викраданні личинок з інших родин (у деяких мурашок). Деякі види мурашок і термітів ще й ведуть особливе «господарство»: мурашки охороняють і навіть розводять попелиць, від яких одержують солодкі виділення; терміти й мурашки-листогризи з роду *Atta* вирощують у своїх гніздах гриби, гіфами яких живляться.

Усі зазначені форми поведінки не потребують навчання: це генетично закріплені інстинкти. Проте велику роль у поведінці комах, особливо суспільних, відіграють також умовні рефлекси. Вирушаючи за здобиччю, ці комахи здатні запам'ятовувати місцезнаходження джерела їжі, дорогу до нього й назад, до гнізда. Медоносних бджіл можна навчити прилітати на той чи інший кольоровий субстрат або намальовану на ньому фігуру. Навіть у таких одиночних комах, як таргани, можна виробити умовні рефлекси.

Велике значення для комах, навіть одиночних, мають засоби спілкування, за допомогою яких відбувається обмін певною інформацією. Вони дуже різноманітні у різних комах. Це звукові сигнали, пахучі речовини, особливі біологічно активні речовини, злизувані комахами, світлові сплохи, особлива форма поведінки, яку сприймають інші особини.

Частина комах здатна створювати спеціальними органами звуки певних частот. У більшості це дві поверхні, одна з яких пильчаста, а інша має виступ або ребро. Від тертя цих поверхонь виникає звук. Наприклад, у коників та цвіркунів ліве переднє крило частково лежить на правому. На одному з них поперечна жилка при основі крила потовщена і зубчаста («напилочок»), на другому, проти «напилка», гостре ребро. При цвіркотанні тварина швидко вібрує крилами. Саранові на задньому стегні мають ряд зубців («смичок»), якими труть по спеціалізованій потовщеній жилці переднього крила.

У цикад органи звуку розташовані в заглибленнях біля основи черевця; це мембрана, яка швидко коливається під дією спеціальних м'язів (рис. 150). Звуки цих комах часто сильні й мелодійні: деяких цикад у Давньому Римі тримали

в клітках замість співочих птахів. Дзигчальця багатьох двокрилих під час роботи спричинюють звуки певної частоти, які сприймаються іншими особинами того самого виду. «Співають» переважно самці, які таким чином приваблюють самиць, інколи (двокрилі, вовчки) звуки можуть утворювати обидві статі. Звуки комах певного виду можуть приваблювати їхніх ворогів. У Північній Америці самиці одного виду мух родини Sarcophagidae приваблюються співом самців цикад, де й відкладають паразитичні личинки. Дослідники записали

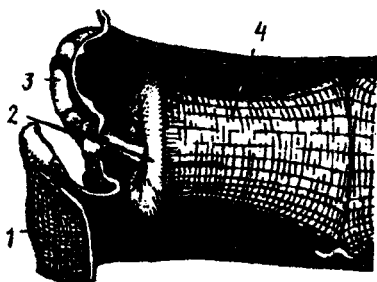


Рис. 150. Звуковий (тимбальний) орган цикади:

1 - тергіт II сегмента черевця; 2 - сухожилок; 3 - тимбальна мембрана; 4 - тимбальний м'яз

спів цикади на магнітофон і ввімкнули його в природних умовах: за дві години біля нього зібралось кілька сотень самиць мухи, готових до відкладення личинок.

Відповідно до розвитку звукових органів у цих комах розвинені й органи слуху. Певні види комах пристосовані до сприйняття лише тих звуків, які мають для них біологічне значення й не реагують на «сторонні» звуки. За допомогою звукових сигналів забезпечується зустріч особин протилежної статі, підтримується репродуктивна ізоляція у близьких видів, регулюються внутріпопуляційні та родинні відносини.

Велике значення у спілкуванні комах мають особливі біологічно активні речовини — *телергони*, за допомогою яких здійснюється спілкування з особинами свого (*феромони*) або інших (*гетеротелергони*) видів.

Серед феромонів розрізняють кілька груп. *Статеві феромони* виділяються самицями для приваблення самців. Найкраще їх вивчено у лускокрилих; залози, що їх виділяють, розташовані поблизу кінця черевця. Запах феромону самець може відчувати на відстані в кілька кілометрів.

Інколи феромони приваблюють особин обох статей, і внаслідок утворюються їх скупчення (*феромони агрегації*). Наприклад, феромон клопа шкідливої черепашки, який виділяється грудними залозами, спричиняє скупчення цих тварин на кормових рослинах — злакових.

У робочих мурашок і термітів на кінці черевця є залоза, виділеннями якої мітиться шлях (*слідові феромони*). Це полегшує повернення в гніздо, а також показує дорогу іншим особинам до поживи. Так, більшість мурашок залишає пахучі

сліди вздовж «мурашиних доріг». Слідові феромони мають вузьку видову специфічність: мурашки прямують по пахучих слідах лише свого виду, не повертаючи на сліди мурашок інших видів, які багаторазово перехрещуються з їхніми слідами. Деякі види мурашок за допомогою слідових феромонів не просто стимулюють робочі особини рухатись уздовж них, а й передають інформацію про напрямок і кількість їжі, яка є в тому місці, куди веде слід. У різних комах слідові феромони секретуються різними залозами: у термітів вони відкриваються на четвертому стерніті черевця; у мурашок у різних частинах тіла містяться залози, що виробляють різноманітні феромони; бджоли мають спеціальну *насонову залозу*, яка міститься на спинній стороні між V та VI сегментами черевця; пахучий секрет цієї залози приваблює інших бджіл. Бджоли залишають пахучу мітку на квітах, з яких збирають нектар, і це є додатковим орієнтиром для інших особин.

У загрозовій ситуації комаха виділяє *феромон тривоги*. Реакція інших особин виду може бути різною: захист, збудження, мобілізація, уникнення небезпеки тощо. Ці реакції характерні переважно для суспільних комах.

У суспільних комах — термітів, мурашок, бджіл — велике значення мають *феромони стабільності структури сім'ї*. Мандибулярні залози бджолої матки виділяють маслянисту речовину зі специфічним запахом, яка змащує тоненькою плівкою все її тіло. Це так звана *маточкова речовина*, яку робочі особини злизують або сприймають на запах; вона свідчить про наявність матки в сім'ї. Ця речовина гальмує розвиток яєчників у робочих особин. Постійне злизування цього телергону з тіла матки та розповсюдження його серед усіх бджіл у вулику — обов'язкова умова нормального існування бджолої сім'ї. Коли матка гине й, отже, припиняється виділення маточкової речовини, робітники вигодовують з личинок нових маток; у деяких із них самих навіть починають розвиватись яєчники. Запах маточкової речовини приваблює й самців під час парування. У мурашок і термітів мандибулярними залозами теж виділяється спеціальна речовина, яку злизують робочі особини. Так у цих комах відбувається саморегуляція співвідношення між кастами в колонії.

Деякі комахи виділяють речовини, що впливають на поведінку особин не свого, а інших видів (гетеротелергони). У мірмекофільних жуків (тобто тих, які мешкають у мурашниках) родів *Atemeles* та *Lomechusa* (родина Staphylinidae) на черевці є залози, які продукують речовини, що надзвичайно приваблюють мурашок. Ці речовини зветься *ліхне-*

вмонами. Коли такий жук потрапляє до мурашника, то мурашки весь час облизують його, дбають про нащадків жука й навіть згодують їм свої яйця. Поведінка мурашок під наркотичним впливом ліхневмонів змінюється. Вони занедбують мурашник, не годують нормально личинок, з яких в результаті замість самиць і самців виходять недорозвинені особини, нездатні до розмноження, й згодом мурашник гине.

Найскладнішою формою передавання інформації у комах можна вважати високоспеціалізовані рухові реакції — «танці». Відомо, що бджола-розвідниця, повернувшись у вулик, починає танцювати на сотах, описуючи при цьому певні фігури. За допомогою танців вона передає іншим бджолам інформацію про напрямок, відстань до місця взятку й навіть про кількість корму. Бджоли, сприймаючи ці сигнали, знаходять у природі джерело корму.

Багато видів комах здатні в певних ситуаціях застосовувати речовини, спрямовані проти інших істот. Найчастіше це засоби хімічного захисту від ворогів, іноді — нападу на здобич.

Наприклад, самиці жалячих перетинчастокрилих (оси, бджоли, джмелі, деякі мурашки) мають зброя для захисту — жало. Це видозмінений яйцеклад, зв'язаний з отруйною залозою. Їхня отрута небезпечна й для людини: 3—4 уколи великої оси — шершня (*Vespa crabro*) можуть спричинити смерть, особливо людей, які страждають алергією на отруту перетинчастокрилих. У деяких мурашок (*Formica* та інших) жало редуковане, і вони вибризкують отруту (розчин мурашиного альдегіду) на нападника або прокушують його покриви жувальцями, а потім упорскують отруту в ранку.

Риючі оси, про яких уже згадувалося, паралізують інших членистоногих уколом жала в ганглії нервової системи, а потім відкладають на жертві яйця.

Отруйні залози, що відлякують ворогів, має гусінь багатьох метеликів. Вони розташовані біля основи зазубрених щетинок, які легко відламуються. В Україні особливо небезпечна отрута гусені золотогузки (*Euproctis chrysothoea*), яка у людини призводить до сильних шкірних алергічних реакцій. Клопи-щитники виділяють секрет грудних залоз, який спричиняє параліч і смерть хижих комах, відлякує птахів та інших комахоїдних тварин неприємним запахом.

У багатьох комах отруйна гемолімфа. Серед них найбільш відомі жуки-наричники (родина *Meloidae*), гемолімфа яких містить отруйну речовину кантаридін. Якщо такого жука потурбувати, він виділяє краплини гемолімфи через отвори, розташовані між стегнами та голілками ніг. Отрута відлякує павуків, хижих комах, птахів. Навіть на великих тварин вона

діє згубно. Верблюди чи кіні, випадково проковтнувши з травою наривника, захворюють на запалення кишечника і часто гинуть. У людини отрута наривників викликає опіки. Виділяють отруйну гемолімфу й інші комахи: жуки-сонечка, личинки тополевого та осикового листоїдів та деякі інші.

Одним із найскладніших є пристосування для відлякування ворогів у жуків-бомбардирів (рід *Brachinus*, родина Carabidae). Вони стріляють рідиною, яка, немов снаряд із

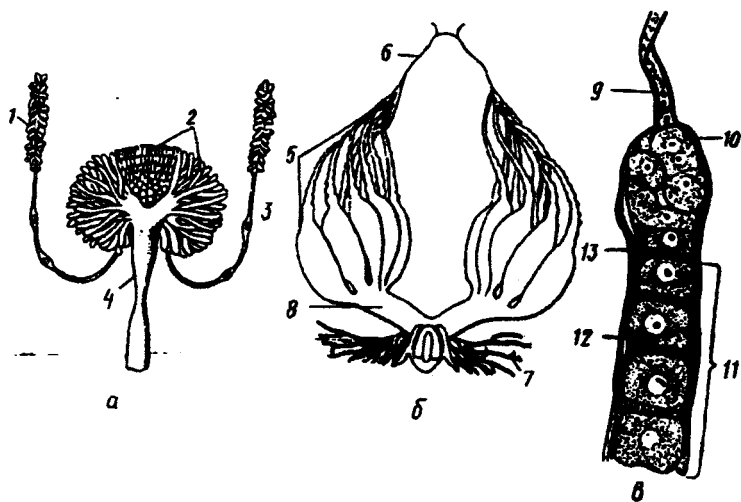


Рис. 151. Статеві системи таргана:

a — чоловічі; *б* — жіночі; *в* — кінцевий відділ яйцевої трубочки: 1 — сім'яник; 2, 7 — придаткові залози; 3 — сім'япровід; 4 — сім'явипорскувальний канал; 5 — яйцеві трубочки; 6, 9 — кінцеві ніжки; 8 — яйцепровід; 10 — гермарій; 11 — вітеларій; 12 — оболонка; 13 — фолікулярний епітелій

мініатюрної гармати, вилітає ззаду із черевця жука й перетворюється на димовий клубочок. У цих жуків біля анального отвору є дві залози, що сполучаються між собою. В одній залозі міститься 10 %-й гідрохінон та 25 %-й перекис водню, а в другій — фермент каталаза, яка розкладає перекис водню на кисень і воду, та фермент пероксидаза, що перетворює гідрохінон на хінон із виділенням тепла. При викиданні назовні ця гаряча (до 100 °C) маса вибухає з гучним тріском та утворенням їдкового диму, відлякуючи ворогів.

Комахи розмножуються лише статевим шляхом. Як правило, вони роздільностатеві й часто мають чіткий статевий диморфізм, який виявляється в розмірах тіла, забарвленні, розмірах вусиків тощо. Інколи особливо різко, наприклад у самця жука-оленя, розвиваються величезні мандибули, а в жука-носорога — ріг. Проте часто обидві статі майже однакові, й розрізнити їх можна лише за будовою статевих при-

датків (геніталій). У деяких комах (наприклад, попелиці) має місце партеногенез.

Статева система самиці складається з пари яєчників, пари яйцепроводів, непарного яйцепроводу, придаткових статевих залоз, сім'яприймача та часто яйцекладу (рис. 151). Кожен яєчник складається з яйцевих трубок, яких у різних комах може бути від 1—4 до 100, а інколи й більше, наприклад, у термітів їх більше ніж 2400.

Кожна яйцева трубка складається з верхівкової частини — *гермарія* та основної — *вітеллярія* (рис. 151, в). У гермарії утворюються й розмножуються первинні статеві клітини, з яких потім виходять ооцити й живильні клітини. Сформовані ооцити потрапляють у вітеллярій, де вони дозрівають, нагромаджують поживні речовини у вигляді жовтка й стають яйцеклітинами. Вітеллярій поділений на ряд яйцевих камер. У кожній із них є лише одна яйцеклітина. В міру росту вона наближається до виходу з вітеллярія, тому останні яйцеві камери найбільші; у них містяться вже готові до відкладання яйця. Ріст і розвиток яйцеклітини відбуваються за рахунок надходження до неї поживних речовин, що виробляються в живильних клітинах, а також у фолікулярному епітелії, який формує стінки яйцевих камер. Після закінчення розвитку яйця фолікулярний епітелій виділяє захисну оболонку — *хоріон*.

Дозрілі яйця з яйцевих трубок потрапляють у парні яйцепроводи, потім — у непарний яйцепровід, а звідти через статевий отвір виходять назовні. У непарний яйцепровід впадає протока сім'яприймача, призначеного для зберігання сперматозоїдів, які потрапляють до нього під час парування. Яйце запліднюється, проходячи через непарний яйцепровід під час відкладання яєць; сперматозоїди в цей час виходять із сім'яприймача й проникають у яйце. У багатьох комах у непарний яйцепровід відкривається мускуляста парувальна сумка; при копуляції сперма спочатку потрапляє в цю сумку, а потім — у сім'яприймач. До непарного яйцепроводу відкриваються також придаткові статеві залози, які виконують різні функції — виділяють секрет для приклеювання яєць до субстрату, для утворення навколо групи яєць захисної оболонки — оотеки (таргани, богомоли) або ворочка (саранові). Часто із статевим отвором зв'язаний яйцеклад для відкладання яєць у більш-менш твердий субстрат (грунт, тканини рослин чи тварин тощо).

Статева система самця складається з пари сім'яників, пари сім'япроводів, сім'явивпорскувального каналу, придаткових статевих залоз і копулятивного органа. Сперматозоїди з сім'яників потрапляють до сім'япроводів, з них — у сім'я-

випорскувальний канал, і при паруванні виводяться назовні. Часто копулятивний орган утворює зовнішні статеві придатки — *геніталії*, будова яких має видову специфічність і використовується в систематиці комах. Придаткові залози, які відкриваються у сім'явипорскувальний канал, у багатьох комах призначені для вироблення сперматофору, який вводиться в статевий отвір самиці чи прикріплюється до нього.

Розмноження комах регулюється гормональною системою. Нейросекреторні клітини мозку самиці активізують діяльність прилеглих тіл, які виділяють у гемолімфу ювенільний гормон. Останній стимулює розвиток яєчників. Механізм цього явища полягає в тому, що ювенільний гормон стимулює синтез у жировому тілі *вітелогенінів* — специфічних білків, які надходять через стінки яєчників до ооцитів і перетворюються там на жовток. Активність нейросекреторних клітин мозку залежить від зовнішніх факторів (температури, довжини світлового дня) та внутрішніх (стан яєчників, живлення, парування). У самців процеси сперматогенезу не підлягають дії гормонів; у них гормональні фактори регулюють лише статеву активність, розвиток придаткових залоз і формування сперматофорів.

Ембріональний розвиток комах має свої особливості. Яйцеклітини комах багаті на жовток, який займає всю центральну частину яйця. Тому дробіння в них часткове, поверхневе; у результаті утворюється поверхневий шар однакових клітин — *бластодерма*, яка покриває центральну масу жовтка. Частина ядер при цьому залишається в жовткової масі; пізніше за їх рахунок утворюються жовткові клітини. На майбутній черевній стороні зародка клітини бластодерми починають інтенсивніше ділитися, бластодерма потовщується. Ця ділянка зветься *зародковою смужкою*. Пізніше за її рахунок формується більша частина зародка.

У зародковій смужці відбувається гастрюляція (найчастіше інвагінацією або епіболією), причому спочатку утворюються лише два зародкових листки: ектодерма та мезодерма. Ектодерма дає початок зовнішнім покривам тіла, трахеям, нервовій системі, статевим протокам, передньому та задньому відділам кишечника, що виникають як впинання покривів на передньому та задньому кінцях зародка.

Із мезодерми утворюється мускулатура, жирове тіло, серце з аортою, гемоцити. Мезодерма бере участь також у розвитку статевої системи. Статевий зачаток, як правило, відокремлюється значно раніше від інших тканин у вигляді парної групи клітин біля заднього кінця зародка.

Ентодерма, з якої походить середня кишка, у різних комах може будуватися двома шляхами: або за рахунок ядер, що

залишилися в товщі жовтка й мігрували до зародкової смужки, або з невеличких зачатків на дні передньої та задньої кишок, які розростаються назустріч один одному, доки не утвориться суцільна трубка — кишечник.

Водночас із диференціацією зародкових листків над зародком виникають дві оболонки — зовнішня, або *сероза*, та внутрішня, або *амніон*. Зародок опиняється під захистом цих оболонок, що забезпечують надійніші умови для нормально-го розвитку ембріона (рис. 152).

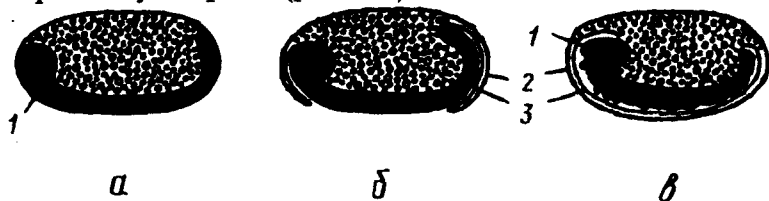


Рис. 152. Один із способів утворення зародкових оболонок у комах:

а — зародок перед утворенням оболонок; б — початок їх утворення; в — завершення; 1 — головний кінець зародка; 2 — сероза; 3 — амніон

Паралельно з розростанням зародка в оболонках починається його сегментація. На головному кінці з'являються зачатки очей, відокремлюються сегменти голови, грудей та черевця. З'являються зачатки кінцівок, у тому числі й на черевці. Пізніше черевні кінцівки зникають. Мезодерма при цьому теж сегментується на кілька ціломічних мішечків, які потім розпадаються.

Урешті-решт увесь жовток вичерпується, і сформований зародок заповнює все яйце. Він прогризає чи прориває оболонку яйця й виходить назовні.

Постембріональний розвиток комах відбувається з метаморфозом і має епіморфний характер. Це означає, що з яйця виходить личинка з усіма сегментами, яка більш-менш відрізняється від дорослої особини — імаго. Розрізняють два основні типи метаморфозу — неповне та повне перетворення.

При *неповному перетворенні*, або *геміметаболії* (рис. 153), комаха проходить такі фази розвитку: яйце, личинка, імаго. З яйця виходить личинка, зовні схожа на дорослу особину. Вона має фасеткові очі, такий самий як і в дорослих ротовий апарат, а на старших стадіях — зовнішні зачатки крил. Спосіб життя личинок багатьох видів з неповним перетворенням і дорослих комах однаковий. Ці личинки зуться *німфами*. Окрему модифікацію становлять так звані *наяди* — личинки одnodенок, бабок і веснянок. Вони теж схожі на імаго, мають фасеткові очі й на старших стадіях — зачатки крил, але живуть у воді й мають спеціальні личинкові органи — зябра, маску (личинки бабок) тощо.

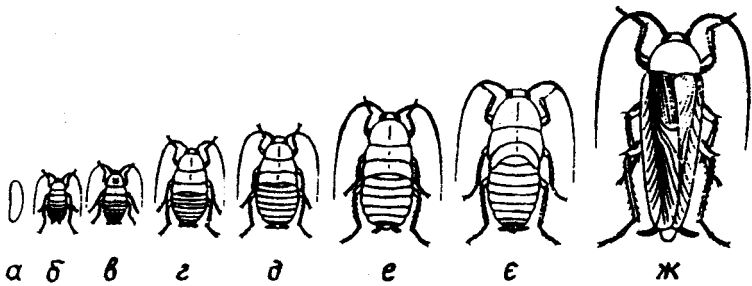


Рис.153. Неповний метаморфоз прусака *Blattella germanica*:

а - яйце; б-є - шість личинкових стадій (німфи); ж - імаго

Ріст і розвиток личинки супроводжуються періодичними линяннями, кількість яких, як правило, стала для певних таксонів (найчастіше родин). З кожним линянням личинка за розмірами, пропорціями тіла, розвитком крил наближається до дорослої фази; під час останнього линяння вона перетворюється на імаго.

При повному перетворенні, або голометаболії, комахи проходять такі фази: яйце, личинка, лялечка, імаго. З яйця виходить личинка, яка різко відрізняється від імаго більшою гомономністю метамерії, відсутністю зовнішніх зачатків крил, слабкішим розвитком органів чуття. Вона не має фасеткових очей, антени її значно коротші; часто ротовий апарат у неї інший, ніж у дорослої комахи (наприклад, у гусені метеликів — гризучий, а в імаго — сисний). Личинки комах із повним перетворенням живуть в інших умовах, ніж дорослі, і з ними не зустрічаються. Більшість органів личинки має тимчасовий характер, наприклад черевні ноги в личинок метеликів та пильщиків, шовковидільні залози у гусені метеликів, личинок деяких ос, їздців, пильщиків тощо.

Личинки комах із повним перетворенням дуже різноманітні (рис. 154). Серед них трапляються червоподібні, малорухомі, з м'якими покривами, інколи навіть без голови (личинки мух), часто безногі або зі слабо розвиненими грудними ногами (личинки жуків, перетинчастокрилих). Інші (гусенеподібні) більш рухомі, з трьома парами грудних і 2—8 парами коротеньких черевних ніг (гусень метеликів, личинки пильщиків). Рідше трапляються рухомі личинки з твердими покривами, добре розвиненими грудними кінцівками та ротовим апаратом із гострими щелепами. Це хижі личинки жуків-турунів, плавунців, сітчастокрилих.

Личинкові ознаки зберігаються під час усієї личинкової фази. Із кожним линянням личинка лише збільшується в розмірах, а необхідні для метаморфозу зміни відсуваються до

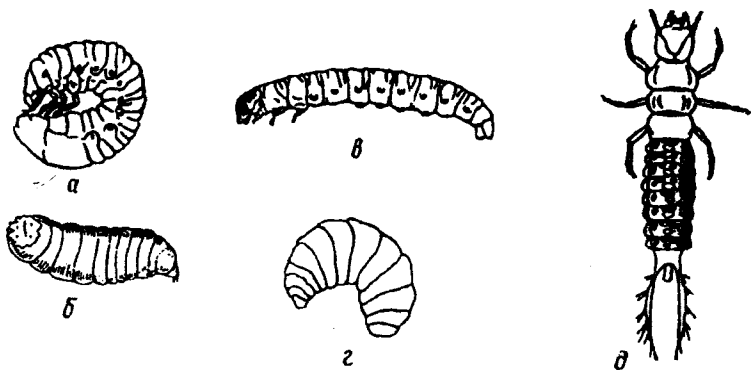


Рис.154. Личинки комах із повним метаморфозом:

а - травневого хруща; б - мухи; в - метелика (гусинь); г - бджоли; д - жука туруна (хамподоподібна личинка)

останнього личинкового линяння. Закінчивши свій ріст, личинка останньої стадії припиняє живлення, стає нерухомою, линяє востаннє й перетворюється на лялечку.

Характерна особливість лялечки — нерухомість (за деякими винятками) і нездатність до живлення (вона живе за рахунок нагромаджених личинкою резервів). Зовні лялечка хоч і не схожа на імаго, проте вже має ряд ознак дорослої фази — зовнішні зачатки крил, ніг, вусиків, фасеткові очі тощо (рис. 155).

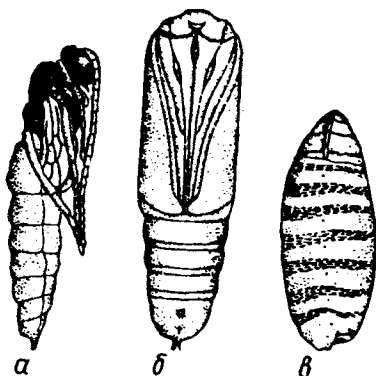


Рис.155. Типи лялечок:

а - відкрита (гидця); б - покрита (метелика); в - прихована (мухи)

Часто перед залялькуванням личинка оточує себе коконом із шовку чи часточок субстрату, скріплених шовком або виділеннями мальпігієвих судин (у метеликів, пильщиків, їздців). Усередині цього кокона відбувається залялькування, кокон захищає лялечку від несприятливих впливів. Багато личинок жуків і гусені метеликів не роблять кокона, а заляльковуються в ґрунті, утворюючи порожнину — комірку, або колісочку, часто укріплену екскрементами.

Іноді місцем залялькування є стебла рослин, скручене листя. Буває й відкрите залялькування, наприклад у денних метеликів.

Розрізняють три типи лялечок: відкриті, покриті й приховані (рис. 155). У відкритих зачатки крил і кінцівок вільні, лише притиснуті до тіла (більшість жуків, перетинчасто-крилих, бліх, багатьох двокрилих та ін.). У покритих лялечок імагінальні придатки тісно зрощені з тілом унаслідок того, що личинка при останньому линянні виділяє секрет, який при затвердінні вкриває лялечку твердою оболонкою (більшість метеликів, деякі жуки та ін.). Приховані лялечки вкриті шкіркою останньої личинкової стадії, яка не скидається, а утворює несправжній кокон — *пупарій*, усередині якого міститься типова вільна лялечка (у вищих двокрилих, або мух).

Лялечка нерухома, але це тільки зовнішнє враження: на цій фазі відбуваються інтенсивні процеси внутрішньої перебудови — гістоліз та гістогенез. Оскільки характер руху імаго, особливо політ, і його живлення інакші, ніж у личинкової фази, то і м'язи, і травна система, а часто й ротовий апарат, кінцівки та інші личинкові органи мають зовсім перебудуватися. Більшість органів личинки руйнується; цей процес зветься *гістолізом*. Він відбувається фагоцитозом, автолізом (самоперетравлення), а також за допомогою ферментів. У різних комах переважає той чи інший механізм, але найчастіше діють усі три: гемоцити виділяють у гемолімфу ферменти, які руйнують тканини; їх залишки фагоцитуються гемоцитами. Крім того, в деяких тканинах відбувається автоліз.

Коли гістоліз досягає свого піку, внутрішні органи лялечки перетворюються на напіврідку масу, яка складається з гемолімфи, збагаченої продуктами розпаду. Не руйнуються лише нервова, статеві системи та спинна кровоносна судина. Нервова система може доповнюватися новими клітинами, в ній можуть концентруватися ганглії, проте вона ніколи не втрачає своєї цілісності.

Паралельно з гістолізом відбувається *гістогенез* — побудова імагінальних органів. Органи дорослої комахи формуються з особливих зачатків — *імагінальних дисків* (рис. 156). Це невеличкі скупчення недиференційованих клітин, розташовані в певних місцях тіла личинки. Кожен імагінальний диск має своє призначення: є диски, з яких утворюються крила, кінцівки, певні ділянки кишечника, фасеткові очі тощо. Імагінальні диски закладаються ще під час ембріонального розвитку або в ранніх личинок; протягом личинкового розвитку вони ростуть, але не диференціюються. Тільки в личинки останньої стадії перед залялькуванням їхні клітини диференціюються; в лялечки вони розгортаються, утворюючи імагінальні органи.

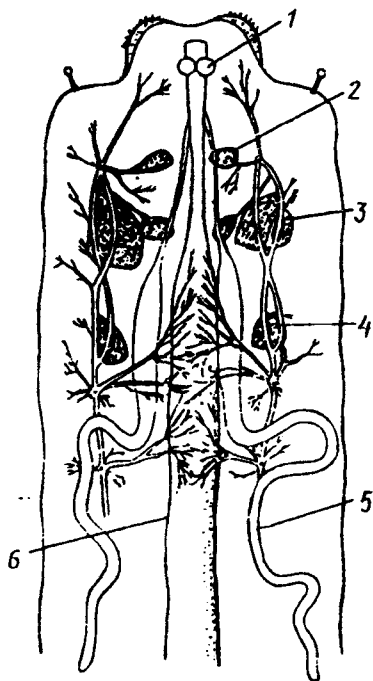


Рис.156. Імагінальні диски гусені капустиного білана:

1 – мозок; 2 – передньогрудний зачаток; 3 – зачатки передніх крил; 4 – зачатки задніх крил; 5 – шовковидільна залоза; 6 – кишечник

Важливу роль у метаморфозі відіграє жирове тіло. На личинковій фазі в ньому нагромаджуються поживні речовини (жири, білки, вуглеводи), що використовуються як пластичний матеріал і джерело енергії при побудові імагінальних органів.

Метаморфоз комах відбувається під контролем гормональної (ендокринної) системи (рис. 157). Як уже зазначалося, метаморфоз регулює нейроендокринний комплекс органів, до якого входять нейросекреторні клітини мозку, кардіальні тіла, прилеглі тіла та парна передньогрудна, або проторакальна, залоза. Нейросекреторні клітини мозку виробляють *активаційний гормон*. Через довгі аксони цих клітин він надходить до кардіальних тіл, а з них — у гемолімфу. У личинок активаційний гормон стимулює роботу проторакальних залоз, які починають виділяти *линяльний гормон* — *екдизон*.

Останній впливає на клітини гіподерми, спричиняючи спочатку синтез ферментів, які розчиняють стару кутикулу, а пізніше — синтез матеріалу для побудови нової кутикули. Крім того, еkdизон стимулює ріст і диференціацію всіх тканин личинки, особливо в гонадах, імагінальних дисках тощо.

Паралельно з еkdизоном при личинкових линяннях виділяється *ювенільний (юнацький) гормон*, що гальмує метаморфоз, тобто перешкоджає линянню личинки на дорослу фазу. Наявність ювенільного гормону в гемолімфі визначає характер линяння. При високій концентрації ювенільного гормону еkdизон гальмує розвиток імагінальних органів та стимулює секрецію личинкової кутикули, і линяння завершується появою чергової личинкової стадії. Зниження концентрації ювенільного гормону визначає линяння личинки на лялечку (або останню личинкову стадію при неповному метаморфозі). Припинення надходження ювенільного гормону в ге-

молімфу обумовлює линяння лялечки (або останньої личинкової стадії при неповному перетворенні) на імаго.

Походження різних типів метаморфозу становить предмет дискусій. Одні дослідники вважають, що повне перетворення походить від неповного, інші стверджують незалежне походження різних типів перетворення. Найбільш імовірно, що повне та неповне перетворення незалежно походять від архіметаболії — метаморфозу нижчих комах, у яких є личинкові та німфальні стадії. Серед сучасних комах архіметаболія відома у щетинкохвісток (підклас *Apterygota*) та одноденок (ряд *Ephemeroptera*). В останніх з яйця виходить передличинка, або «личиночка», яка ще оточена ембріональною кутикулою, має майже гомономну метамерію, недорозвинені (з неповним числом члеників) антени й хвостові нитки, п'ять простих вічок і живиться ембріональним жовтком. Після першого линяння личиночка переходить в личинку, яка має вже цілком сформовані антени й хвостові нитки, фасеткові очі, зачатки трахейних зябер. На 5—6-й

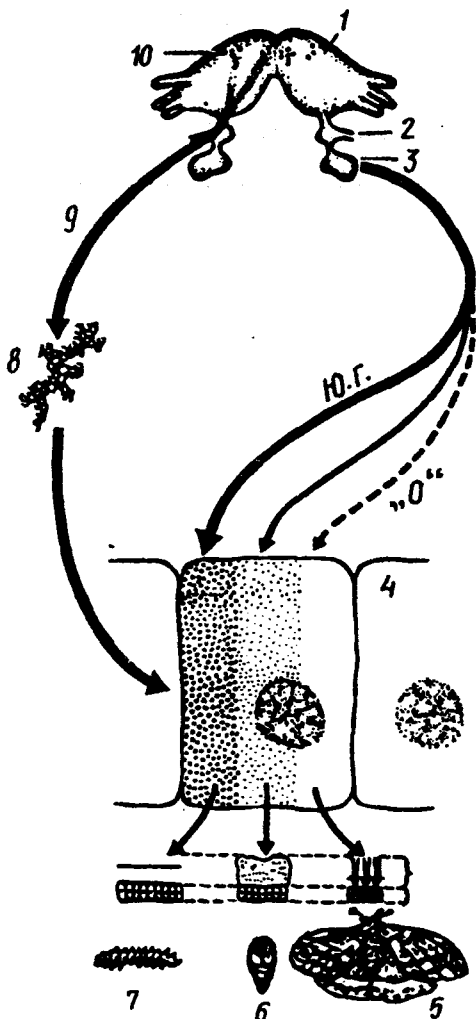


Рис. 157. Схема ендокринної системи, що бере участь у регуляції метаморфозу комах:

- 1 — головний мозок; 2 — кардіальні тіла; 3 — прилеглі тіла; 4 — гіподермальні клітини; 5 — імаго; 6 — лялечка; 7 — личинка; 8 — проторакальна залоза; 9 — мозковий гормон; 10 — нейросекреторні клітини; ю.г. — ювенільний гормон; «0» — відсутність гормону

жовтком. Після першого линяння личиночка переходить в личинку, яка має вже цілком сформовані антени й хвостові нитки, фасеткові очі, зачатки трахейних зябер. На 5—6-й

стадіях з'являються зачатки крил, і личинка перетворюється на німфу (рис. 158). Кількість линянь в одноденок становить 25—27. Ще однією особливістю одноденок, на відміну від інших комах, є фаза крилатого субімаго, здатного до польоту. Протягом останньої німфальної стадії починається редукція ротового апарата, перебудова кишечника (він втрачає функ-

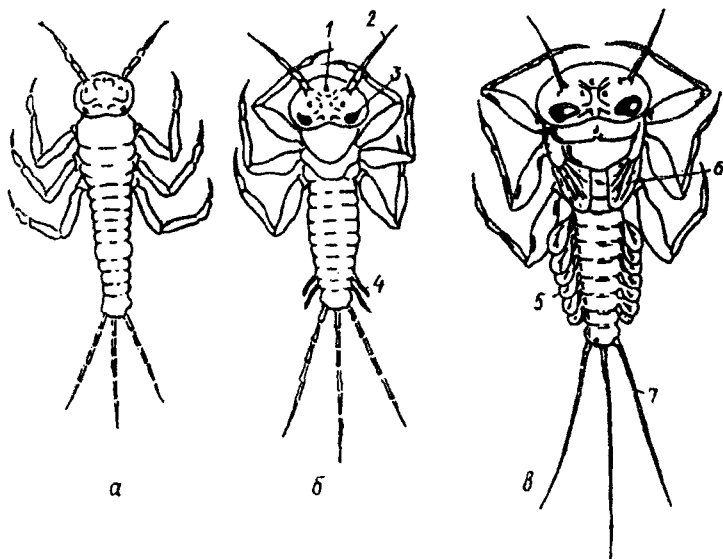


Рис. 158. Окремі фази архіметаболії одноденок: «личиночка» (а); личинка (б); німфа (в):

1 - дорзальне вічко; 2 - антена; 3 - фасеткове око; 4 - зачатки зябер; 5 - зябра; 6 - зачатки крил; 7 - хвостові нитки

цію травлення, заповнюється повітрям і перетворюється на аеростатичний апарат) і, навпаки, інтенсивний розвиток крил та статевого апарата. Після окрилення субімаго відбуваються останнє линяння й вихід імаго. Схематично життєвий цикл одноденок можна показати так:

$$O \text{ — } (l) \text{ — } L_1 \text{ — } L_2 \text{ — } L_3 \text{ — } \dots \text{ — } N_1 \text{ — } N_2 \text{ — } N_3 \text{ — } \dots \text{ — } N_{25} \text{ — } SI \text{ — } I,$$

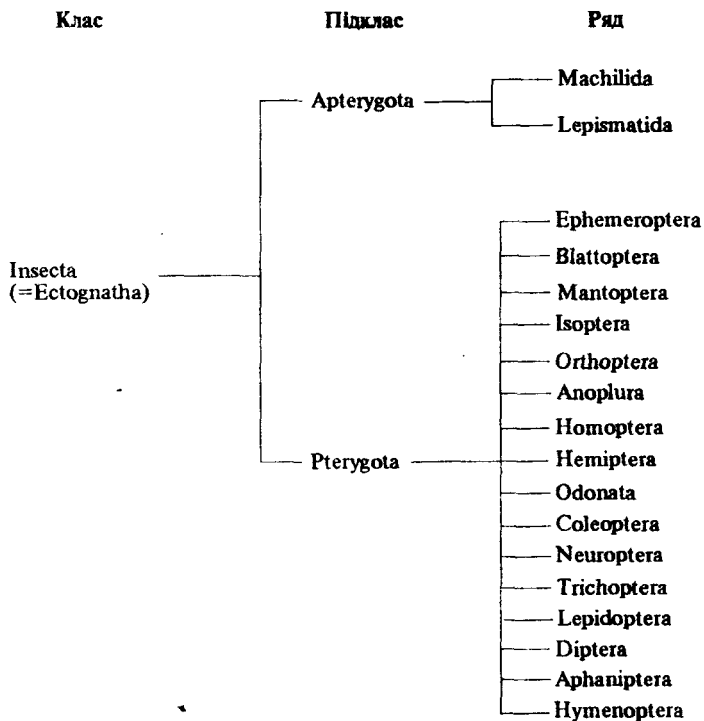
де O — яйце; (l) — «личиночка»; L — личинка; N — німфа; SI — субімаго; I — імаго.

Ембріонізація личинкового періоду розвитку (тобто проходження цих стадій в яйці) призводить до неповного перетворення. Навпаки, конденсація німфального періоду у фазу

лялечки (замість поступового перетворення) при збереженні личинкового періоду, приводить до повного перетворення.

Виникнення повного перетворення пояснюється тим, що личинка, як правило, живе в іншому субстраті, ніж імаго, що виключає трофічну конкуренцію між різними фазами розвитку. Крім того, у комах із повним перетворенням личинкова фаза спеціалізована до інтенсивного живлення, а імаго — до розмноження та розселення. Тому імагінальне живлення часто називають додатковим: воно слугує не для росту, а для підтримання життєдіяльності й дозрівання статевих продуктів. Подібна тенденція спостерігається й у комах з іншими типами метаморфозу, однак у них вона виражена значно слабше.

Клас Insecta поділяється на два підкласи: Первиннобезкрилі (Apterygota) та Крилаті (Pterygota).



**ПІДКЛАС ПЕРВИННОБЕЗКРИЛІ, АБО ЩЕТИНКОХВІСТКИ
(ARTERYGOTA, АБО THYSANURA)**

Первиннобезкрилі — дрібні (не більше ніж 1,5 см завдовжки) комахи з веретеноподібним тілом; відомо близько 500 сучасних видів. Ні вони, ні їхні предки ніколи не мали крил.

Ротові органи гризучого типу; є видовжені веретеноподібні антени, пара складних очей. Ноги ходильні, лапка з парою кігтиків. Черевце має 11 сегментів, закінчується трьома довгими членистими нитками: парою церків, між якими розташований непарний парацерк. На сегментах черевця розташовані непочленовані парні утвори — грифельки, на які опирається черевце під час руху. Грифельки — рудименти черевних ніжок.

Запліднення відбувається за допомогою сперматофорів, які самець відкладає на субстрат, а самиця захоплює статевими придатками. Розвиток типу архіметаболії триває від 3 до 24 місяців. Тварини здатні до линяння в дорослому стані.

До підкласу *Arterygota* належать два ряди.

Ряд Махіліди (*Machilida*). Ці тварини живуть серед скель, під камінням, живляться лишайниками чи перегноєм. Грифельки в них розташовані на II—IX черевних сегментах (рис. 159). Вони здатні стрибати на віддаль до 15—20 см.

На Південному березі Криму серед прибережного каміння живе *Halomachilis maritimus*.

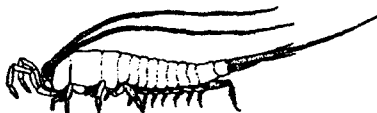


Рис. 159. Махіліди: *Machilis* sp.



Рис. 160. Лускатки: *Lepisma saccharina*

Ряд Лускатки (*Lepismatida*, або *Thysanura*). Ці тварини живуть у вологих теплих місцях, ведуть нічний спосіб життя; у зв'язку з цим очі в багатьох видів зменшені або взагалі редуковані. Грифельки є лише на VII—IX черевних сегментах (рис. 160).

Цукрова лускатка (*Lepisma saccharina*) живе у зволжених приміщеннях (ванні кімнати тощо). Живиться цвільовими грибами, різними органічними речовинами пилу, може видати крохмальний клейстер з обкладинок книг, чим інколи шкодить. Мурашина лускатка (*Atelura formicaria*) живе в мурашниках. У момент, коли одна мурашка відригує краплю їжі, щоб передати її іншій, лускатка злизує цю краплю.

ПІДКЛАС КРИЛАТІ (PTERYGOTA)

До крилатих комах належить більшість видів. Вони мають розвинені крила, однак у частини видів крила зазнають редуції чи зовсім зникають у зв'язку з прихогозним чи паразитичним (наприклад, воші) способом життя. Округлені особини (імаго), як правило, не линяють (за винятком одноденок).

Система крилатих комах досить складна. Традиційно їх поділяють на відділи комах з неповним (*Hemimetabola*) та повним (*Holometabola*) метаморфозом. Такий поділ досить штучний. Так, до *Hemimetabola* віднесено одноденок, у яких перетворення типу архіметаболії, та бабок, що становлять зовсім окрему філогенетичну лінію тощо. Тому далі наведено дані лише про основні ряди.

Ряд Одноденки (*Ephemeroptera*). Відомо близько 2000 видів, в Україні — понад 100. Це комахи різних розмірів (від кількох міліметрів до 4—5 см).

Тіло імаго витягнене, ротові органи практично редуковані (імаго не живляться, однак здатні пити воду). Антени мають вигляд коротеньких щетинок; є пара великих складних очей та три прості вічка. Крила сітчасті; задня пара, як правило, менша від передньої, інколи зовсім редукована (рис. 161). Черевце видовжене, на кінці несе пару довгих щетинкоподібних церків і часто непарний парацерк.

Розвиток типу архіметаболії проходить у прісних водоймах; личинки та німфи (наяди) мають трахейні зябра на сегментах черевця. Ротові органи гризучого типу; живлення водяних фаз дуже різноманітне — є хижі форми, фільтратори, види, що живляться детритом, мулом тощо. Розвиток триває від кількох місяців до 2—3 років. Із німфи останньої стадії виходить статевонезріла крилата особина — субімаго, яка линяє й перетворюється на статевозрілу фазу — імаго.

Субімаго та імаго не живляться. Запліднення та відкладання яєць у більшості видів відбуваються через кілька годин після утворення імаго. Дорослі після цього гинуть, звідки й назва «одноденки». У поширеній в Україні двокрилої одноденки *Stenon diptegum* самиця живе до 2—3 тижнів. За цей час із яєць у її тілі виходять личинки першої стадії, яких самиця і народжує у воду. Личинки та німфи одноденок — важливий компонент живлення багатьох видів прісноводних риб, особливо коропових.

Ряд Тарганові (*Blattoptera*). Відомо понад 3000 сучасних видів, в Україні — близько 20 видів. Це комахи різноманітних розмірів (від 1 до 10 см завдовжки) зі сплющеним у дорзовентральному напрямку тілом (рис. 162).

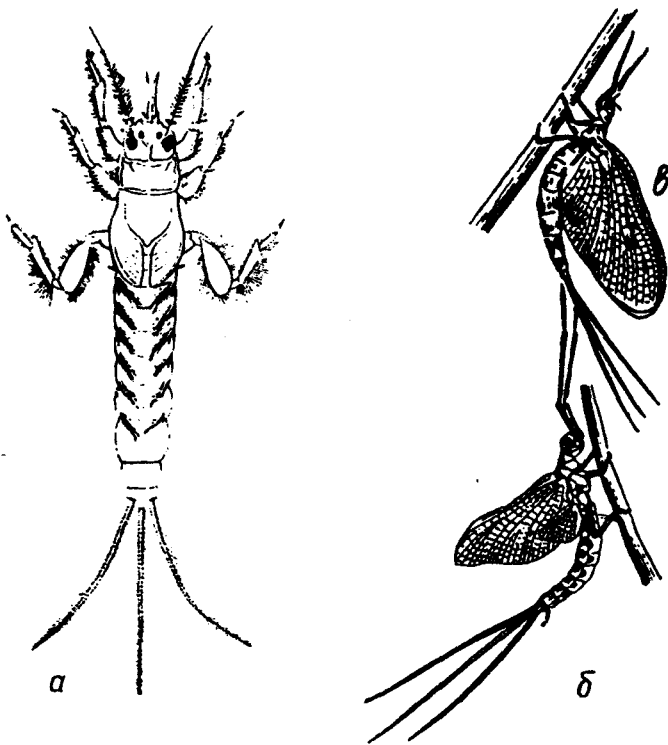


Рис. 161. Одноденки: одноденка звичайна (*Ephemera vulgata*):

a — наада; *б* — субімаго; *в* — імаго

Ротові органи гризучі, антени довгі, нитчасті, очі складні, добре розвинені. Передні крила потовщені, шкірясті, перетворені у надкрила; задні — перетинчасті, у частини видів редуковані. Черевце складається з 8—10 сегментів.

Самиця утворює навколо яєць із виділень спеціальних залоз яйцеву капсулу, або *оотеку*. У одних видів (*Blatta*) оотека відокремлюється від самиці через кілька діб, у інших (*Blattella*) виношується самицею майже до вилуплення молоді. Перетворення неповне: відомо від 5 до 9 німфальних стадій.

Тарганові живуть переважно в тропіках і субтропіках, живляться в основному рослинними чи тваринними рештками.

В Україні відомо два синантропні види тарганів — рудий тарган, або прусак (*Blattella germanica*), завдовжки 10—13 мм, та чорний тарган (*Blatta orientalis*) завдовжки 30 мм. Обидва види тропічного походження, тому в Україні мешка-

ють виключно в теплих приміщеннях, де живляться залишками харчових продуктів, можуть пошкоджувати книги, шкіряні вироби тощо. Ці таргани відомі як механічні переносники дизентерійної палички, збудника черевного тифу, яєць гельмінтів (волосоголовець, гострик та ін.). У лісах поширений лапландський тарган (*Ectobius lapponicus*), котрий живиться лишайниками, листяним опадом тощо.

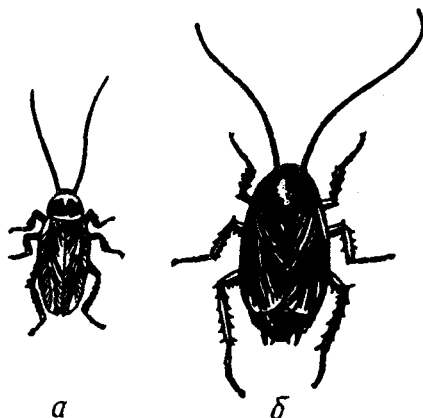


Рис. 162. Тарганові:

а — прусака *Blattella germanica*; б — чорний тарган *Blatta orientalis*

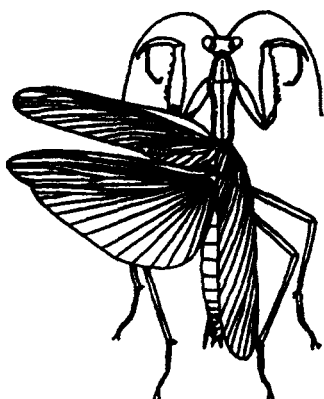


Рис. 163. Богомолів: звичайний богомол *Mantis religiosa*

Ряд Богомолів (Mantoptera). Усього налічується понад 2000 видів, поширених переважно в тропіках. В Україні відомо шість видів, в основному в Криму.

Це великі за розмірами (до 15 см) хижі комахи з неповним перетворенням.

Тіло видовжене, інколи розширене; голова трикутна, з гризучим ротовим апаратом, довгими ниткоподібними антенами й великими очима, може обертатися майже на 360° (рис. 163). Передньогруди видовжені, несуть хапальні передні ноги характерної будови (див. рис. 122, е). Передні крила перетворені на надкрила, звужені; задні — в'ялоподібні, перетинчасті, інколи редуковані. Черевце складається з 10 сегментів. Яйця містяться в оотеці.

Богомоли — хижаки, що чатують на здобич (переважно комах), сидячи не порушно на пагонах, корі тощо. Вони мають захисне забарвлення та паличко- або листкоподібну форму тіла. Звичайний богомол *Mantis religiosa* живе в Криму, степах і лісостепах України. Він досягає довжини 75 мм. Більшість видів богомолів занесено до Червоної Книги України.

Ряд Терміти (*Isoptera*) об'єднує комах із неповним перетворенням, що ведуть суспільний спосіб життя й характеризуються поліморфізмом особин (рис. 164). Відомо близько 2500 видів, в Україні — один вид.

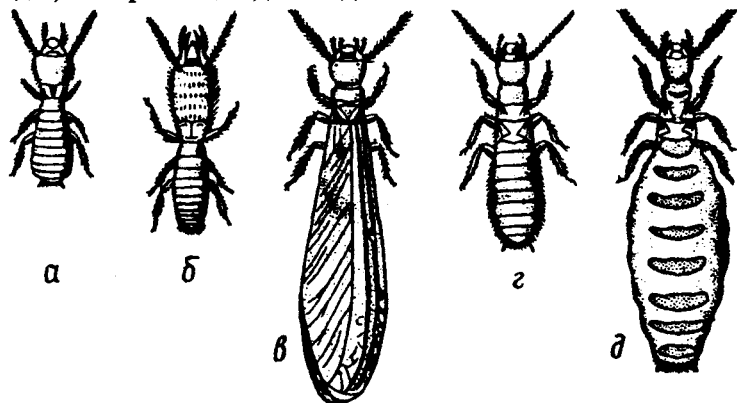


Рис. 164. Терміти: різні касті *Reticulitermes lucitugus*:

а — робітник; б — солдат; в — крилата статева особина; г — самці, що скинули крила після парування; д — самки під час відкладання яєць

Довжина тіла — від кількох міліметрів до 2—3 см. Ротові органи гризучі, очі невеликі, добре розвинені лише в статевих особин, у нестатевих часто відсутні. Груди плоскі. Дві пари видовжених приблизно однакових перетинчастих крил із поздовжнім жилкуванням розвинені лише в статевих особин. Черевце з 10 сегментами. Перетворення неповне.

Терміти — суспільні комахи. У сім'ї є пара статевих особин («цариця» та «цар») і від кількох сотень до кількох мільйонів нестатевих особин — нездатних до розмноження безкрилих самців і самиць, котрі, як правило, поділені на касті: робітники, солдати тощо. Молоді крилаті статеві особини вирушають у шлюбний політ, після нього гуртуються попарно, скидають крила й засновують нові колонії. Терміти будують гнізда в ґрунті, гнилій деревині, кроні дерев. Збудовані з глини термітніки в тропічних місцевостях досягають висоти 5 м і більше. У пустелях, навпаки, гнізда термітів сягають углиб землі на 12—15 м.

Багато видів термітів живиться тваринними та рослинними рештками. Деякі розводять у гніздах спеціальні види грибів, плодовими тілами яких живляться. Найбільш спеціалізовані види живляться деревиною (целюлозою). В їхньому кишечнику мешкають джгутикові ряду *Hypermastigida*, які виділяють фермент целюлазу. Цей фермент розкладає клітковину. Самі терміти його не виробляють. Крім того, в

багатьох видів знайдено симбіотичні азотфіксуючі бактерії — додаткове джерело білків. Самостійно живляться лише робочі особини, вони ж годують виділеннями слинних залоз статеві особини, солдатів та німф молодших стадій.

Терміти — тропічні й субтропічні мешканці. Лише деякі види заходять у зони помірнього клімату. У степовій зоні України відомий середземноморський терміт *Reticulitermes lucifugus*, який може руйнувати дерев'яні споруди, знищувати книги тощо. Описано випадок, коли в Південній Африці терміти дощенту зруйнували ціле місто з дерев'яних будівель. У природі терміти відіграють важливу роль у ґрунтоутворенні.

Ряд Прямокрилі (*Orthoptera*). До цього ряду належать понад 20 тис. видів, із них в Україні — близько 200.

Прямокрилі мають гризучі ротові органи, дві пари крил, із яких передні — шкірясті, вузькі й прямі (звідки назва ряду) — виконують функцію надкрил, а задні — широкі, перетинчасті, у спокійному стані віялоподібно складені під надкрилами (рис. 165). Задні ноги стрибальні, черевце десятичленикове, перетворення неповне.

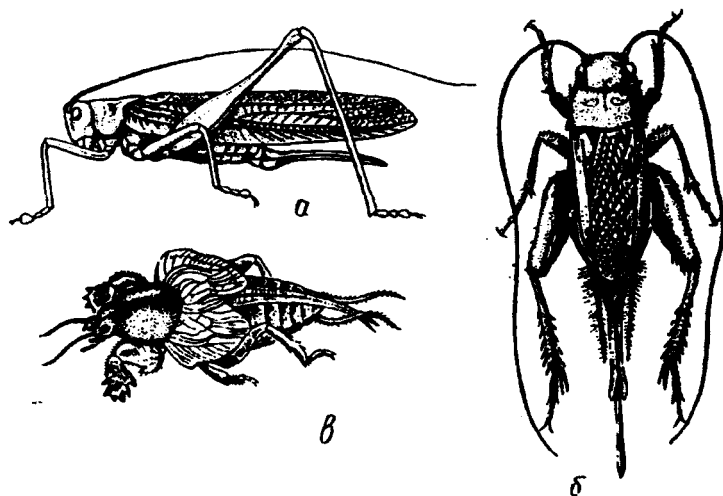


Рис. 165. Прямокрилі:

а - зелений коник (*Tettigonia viridissima*); б - степовий цвиркун (*Gryllus desertus*); в - вошчок, або капустянка (*Gryllotalpa gryllotalpa*)

Специфічна особливість прямокрилих — здатність до утворення та сприймання звуків. Звукові сигнали мають специфічну для певного виду частоту й амплітуду коливань. У коників звуковий апарат розташований на надкрилах: це система зазубрених жилок, які труться одна об одну; органи слуху містяться на гомілках передніх ніг. У сарани звуки

утворюються внаслідок тертя зубчиків задніх ніг по жилках надкрил, а органи слуху розташовані з боків I грудного сегмента.

До підряду Довговусі (*Dolichocera*) належать коники, цвіркуні та вовчки. Вони відрізняються джгутоподібними антенами, що перевищують довжину тіла; органи слуху розташовані на гомілках передніх ніг. У самиць є видовжений ножеподібний яйцеклад. Найбільш поширений в Україні зелений коник (*Tettigonia viridissima*) досягає довжини 4 см. Він живе в заростях трави (луки, узлісся тощо), полюючи на комах (гусінь метеликів, двокрилі), однак може живитися й зеленими частинами рослин. Яйця самиця за допомогою яйцекладу відкладає в ґрунт.

Хижий коник степова дибка (*Saga pedo*) досягає довжини 8 см. Крила в неї редуковані. Дибка підстерігає здобич і захоплює її хапальними передніми ногами. Самці трапляються дуже рідко; в основному цей вид розмножується партеногенетично. Це степовий вид; у зв'язку з тим, що степи практично всі розорано, його чисельність різко зменшується. Занесений до Червоної Книги України.

Домовий цвіркун (*Acheta domestica*) живе в будівлях. Він веде нічний спосіб життя, поїдає покидьки рослинного походження. Багато інших видів цвіркунів живуть у нірках на луках, в степах тощо.

Капустянка, або вовчок (*Gryllotalpa gryllotalpa*), завдовжки 5 см населяє вологі ґрунти. Передні ноги в неї копальні. Живиться як тваринною їжею, так і рослинною. Досить небезпечний шкідник городніх культур, в яких руйнує коріння та підземні пагони.

Підряд Коротковусі (*Brachycera*) вирізняється короткими антенами, що не перевищують половини довжини тіла; органи слуху розташовані на черевці, а яйцеклад укорочений. Самиці відкладають яйця в землю, оточуючи їх спеціальною піною; остання застигає, цементуючи навколишні частинки ґрунту; такий утвір зветься *кубушкою* (*ворочком*).

Азіатська сарана (*Locusta migratoria*) розмножується в плавнях річок (в Україну залітає з гирла Кубані). У роки масових розмножень німфи гуртуються в зграї (*куліги*) й у пошуках їжі (трав'янисті частини різних рослин) переходять на досить великі відстані. Після окрилення зграї імаго, що налічують мільярди особин і мають сумарну масу, що становить сотні тисяч тонн, перелітають на кілька сотень кілометрів, виїдаючи на своєму шляху всю рослинність. У періоди між масовими розмноженнями окремі особини в зграї не збираються. Стадна й поодинокі форми сарани різняться морфологічно, фізіологічно та поведінкою.

Крім азіатської, відомо ще багато видів сарани на всіх континентах світу. Збитки від неї обчислюються в десятки мільярдів доларів щорічно.

До сарани близькі за будовою кобилки, яких є багато видів. Проте, на відміну від сарани, вони ніколи не утворюють зграй.

Ряд Воші (Anoplura). Сюди належить близько 200 видів безкрилих ектопаразитів ссавців завдовжки 0,4—6 мм. Ротові органи колючосисні, складні очі відсутні; у частини видів є два прості вічка; вусики вкорочені (рис. 166). Усі сегменти грудей злиті між собою; крил немає; ноги міцні, на кінцях із кігтями, які можуть складатись у вигляді складаного ножа (це пристосування для прикріплення до волосся). Тіло сплюснене у спино-черевному напрямку. Перетворення неповне.

Кожен вид воші може жити на тілі одного або кількох видів хазяїв. Відомі свиняча, бичача та інші воші сільськогосподарських тварин. На людині паразитують пшошиця, або лобкова воша (*Phthirus pubis*), яка не переносить збудників захворювань, та людська воша (*Pediculus humanus*), що утворює два підвиди — головну та одяжну. Цей вид — переносник таких небезпечних захворювань, як висипний та поворотний тифи. Збудники цих хвороб містяться у внутрішніх органах та екскрементах вошей; у слинних залозах їх немає, тому при укусі воша не здатна заразити людину. При розчісуванні місць укусів і розчавленні вошей на тілі людина втирає збудників разом із їх рештками чи фекаліями в пошкоджений епідерміс.

Ряд Рівнокрилі (Homoptera). До цього ряду належить понад 30 тис. видів. Усі вони живляться соком рослин і мають колючосисний ротовий апарат. Є дві пари однакових за жилкуванням перетинчастих крил, причому задні крила менші, ніж передні, інколи зовсім відсутні (рис. 167). У червців та деяких поколінь попелиць крил взагалі немає. Перетворення неповне. У більшості розміри тіла коливаються від 0,1 до кількох міліметрів, і тільки деякі цикади досягають 6—8 см.

Фауну багатьох груп рівнокрилих України вивчено недостатньо; вважають, що на території нашої країни живе не менше ніж 2—3 тис. видів цього ряду.

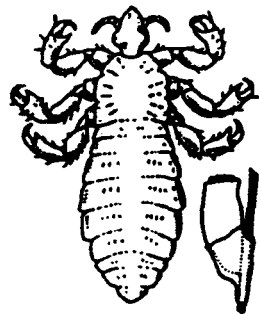


Рис. 166. Воші (одяжна воша *Pediculus humanus humanus*):

а — доросла комаха; б — ліце (гнізда)

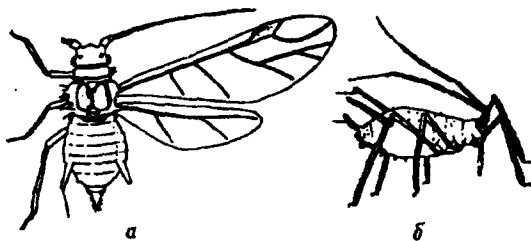


Рис. 167. Будова крилатої (а) та безкрилої (б) самиць попелиці

Система ряду досить складна; він складається з кількох підрядів, з яких розглянемо лише найважливіші.

До підряду Цикадові (*Cicadinea*, або *Auchenorrhyncha*) належать комахи різних розмірів із добре розвиненими крилами, причому передня пара щільніша, ніж задня (рис. 168).

Самці багатьох видів здатні до цвірчання. Німфи мають копальні передні ноги, живуть у ґрунті, де ссуть соки з коріння, або на наземних частинах рослин. Серед них відомі деякі шкідники культурних рослин і переносники вірусів сільськогосподарських культур.

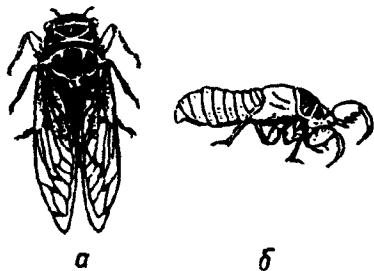


Рис. 168. Рівнокрилі:

а — звичайна цикада (*Lyristes plebeja*); б — її личинка

У Криму та південній частині степів України живуть кілька видів співочих цикад, що досягають довжини 5 см (*Lyristes plebeja*). Цикл розвитку цикад триває досить довго: у *L. plebeja* — 4 роки, а у північноамериканської періодичної цикади *Cicada septendecim* — аж 17 років!

До Листоблішок (*Psylloidea*) належать дрібні комахи, зовні подібні до цикад, як правило, із стрибальними ногами. Яблунева медвяниця (*Psylla mali*) висисає навесні соки з бруньок яблунь, що призводить до засихання останніх. Як і попелиці, утворюють падь (див. нижче).

До Попелиць (*Aphidodea*) належать дрібні крилаті або безкрилі комахи з дуже ніжними покривами (див. рис. 167). У попелиць дуже складні цикли розмноження: влітку існують партеногенетичні покоління, восени статеве розмноження. Запліднені яйця, вкриті товстою оболонкою, зимують.

Попелиці смочуть соки з надземних і підземних частин рослин. Їхні покриви дуже тонкі, і вони випаровують багато води. Тому вони ссуть багато соків, і частина цукрів, не

засвоюючись, виділяється з екскрементами. Такі солодкі виділення зуться «*падь*». Ними живиться багато інших комах, у тому числі мурашки, які захищають попелиць від ворогів (приклад мутуалізму).

Багато видів попелиць — дуже серйозні шкідники. Так, завезена з Америки коренева попелиця винограду, або філоксера (*Viteus vitifolii*) призводить до масової загибелі виноградної лози. Відомі шкідники плодових культур — американська кров'яна попелиця та зелена яблунева попелиця; шкідник буряків — чорна бурякова попелиця та ін.

Багато видів попелиць виділяють специфічні речовини, які спричиняють патологічне розростання тканин рослин навколо тіла комах — *гали*.

До підряду Кокциди (*Coccidea*) належать дві групи — червці та щитівки. Це дрібні комахи з різким статевим диморфізмом (рис. 169). Тіло самиць, як правило, вкрите восковими захисними виділеннями у формі лусочок або щитків.

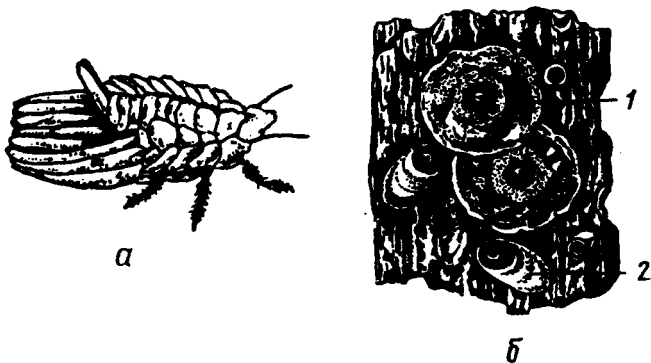


Рис. 169. Кокциди:

a — кропивний червець *Oothoezia urticae*; *b* — колонія каліфорнійської щитівки *Diaspidiotus perniciosus* на корі дерева; 1 — самиця; 2 — самець

Із яєць виходять рухливі шестиногі німфи першої стадії, які швидко пересуваються; у них добре розвинені антени й прості вічка («бродяжки»). Вони здатні пасивно переноситися вітром на великі віддалі, виконуючи розселювальну функцію. Врешті-решт вони прикріплюються хоботком до рослин і линяють. Німфи самиць поступово втрачають органи чуття й кінцівки, вкриваються воском; дорослі самиці в більшості випадків червоподібні, нездатні пересуватися. Німфи самців зберігають кінцівки. Остання німфальна стадія міститься всередині воскового кокона, де втрачає кінцівки та ротові органи, стає нерухомою. Така нерухома фаза подібна

до лялечки *Holometabola*. У неї знову утворюються кінцівки й пара крил, однак ротові органи відсутні. Самець живе кілька днів, знаходить самицю, запліднює її й гине. Яйця розвиваються під захистом щитка самиці.

Дуже небезпечного шкідника плодових культур — каліфорнійську щитівку (*Diaspidiotus perniciosus*) східноазійського походження — знайдено на півдні України.

Захисні речовини деяких видів кокцид становлять цінну промислову сировину. Ряд тропічних видів, наприклад *Taschardia lassa*, виділяють лакоподібну речовину шеллак, яку використовують для ізоляції тоненьких проводів. З багатьох видів видобувають червону фарбу кармін, що застосовується в харчовій і текстильній промисловості; в Україні цю речовину виділяє польська кошеніль (*Margarodes polonicus*). З виду *Eucisegus rela* в Китаї та Японії добувають лак для покриття художніх виробів.

Ряд **Напівжорсткокрилі, або Клопи (Hemiptera)**. Ряд налічує понад 30 тис. видів, в Україні — понад 800 видів.

Ротові органи колкозосисні, вусики три-п'ятичленикові, передні крила в основній частині шкірясті, поблизу верхівки перетинчасті, задні — перетинчасті, складені під передніми, у частини видів редуковані (рис. 170). Є пара грудних пахучих

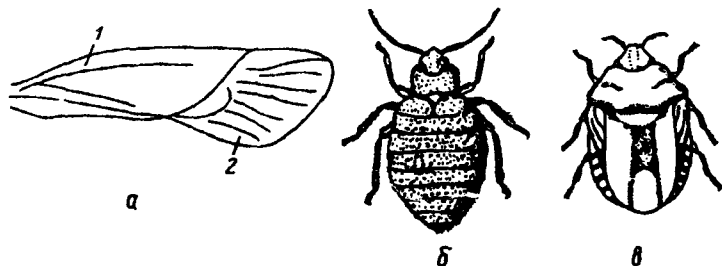


Рис. 170. Напівжорсткокрилі:

а — переднє крило клопа-циглиця; б — постільний клоп *Cimex lectularius* (б); в — шкідлива черепашка *Eurygaster integriceps*. 1, 2 — тверда та м'яка частини крила

залоз, що виділяють відлякувальну речовину, основу якої становить циміцинова кислота; у водяних та деяких хижих форм ці залози редуковані. Розвиток із неповним перетворенням. Кількість німфальних стадій — 4—5.

Життєві форми напівжорсткокрилих дуже різноманітні. Є багато рослиноїдних форм, що висмоктують соки з рослин. Особливо небезпечні шкідники зернових — клопи-черепашки (шкідлива черепашка — *Eurygaster integriceps*, маврська черепашка — *E. mauga*, австрійська черепашка — *E. austriacus*). У них розвинене позакишкове травлення: впорскуючи слину в зернівки, вони розчинюють ендосперм і роблять зерно непридатним до вживання.

Хижі клопи (родина Reduviidae та інші) полюють на комах, у тому числі на шкідливих. Деякі з них перейшли до кровосання на теплокровних тваринах, у тому числі й людині (*Rhodnius*, *Triatoma*). У Тропічній Америці вони є специфічними переносниками важкого захворювання (хвороба Чагаса), яку спричинює *Trypanosoma cruzi*. У житлових приміщеннях всевітньо поширений кровосисний вид — клоп постільний, або блощиця ліжкова (*Cimex lectularius*), який живиться вночі.

Багато клопів перейшли до життя в прісних водоймах. Це переважно хижаки, що дихають атмосферним повітрям. Багато з них, наприклад гладун — *Notonecta glauca*, мають плавальні задні ноги й полюють у товщі води. Цікаво, що подібні клопи з хапальними передніми кінцівками з родини Belostomatidae в тропіках досягають довжини 10 см. Інші водяні клопи набули захисної форми тіла: листоподібної — водяний скорпіон (*Nepa cinerea*), або паличкоподібної — ранафра (*Ranatra linearis*). На кінці черевця у них є довга дихальна трубка, за допомогою якої вони набирають атмосферне повітря під надкрыла. Передні ноги у них хапальні; це підстерігаючі хижаки. На поверхневій плівці води бігають на чотирьох видовжених кінцівках водомірки; передні ноги в них укорочені, хапальні. Деякі види водомірок живуть на просторах морів та океанів.

Ряд Бабки (*Odonata*) об'єднує близько 3000 сучасних видів дуже спеціалізованих хижаків. В Україні відомо близько 100 видів.

Імаго мають дуже видовжене тіло, гризучі ротові органи, дві пари перетинчастих крил, великі фасеткові очі (рис. 171).



Рис. 171. Бабки:

а — короносло *Aeschna*; б — його личинка

Антени коротенькі. На гомілках і стегнах є шипи, за допомогою яких утримується здобич. Груди з дуже розвиненими плевритами, а тергіти й стерніти невеликі. Це пояснюється тим, що дорзовентральні та поздовжні м'язи у них частково редуковані. Політ здійснюється за допомогою плевральних м'язів, які кріпляться до основи кожного із крил. Отже, кожне крило рухається самостійно (чотиримоторний політ), що забезпечує високу маневровість польоту. Такий механізм літального апарата відомий лише в бабок.

Для цього ряду характерна також унікальна особливість будови статевих органів самців: крім статевого отвору на кінці черевця, є копулятивний апарат, розташований на II сегменті, де знаходиться сперматофор. При копуляції самець у польоті вкладає сперматофор у статевий отвір самиці.

Імаго полюють на льоту на різних комах, яких можуть подолати. Яйця самиці відкладають у прісні водойми.

Перетворення неповне. Водяні німфи зветься *наядами*. Вони також хижакі, захоплюють здобич видовженою нижньою губою («маска»). Органи дихання в них — трахейні зябра, які або у вигляді трьох листочків розміщуються на кінці черевця, або містяться в задній кишці. В останньому випадку наяда регулярно набирає і з силою виштовхує воду з кишки для вентиляції; крім того, таким чином вона може рухатися реактивним способом.

В Україні живуть порівняно невеликі за розмірами лютки (*Lestes*), стрілки (*Coenagrion*) та красуні (*Calopteryx*), які в спокої складають крила вздовж тіла, та великі яскраво забарвлені бабки (*Cordulia*), коромисла (*Aeschna*) тощо, в яких крила спрямовані в сторони і не складаються. Частина видів занесено до Червоної Книги України.

Сучасні бабки не перевищують 120 мм завдовжки та 200 мм у розмаху крил. Високі бабки відомі, починаючи з карбону; серед них траплялися велетенські форми з розмахом крил до 70 см. Цікаво, що німфи палеозойських бабок були наземними тваринами, й лише на початку мезозойської ери опанували прісні водойми.

Для всіх рядів, розглянутих нижче, характерний розвиток із повним перетворенням.

Ряд **Жорсткокрилі, або Жуки (*Coleoptera*)**, налічує понад 300 тис. сучасних видів. У фауні України кількість видів жуків досі остаточно не визначено. Вважають, що їх налічується не менше ніж 12—15 тис. видів.

Розміри коливаються в широких межах — від 0,3 мм у жуків-пірчастокрилок до 150 мм у геркулеса.

Ротові органи гризучого типу. Передня пара крил перетворена на жорсткі надкрила (рис. 172), що прикривають другу пару перетинчастих крил, яка власне і є органом польоту. У частини видів, які живуть на поверхні ґрунту (туруни, чорнотілки тощо), друга пара крил редукується, й вони до польоту не здатні. Ноги жуків, як правило, видовжені, бігальні; у водяних видів — плавальні (плавунець), у ґрунтових — копальні (гнойовики), у деяких — стрибальні (листоблішки) або прикріпні (самці плавунців) тощо.

Личинки, як правило, з більш-менш розвиненими грудними ногами, рідше — червоподібні. Розвиток від яйця до імаго триває від кількох місяців до 3—5 років. На фазі ли-

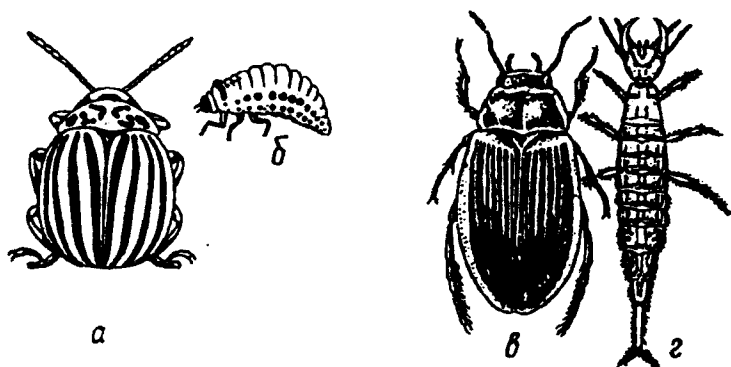


Рис. 172. Жуки:

а — колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*); б — його личинка; в — плавунець (*Dytiscus marginatus*); г — його личинка

чинки нагромаджується основна маса поживних речовин, хоча імаго в основному також живляться.

Серед жуків відомі різноманітні життєві форми. Багато видів живиться гнилою деревиною (личинки златок, вусачів та ін.); пошкоджує різні шари кори живих дерев (короїди) або вживає зелені частини рослин (листоїди, до яких належить колорадський жук *Leptinotarsa decemlineata* — відомий шкідник картоплі, хлібні жуки-кузьки, довгоносики, травневий хрущ *Melolontha melolontha* та інші), живляться корінням (личинки коваліків і чорнотілок). Велика група жуків вживає в їжу гній (гнойовики) або живиться трупами (трупіди). Є багато хижаків, які вживають у їжу різноманітних безхребетних (турунів, сонечок тощо).

Паразитичні форми серед жуків трапляються досить рідко: личинки жуків-майок та шпанок паразитують у гніздах одиночних бджіл, кубушках (ворочках) саранових тощо.

Досить багато жуків живуть і розвиваються в прісних водоймах. Це хижі плавунці (*Dytiscidae*), які досягають довжини 30–40 мм і полоюють у товщі води, й невеличкі вертячки (*Gyrinidae*), що кружляють по поверхні води, пірнаючи за здобиччю. Личинки цих жуків також хижі; їхні верхні щелепи видозмінені на гачки, всередині яких проходять канали. Через канали слина з ферментами потрапляє в тіло жертви; через них же личинка всисає розріджену їжу. Жуки-водолуби (*Hydrophilidae*) також переважно мешканці водойм, імаго здебільшого рослиноїдні, личинки — хижі. На півдні України живе чорний водолуб (*Hydrous piceus*), довжина якого досягає 50 мм.

Ряд жуків занесено до Червоної Книги України, зокрема, найбільший вид нашої фауни — жук-олень (*Lucanus cervus*), самці якого разом із верхніми щелепами сягають 75 мм завдовжки. Личинки цього жука розвиваються в гниючій деревині близько 5 років, вони сягають 140 мм завдовжки.

Ряд Сітчастокриллі (*Neuroptera*). Відомо близько 5000 сучасних видів, в основному це тропічні та субтропічні форми. В Україні мешкає 70—80 видів.

Цей ряд об'єднує комах із гризучими ротовими органами й двома парами сітчастих крил (рис. 173).

Імаго найактивніші в присмеркову пору, живляться пилюком і нектаром рослин або є хижакками. Личинки — хижі; подібно до павуків упорскують у жертву травні соки, а потім висисають її через канали загострених верхніх щелеп.

Личинки належать до кількох життєвих форм. Одні з них відкрито повзають у скупченнях жертв (наприклад, личинки золотоочок *Chrysopidae* серед попелиць), інші будують ловецькі воронки в ґрунті, причому хижак ховається на дні

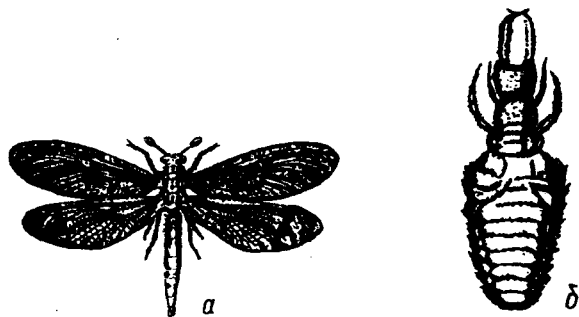


Рис. 173. Сітчастокриллі:

а — мурашиний лев *Totatereus* sp., б — його личинка

такої ямки й живиться комахами, що потрапляють до неї (мурашині леви — *Mutheleonidae* та ін.).

Личинки проходять три стадії; при заляльковуванні вони виділяють з анального отвору шовкоподібні нитки — продукт секретії мальпігієвих судин, які утворюють кокон.

Рідкісний вид із яскраво забарвленими крилами, поширений у Криму — *Ascalaphus macaronicus*, занесено до Червоної Книги України. Деякі види застосовуються в біологічній боротьбі з різними видами попелиць (золотоочки), в тому числі з філоксерою (*Osmylora*).

Ряд Волохокрильці (*Trichoptera*) об'єднує понад 3000 видів



Рис. 174. Волохокрильці:

а — *Phryganea striata*; б — личинка *Limnophilus* у чохлаку

комах середніх розмірів (0,5–4 см). В Україні відомо близько 200 видів; фауну волохокрильців нашої країни вивчено ще недостатньо.

Зовні імаго нагадують метеликів (рис. 174). На голові розташовані видовжені ниткоподібні вусики, фасеткові очі та три прості вічка. Верхні щелепи відсутні. Є коротенький хоботок, за допомогою якого імаго п'ють воду, однак не живляться. Дві пари перетинчастих крил укріті густими волосинками.

Самиці відкладають у прісні водойми купки яєць, оточені драглистою речовиною.

Личинки мають пару простих вічок, гризучий ротовий апарат, три пари грудних та одну пару несправжніх черевних ніг; на черевці часто є зяброві вирости. Личинка за допомогою видозмінених слинних залоз будує захисний чохлак із павутини, який оточує все тіло. Голова й груди при русі можуть висовуватися з чохлака, який згодом укривається твердими частинками — піщинками (*Apatania* та інші), відгризеними личинкою частками водних рослин (*Phryganea*) тощо. Личинки волохокрильців родини Нудгроспсихіде будують не чохлаки, а ловецькі тенета в підводних заростях, у які потрапляють дрібні водяні тварини. Деякі личинки, що не мають чохлаків, прикріплюються до субстрату шовковою ниткою.

Личинки волохокрильців — хижаки, які живляться личинками комах, дрібними ракоподібними тощо і, в свою чергу, є гарним кормом для риб, наприклад форелі.

Ряд **Метелики**, або **Лускокрилі** (*Lepidoptera*). Це один із найбагатших видами (понад 150 тис.) таксонів, що об'єднує комах різноманітних розмірів — від 3 до 300 мм у розмаху крил. У фауні України налічується 6—8 тис. видів метеликів.

Ротові органи імаго перетворені на сисний хоботок, утворений в основному видовженими максиллами. Дві пари перетинчастих крил укриті кутикулярними лусочками різноманітної форми (рис. 175). Лусочки бувають пігментовані чи



Рис. 175. Метелики: шовковичний шовкопряд (*Bombyx mori*):

а - самець; б - самця; в - гусінь; з - лялечка; д - кокон

безбарвні; в останніх відбувається дисперсія світла, чим пояснюється переливчате (оптичне) забарвлення крил багатьох видів. У самців деяких видів є спеціальні лусочки (*андроконії*), які виділяють пахучі речовини. Це статеві феромони для приваблення самоць.

Імаго живляться переважно нектаром квітів і є гарними запилювачами; у частини видів метелики не живляться зовсім, наприклад у шовковичного шовкопряда.

Личинки (гусінь) мають гризучі ротові органи, три пари грудних ніжок та дві—п'ять пар непочленованих несправжніх черевних ніжок, на кінцях яких є численні кутикулярні гачечки. Слинні залози виділяють шовк. За допомогою шовку гусінь може згортати листки в трубку, будувати павутинні гнізда, спускатися з гілки на гілку тощо. З павутини гусінь частини видів будує кокон, усередині якого заляльковується.

Більшість видів у личинковому стані — фітофаги. Деякі живуть у ґрунті, живлячись корінням; найбільше шкодить

озима совка *Scotia segetum*. У багатьох видів гусінь веде відкритий спосіб життя на кормових рослинах, наприклад шкідники хрестоцвітних — капустяна совка (*Barathra brassicae*), капустяний білан (*Pieris brassicae*). Багато видів шкодять плодовим садам та лісам; гусінь таких шкідників живе, як правило, групами в павутинних гніздах (плодові молі *Hypomeuta*, шовкопряд-недопарка *Lymantria dispar* та інші) або всередині згорнутих у трубку листків — частина видів родини листокрутів (*Tortricidae*).

Гусінь деяких видів у пошуках поживи переповзає на значні відстані, рухаючись у колоні правильними рядами, наприклад дубовий похідний шовкопряд (*Thaumetopoea processionea*), який часто трапляється в Карпатському регіоні.

Частина видів фітофагів живе всередині поживного субстрату. Так, гусінь яблуневої плодожерки (*Laspeyresia pomonella*) живе всередині яблук, де видає насіння й робить ходи в м'якоті. У деревині утворює ходи гусінь деяких видів, наприклад червиці вербової (*Cossus cossus*); цікаво, що вона має неприємний запах метилового спирту.

Мінери — це гусінь, що вигризає в хлорофілоносному шарі листків ходи різної форми, наприклад бузкова міль (*Caloptilia syringella*) та ін.

Гусінь деяких видів живе у водному середовищі. Так, болотяна вогнівка (*Nymphula nymphaeata*) у личинковому стані живиться листям латаття та інших водяних рослин. Вона утворює чохлик із рослинних решток, заповнений повітрям, який носить на собі подібно до личинок волохокрильців. Інший вид, *Pararonyx stratiotata*, що живе на рдестях та інших макрофітах, у личинковому стані дихає за допомогою розгалужених трахейних зябер.

Гусінь деяких видів живиться шерстю (одежна міль — *Tineola biselliella*), воском у вуликах (вошинна вогнівка — *Galleria mellonella*) та деякими іншими речовинами тваринного походження. Деякі види в личинковому стані ведуть хижий або навіть паразитичний спосіб життя.

Понад 5 тис. років людина розводить шовковичного шовкопряда *Bombyx mori*, батьківщина якого — Гімалаї; звідти його завезли до Китаю, де почало розвиватися шовківництво. Тепер цей вид культивують в усьому світі; в дикому стані нині він не існує. Кормовою рослиною є шовковиця; гусінь вигодовують у спеціальних приміщеннях. Одна гусінь при заляльковуванні утворює шовкову нитку завдовжки близько 2 км. Шовк широко застосовують у текстильній промисловості, при виробництві парашутів, дирижаблів, у хірургії для зашивання ран тощо.

Метелики більшості видів не завдають шкоди; деяких застосовують для біологічної боротьби з амброзією, кактусом-опунцією в Австралії тощо. Багато видів, особливо деякі групи булавовусих метеликів, що вирізняються гарним забарвленням, мають естетичне та комерційне значення й охороняються законом у різних країнах. До Червоної Книги України занесено кілька десятків метеликів, наприклад, аполон (*Parnassius apollo*), що живе в горах Криму, махаон (*Papilio machaon*) та ін.

Еволюція лускокрилих тісно пов'язана з квітковими рослинами: імаго — споживачі пилку й запилювачі, гусінь більшості видів — первинні консументи покритонасінних.

Ряд **Двокрилі (Diptera)** об'єднує комах різноманітних розмірів (0,1–70 мм) і налічує понад 100 тис. видів. В Україні відомо понад 4000 видів двокрилих; це число не перевищує 50 % їх реальної кількості.

Імаго мають добре розвинені фасеткові очі та одне-три прості вічка, колючосисні або лижучі ротові органи. Сегменти грудей повністю злиті, передня пара крил перетинчаста, задня — редукована й видозмінена на булавоподібні дзижчальця — органи рівноваги (рис. 176).

Личинки двокрилих безногі; у личинок вищих двокрилих (мухи) голова цілком редукована, ротові органи перетворені на гачки, розвинене позакишкове травлення; у нижчих двокрилих (комарі) голова розвинена і є ротові органи гризучого типу (іноді видозмінені на фільтруючі).

Ряд поділяється на підряди Довговусі (*Nematocera*), в яких вусики багаточленникові, а личинки мають більш-менш розвинену головну капсулу (мошки, москити, комарі тощо), та Коротковусі (*Brachycera*) з тричленковими вусиками та безголовими личинками (мухи, гедзі, оводи та ін.). У більшості коротковусих личинка перетворюється на лялечку всередині своєї шкірки; остання утворює додаткову захисну оболонку — пупарій.

Середовища існування імаго та личинок різні, й трофічні зв'язки цих фаз розвивалися по-різному. Личинки багатьох довговусих (мошки — *Simuliidae*, кровосисні комарі — *Culicidae*, комарі-дзвінці — *Chironomidae*) населяють прісні водойми, де живляться як фільтратори або детритофаги, рідше як хижаки (*Corethra*, родина *Chaoboridae*). У водоймах живуть і личинки деяких мух, наприклад *Eristalis*: вони мають на задньому кінці телескопічну трубку з дихальцями, за допомогою яких дихають атмосферним повітрям. Усі ці форми, особливо личинки некровосисних комарів з родини *Chirono-*

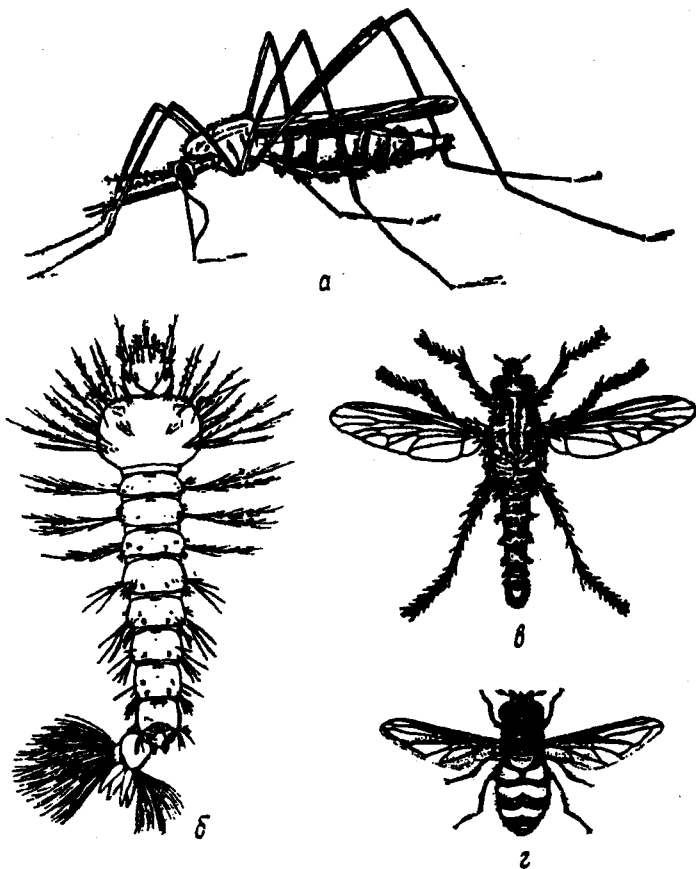


Рис. 176. Двокрилі:

а — самця малярійного комара *Anopheles maculipennis* під час кровосання; б — його личинка; в — ктир *Phlebotomus*; г — дзюрчалка *Musca*

tidae, відомі під назвою «мотиль» — важливий компонент живлення риб.

Велика екологічна група двокрилих, переважно коротковусих, у личинковому стані живиться рослинними й тваринними рештками, відіграючи надзвичайно велику роль у збагаченні ґрунту гумусом. Частина з них, переважно родини справжніх мух (*Muscidae*: кімнатна муха — *Musca domestica*), зелених (*Lucilia*) та синіх (*Calliphora*) падальних мух (*Calliphoridae*), а також сірих падальних мух (*Sarcophagidae*) освоїла маси гнилої органіки (смітники, відкриті вбиральні тощо) у місцях проживання людини і є важливим компонентом синантропних комплексів комах.

Рослиноїдні личинки двокрилих ведуть переважно прихований спосіб життя в галах (комарі-галиці — *Cecidomyidae* тощо), як мінери (частина видів злакових мух — *Chloropidae*) або всередині стебел, суцвіть чи плодів (наприклад, личинка шведської мухи — *Oscinella frit* — пошкоджує зачатки колосків чи зернівки пшениці, жита й інших злакових).

Не менш поширене серед личинок *Diptera* й хижацтво. Личинки одних видів, наприклад гедзів (*Tabanidae*) або ктирів (*Asilidae*), живуть у ґрунті та підстилці, де полюють на різних безхребетних; інших — у трупах, де споживають переважно личинок комах. Цікаво, що види роду *Orphya* використовують для боротьби з синантропними личинками інших двокрилих. Личинки багатьох видів родин сріблянок (*Chamaemyiidae*) та сирфід (*Syrphidae*) — спеціалізовані хижаки попелиць, червеців та інших дрібних рівнокрилих, також застосовують у біометоді.

Дуже поширене серед личинок двокрилих явище паразитизму, наприклад, личинки мух-тахін (*Tachinidae*) — паразити інших комах, у тому числі й шкідливих. Під шкірою, у носоглотці, шлунку та кишечнику різних свійських тварин паразитують личинки оводів, завдаючи шкоди тваринництву. Личинки мухи Вольфарта (*Wohlfahrtia magnifica*) на півдні України дуже шкодять вівчарству. Вони розвиваються в ранах, попрілостях тощо, роз'їдаючи м'язи до кісток. Відомі випадки ураження ними інших тварин і людини.

Імаго двокрилих живляться переважно пилюком і нектаром квітів. Багато видів — гарні запилювачі. У самиць кровосисних довговусих та гедзів потреба в кровосанні виникає після запліднення. Кров їм необхідна для розвитку яєць. Самці цих груп комах кров'ю не живляться. У мух-жигалок (*Stomoxinae*) та це-це (*Glossina*) кров'ю живляться обидві статі. Комплекс кровосисних комах відомий під назвою «гну́с». Більшість із них — переносники багатьох небезпечних захворювань.

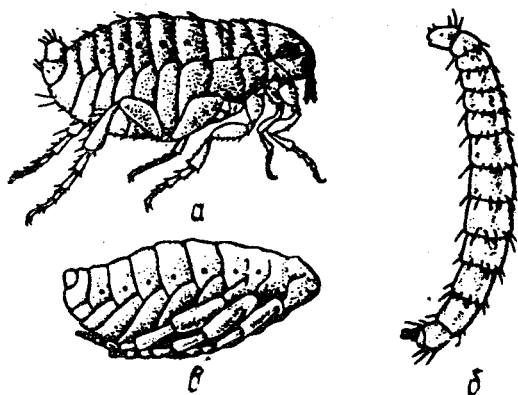
Деякі кровосисні двокрилі перейшли до ектопаразитизму, втративши крила, наприклад рунець овечий (*Melophagus ovinus*). Нарешті, імаго оводів зовсім не живляться. Вони живуть недовгий час за рахунок запасів жирового тіла й гинуть після яйцекладки.

Деяких двокрилих, наприклад велетенського ктира (*Satanas gigas*), що сягає довжини 5 см, занесено до Червоної Книги України.

Ряд Блохи (Aphaniptera) об'єднує понад 2000 сучасних видів безкрилих кровосисних або паразитичних комах. В Україні близько 60 видів бліх.

Рис. 177. Блохи:

а — людська блоха *Pulex irritans*;
б — її личинка; в — лялечка



Тіло бліх сплюснене з боків і має розміри 1–6 мм (рис. 177). На голові коротенькі вусики, пара простих вічок (часом відсутні), колючосисний ротовий апарат. Тіло пристосоване для швидкого пересування

в покривах ссавців чи птахів, ноги стрибальні. Імаго живляться лише кров'ю, видоспецифічні. Кров людини ссе людська блоха (*Pulex irritans*). Ряд видів бліх, зв'язаних з гризунами, є переносниками чуми. Личинки бліх червоподібні, живуть у щілинах підлоги, підстилки нір, гнізд тощо, живляться органічними рештками. Деякі види, переважно тропічні, паразитують у шкірі тварин і людини.

Ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera). До цього ряду належить близько 200 тис. видів, в Україні відомо близько 30 тис. Розміри тіла — від часток міліметра до 6 см.

Це комахи з двома парами перетинчастих крил, причому задні менші, ніж передні, й вирізняються жилкуванням. Ротові органи гризучолижучі чи гризучосисні, нижня губа перетворена на хоботок. Перетинчастокрилі поділяються на два підряди, що різко відрізняються один від одного: Сидячочереві та Стебельчасточереві.

Для сидячочеревих (Symphita) характерне те, що черевце має широку основу, якою прикріплюється до грудей (рис. 178, а). У личинок є гризучий ротовий апарат, грудні ніжки (рогохвости) або грудні та шість—вісім пар несправжніх черевних ніжок (пильщики). Личинки — фітофаги; у пильщиків (*Tenthredinidae*) вони пошкоджують зелені частини рослин (наприклад, сосновий пильщик — *Diprion pini*) і зветься несправжньою гусінню; у рогохвостів (*Siricoidea*) личинки живуть у деревині хвойних і квіткових рослин.

У стебельчасточеревих (Aprocrita) перший черевний сегмент злитий з грудьми, а другий — утворює стебельце, поза-

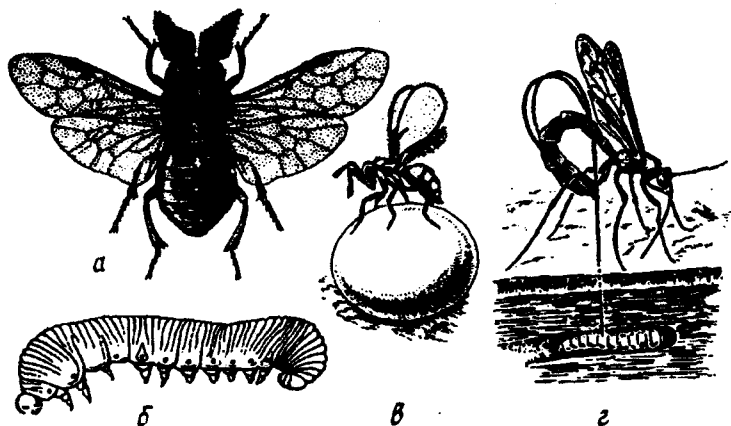


Рис. 178. Перетинчастокрилі:

a — сосновий пильщик *Diprion rini*; *b* — його личинка; *в* — *Trichogramma evanescens* на яйці метелика; *г* — *Thalessa lupator*, що відкладає яйця в личинку рогохвоста, шкідника деревних порід

ду якого міститься розширена частина черевця (рис. 178, *б*, 179). Личинки безногі. Для них характерне живлення за рахунок комах і павуків — хижацтво й паразитизм, інколи — вторинна фітофагія.

Під назвою «їздці» об'єднуються багато надродин і родин, личинки яких паразитують усередині різних фаз розвитку комах — від яєць до імаго (рис. 178, *в*). Серед них до паразитів яєць належать види роду *Trichogramma*, яких використовують для боротьби з яблуневою плодожеркою та іншими шкідливими метеликами. У гусені шовкопряда-недопарки паразитує *Aranteles julvipes*; у дорослих кров'яних попелиць — *Arhelinus mali*. Деякі їздці утворюють гали на рослинах (горіхотворки — *Cynipidae*). Наприклад, «чорнильні горішки» на листі дубів, з яких раніше виробляли чорне чорнило, утворені дубовою горіхотворкою (*Cynips quercusfolii*).

Серед *Aprocrita* виділяють групу жалоносних (*Aculeata*):

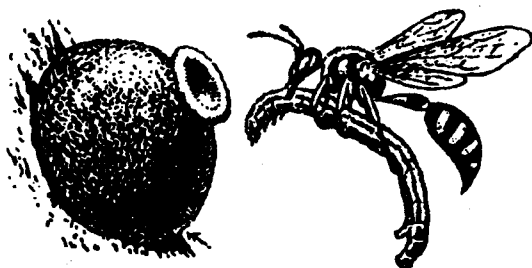


Рис. 179. Перетинчастокрилі: пільольна оса (*Eumenes*) несе здобич у гніздо-гличик

у самиць яйцеклад перетворений на жало, в яке відкриваються протоки отруйних залоз. До цієї групи належать оси, бджоли, мурашки.

Сфекоїдні оси (*Sphecidae*) паралізують уколом жала в нервові центри різних комах і павуків, переносять їх у спеціальні гнізда, де відкладають на здобич яйця. Гніздо оса зачиняє й маскує; личинки виходять із яєць і живляться цими своєрідними «живими консервами». Гнізда дуже різноманітні: переважно вони мають вигляд нірки, як у запасючих гусінь шкідливих совок амофіл (*Amorphila*), чи побудовані з глини у вигляді глечиків у дуплах дерев (рис. 179), на горіцях тощо, як у пелопеїв (*Sceliphron*), що полюють на павуків.

Серед інших поодиноких ос є й такі, що близькі за типом трофічних зв'язків до іздіців. Це, насамперед, оси-блискітки (*Chrysididae*) з надзвичайно красивим металево-блискучим забарвленням (зелені, сині, червоні тощо). Черевце у самиць складається лише з трьох сегментів, а решта утворюють довгий телескопічний яйцеклад із добре розвиненим жалом. Вони відкладають яйця в гнізда риючих ос, їхні личинки з'їдають як личинку хазяїна, так і її їжу — паралізованих членистоногих.

З інших родин ос, які ведуть у личинковому віці паразитичний спосіб життя, відзначимо сколій (*Scoliidae*). Самиці зустрічаються із самцями на квітучій рослинності, однак більшу частину життя проводять, риючись у багатому перегноєм ґрунті. Там вони жалять у черевний нервовий центр личинок великих жуків-носорогів (*Oryctes nasicornis*), паралізуючи їх. Відразу ж після цього самиця відкладає яйце, з якого виходить личинка, що поїдає паралізовану жертву. Є ще багато інших родин поодиноких ос.

Серед *Aculeata* є досить багато суспільних комах. Найвідоміша з них — медоносна бджола *Apis mellifera* (рис. 180). У складчастокрилих ос (*Vespidae*) самці, самиці та робочі особини зовні майже не відрізняються одне від одного. Свої гнізда вони будують із перетертих мандибулами і просякнутих слиною деревних волокон, виробляючи речовину, подібну до паперу. Імаго цих ос живляться нектаром та іншими цукристими речовинами, а личинок вигодовують пережованими комахами. Гніздо існує один рік; восени робочі особини та самці гинуть, зимують лише запліднені самиці, які навесні закладають нове гніздо. Найбільш поширений в Україні представник цієї родини шершень (*Vespa crabro*) сягає 3 см завдовжки. Ужалення шершня небезпечно для життя людини; поблизу пасік вони шкодять, убиваючи велику кількість робочих бджіл. У поселеннях людини *Vespidae* загалом корисні, бо винищують синантропних мух.

Усі представники родини мурашок (*Formicidae*), яких понад 10 тис. видів, є суспільними комахами. Робочі особини

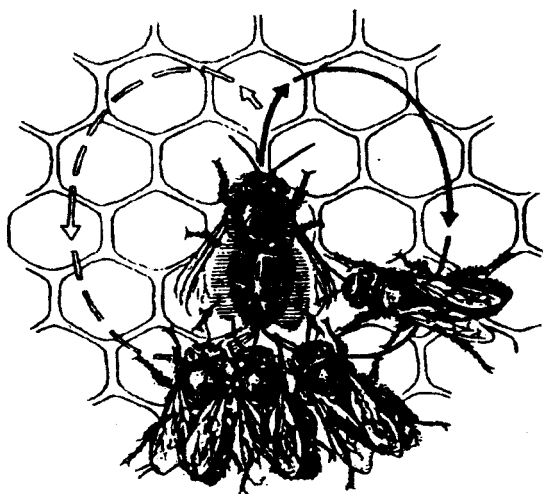


Рис. 180. Перетинчастокрилі: танець бджол-розвідниць *Apis mellifera* на сотах (стрілками показано напрямки руху)

завжди безкрилі, часто утворюють різні касты (рис. 181). Так, у поширеного в степах України виду *Messor clavicornis* є солдати з дуже великими щелепами та головою й менші за розмірами робітниці з нормальними щелепами. Гнізда мурашок розташовані в ґрунті або дуплах дерев. Вид *Oecophylla smaragdina*, який широко застосовується в Південно-Східній Азії для боротьби зі шкідниками садів, будує гнізда в листі дерев. Робітниці стягують краї листків один до одного й підносять до них личинок. Останні продукують за допомогою слинних залоз липкий секрет, яким листя й склеюється.

Більшість мурашок — хижак. В Україні поширена руда



Рис. 181. Перетинчастокрилі: руда лісова мурашка (*Formica rufa*) серед попелиць

лісова мурашка (*Formica rufa*); вона та близькі до неї види винищують велику кількість комах — шкідників лісу. У Південній Америці живуть похідні мурашки роду *Eciton*, одна сім'я яких налічує багато мільйонів особин. Вони не будують постійних гнізд і більшу частину життя проводять у походах, поїдаючи на своєму шляху не тільки безхребетних, а й дрібних хребетних: земноводних, плазунів, ссавців.

Значна частина видів мурашок — фітофаги. Мурашки-женці роду *Messor* збирають і запасують у гніздах зерна злаків. Тропічні мурашки-листогризи роду *Atta* заносять частини зелених листків до підземних камер, де на них вирощують особливі види грибів, якими й живляться.

Більшість мурашок вживають у їжу падь попелиць як джерело цукрів. Садова мурашка *Lasius niger* захищає й розповсюджує шкідливі види попелиць у садах і парках. Синантропний вид фараонова мурашка (*Monomorium pharaonis*) живе в оселях, де шкодить харчовим продуктам; його завезено з тропіків.

Унікальне явище соціального паразитизму відоме тільки серед мурашок. У степах та лісостепу України живе мурашка-амазонка (*Polyergus rufescens*). Запліднена самиця проникає в гніздо мурашки-раба *Formica fusca* і вбиває його матку, займаючи її місце. Мурашки-раби вирощують молодь рабовласників, здобувають їжу для всієї колонії й годують дорослих поліергусів, бо останні самотійно живитися не здатні. Коли кількість рабів зменшується, амазонки колонами вирушають у грабіжницькі походи на інші гнізда рабів, де захоплюють лялечок і приносять до себе в гніздо. Раби, що вийшли з лялечок, вважають гніздо амазонок за своє рідне й виконують усі роботи, піклуючись про молодь амазонок, побудову гнізда та здобування їжі.

* * *

Комахи відіграють надзвичайно важливу роль у наземних та прісноводних біоценозах завдяки своїй чисельності, біомасі та різноманітності живлення. Величезне значення комах у кругообігу речовин у природі. Комахи входять до складу різноманітних ланцюгів живлення. Серед них є споживачі будь-яких органічних субстратів рослинного й тваринного походження, чимало також хижаків і паразитів. У свою чергу, комахи є їжею для величезної кількості безхребетних і хребетних тварин.

Основна маса комах (близько 80 %) — фітофаги, що живляться зеленими рослинами або їхніми рештками. Це представники таких рядів, як прямокрилі, рівнокрилі, жуки, метелики, деякі перетинчастокрилі, багато двокрилих.

Комахи споживають усі вегетативні й генеративні органи рослин: листя, трав'янисті стебла й деревину, підземні частини, квіти, пилок, зав'язь, плоди та насіння.

Близько 10 % видів комах живляться опалим листям і хвоєю, гниючими плодами й деревною тирсою. Це представники рядів: таргани, терміти, деякі клопи, багато жуків і двокрилих, окремі лускокрилі. Деякі комахи споживають деревину живих і відмерлих рослин (терміти, жуки-вусачі, златки, шашлі, короїди, гусінь метеликів — деревоточців та скляниць).

Підземними частинами рослин — бульбами, цибулинами, корінням та кореневищами — живляться капустянки, личинки хрущів, коваликів, чорнотілок, деяких мух і комарів, гусінь певних видів метеликів.

Численні комахи живляться пилом і нектаром квітів (імаго та личинки бджіл, багатьох видів ос, імаго жуків, метеликів, пильщиків, їздців, ос-блисківок, двокрилих).

Комахи споживають насінні зачатки та насіння рослин (клопи, жуки, наприклад зернівки, довгоносики, личинки жуків, метеликів, двокрилих та ін.).

Багато комах — личинки мух, коваликів, вусачів, чорнотілок та короїдів — живляться плодовими тілами шляпкових грибів та міцелієм плісневих грибів, які розвиваються в ґрунті, підстилці й гниючій деревині. Чимало видів термітів і мурашки—листорізи роду *Atta* спеціально вирощують у своїх гніздах певні види грибів, плодовими тілами яких вони живляться.

Ряд комах та їхніх личинок живляться фекаліями, послідом і гноєм (копрофаги): жуки-гноювики, різні види коротковусих двокрилих та деякі інші. Трупні хребетних і безхребетних споживають некрофаги: жуки-гробарики, личинки коротковусих двокрилих тощо.

Комахи-споживачі гниючої органіки та ґрунтових грибів, а також ті, що будують гнізда в ґрунті (мурашки, терміти), відіграють дуже важливу роль у процесах ґрунтоутворення: вони збагачують ґрунт перегноєм і розпушують його.

Хижі (богомолі, деякі прямокрилі, частково клопи, жуки-сонечка, туруни, пістряки, стафіліни тощо, безліч перитинчастокрилих — більшість мурашок, складчастокрилі оси та інші, личинки мух — сирфід, сріблянок, деяких саркофагід, каліфорид і мусцид, личинки та імаго ктирів, більшість сітчастокрилих і личинок волохокрильців та інші) й паразитичні (личинки різноманітних їздців — деяких інших перитинчастокрилих та багатьох двокрилих — тахіни тощо) комахи є природними регуляторами чисельності популяцій їхніх жертв і хазяїв. Подібну роль відіграють паразити та кровососи хребетних, які до того ж часто є переносниками збудників хвороб (воші, кровосисні клопи й двокрилі, блохи та інші).

Величезну роль відіграють комахи в запиленні квіткових рослин. Більшість покритонасінних рослин є ентомофільними, тобто запилюються комахами. Взаємні пристосування комах і квіткових рослин до ентомофільії розвинулись у результаті взаємозв'язаної (когерентної) еволюції цих груп, починаючи з часу виникнення квіткових рослин (середина крейдяного періоду). Основні групи запилювачів становлять нектаро- та пилюкоїди: бджоли й джмелі з перетинчастокрилих, більшість метеликів і двокрилих, деякі жуки та ін.

Щодо людини та її господарства комахи також відіграють надзвичайну роль.

Комахи запилюють багато видів культурних рослин, насамперед майже всі види фруктових дерев і ягідних чагарників, а також бобові, хрестоцвітні та ін. Деякі рослини зовсім не можуть розмножуватися без спеціальних запилювачів. Так, високоврожайна конюшина, яку вирощували в Новій Зеландії, зовсім не давала насіння, доки туди не завезли джмелів — спеціальних запилювачів конюшини.

З давніх часів людина розводить деякі види комах для одержання від них цінної продукції. Насамперед це медоносна бджола (*Apis mellifera*), яка дає людині мед, прополіс, пергу, маточкове молочко, віск. Розведення шовковичного шовкопряда (*Bombyx mori*) й добування з нього натурального шовку — дуже важлива галузь народного господарства багатьох країн.

Людина використовує й деякі інші продукти життєдіяльності комах. Кармін — червоний барвник, який одержують із деяких видів червців: у Європі — з польської кошенілі (*Maquarodes polonicus*), в Америці — з мексиканської кошенілі (*Coccus cacti*). Шеллак — цінний технічний продукт, що виділяється лаковим червцем (*Tachardia lassa*), використовується як дуже тонке покриття для ізоляції в електротехніці, медицині, при фонографічних записах.

Велике значення мають комахи в сільському та лісовому господарстві у зв'язку з розвитком біологічних заходів боротьби з комахами-шкідниками. Для цього використовують хижих та паразитичних комах-ентомофагів (тобто тих, що живляться комахами). Деякі види (іздці, риючі оси, хижі клопи та жуки, сітчастокрилі) спеціально акліматизують або розводять у біолабораторіях і випускають у сади, городи, на поля. Так, для боротьби з колорадським жуком застосовують хижих клопів — подизуса (*Podisus maculiventis*) та периллуса (*Perillus bioculatus*). В Україні функціонують біолабораторії та біофабрики з розведення іздця трихограми (кілька видів роду *Trichogramma*), яку використовують для боротьби із шкідливими метеликами (совками, лучним метеликом, яблуневою плодожеркою, листовійками тощо).

Ефективне застосування комах у народному господарстві для переробки відходів тваринництва. Найчастіше викори-

стовують два види мух-копрофагів: *Musca domestica* та *Protophormia terraenovae* для переробки свинячого гною та курячого посліду. Потомство однієї пари мух дає щорічно біомасу 625 та 1800 т відповідно.

У результаті біологічної переробки гною можна одержати воднораз і цінний кормовий продукт, який містить білки тваринного походження, і відмінне добриво. Борошно з личинок мух успішно використовують як кормову добавку в тваринництві.

Комахи — досить зручний об'єкт для найрізноманітніших наукових досліджень з питань біології, екології, генетики, фізіології, токсикології, біохімії, біофізики. Цьому сприяє легкість їх розведення, невибагливість, короткий життєвий цикл. З початку нашого сторіччя плодова мушка *Drosophila melanogaster* була важливим об'єктом класичних досліджень з генетики й тепер не втрачає свого значення як об'єкт експериментальних досліджень.

Багато видів комах-фітофагів пошкоджують культурні рослини, завдаючи великої шкоди народному господарству, особливо рільництву. Десятки тисяч видів шкідників спустошують посіви культурних рослин, псують дерева в садах і лісах. Особливо небезпечні періодичні масові розмноження комах-шкідників, характерні для саранових, деяких видів попелиць, метеликів, жуків тощо.

Особливу групу становлять комахи — шкідники продовольчої сировини як рослинного, так і тваринного походження. Кемірні довгоносики, шашлі, вогнівки, облудники, мукоїди псують зерно, борошно, крупи, насіння трав, рослинну та лікарську сировину, борошняні вироби. Шкіроїди пошкоджують шкіру, хутро, кокони шовкопрядів, м'ясні продукти; шубна міль — хутра, тканини та вироби з натуральних, а іноді й синтетичних матеріалів.

Серед комах є чимало паразитів тварин та людини. Ектопаразитами людини і ссавців є кровосисні комахи: блохи, воші, деякі клопи, а також різні двокрилі (гнуся) — комарі, мошки, москіти, мокреці, гедзі. Ці комахи не тільки дошкуляють тваринам і людині своїми укусами, а й переносять збудників небезпечних хвороб (хвороботворні бактерії, віруси, найпростіші й навіть деякі паразитичні черви). Хвороби, збудників яких переносять кровосисні комахи та кліщі, звуться *трансмисивними*. Проте є й такі переносники хвороб, які не є паразитами, наприклад кімнатна муха, яка переносить на своєму тілі збудників кишечних захворювань людини.

Серед комах є й ендopазити ссавців (на фазі личинки). Це оводи, деякі мухи (наприклад, вольфартова муха), личинки яких паразитують у тілі свійських тварин (овець, коней, великої рогатої худоби), приносячи великі збитки тваринництву.

ПІДТИП ТРИЛОБИТОПОДІБНІ (TRILOBITOMORPHA)

Це морські тварини що досягли розквіту на початку палеозойської ери (кембрійський та ордовіцький періоди), а до її кінця повністю вимерли. Розміри трилобітоподібних були переважно невеликі (від кількох міліметрів до 10 см), однак деякі види сягали довжини 75 см. На наш час описано понад 10 тис. викопних видів.

Для представників цього підтипу характерне поєднання рис високої спеціалізації (значна цефалізація, одногіллясті кінцівки) та примітивних ознак (неспеціалізовані ротові кінцівки, гоміномна сегментація тулуба, анаморфоз тощо).

Для трилобітоподібних характерне розчленування тіла на голову й тулуб. На голові розміщені пара вусиків та чотири пари ротових кінцівок, які не відрізняються від тулубних. Тулуб складається з різної (від 4 до 44) кількості сегментів, кожен з яких несе пару кінцівок. Часто кілька задніх сегментів зливаються з пігідієм, утворюючи хвостовий відділ.

Трилобітоподібні, особливо трилобіти, є керівними формами, за якими визначають вік осадкових порід та їх належність до того чи іншого періоду палеозойської ери.

Відомо чотири класи; один з них — Trilobita, куди входять понад 90 % усіх описаних видів трилобітоподібних і який найкраще вивчено, ми й розглянемо.

КЛАС ТРИЛОБИТИ (TRILOBITA)

Тіло трилобітів зі спинної сторони вкрите твердим панцирем — спинним щитом, просякнутим вуглекислим, а іноді фосфорнокислим кальцієм. Поверхня панцира часто має різну скульптуру.

Спинний щит найчастіше має видовженоовальну форму й двома борозенками розділений на три частини, або лопаті; середня лопать більш опукла. Крім поздовжнього, є ще й поперечний поділ панцира на головний, тулубний і хвостовий щити (рис. 182). Від тричленного поділу походить латинська назва класу (tri — три, lobus — лопать).

По боках головного щита у більшості трилобітів є порізного розвинені очі двох типів: фасеткові та агреговані. Фасеткові складаються з великої кількості відносно великих шести- або чотирикутних лінз (фасетки, або омаїдії), вкритих загальною оболонкою, причому кількість фасеток коливається від кількох десятків до 15 тисяч. Агреговані очі складаються з округлих лінз, відокремлених одна від одної про-

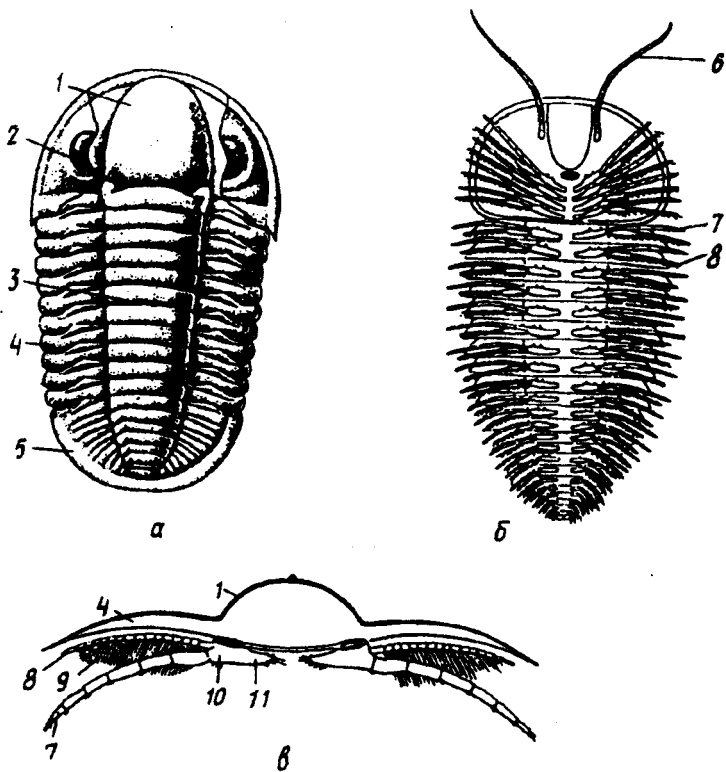


Рис. 182. Схема будови трилобітів:

а, б – загальний вигляд відповідно зі спинної та черевної сторін; *в* – поперечний переріз тулуба; *1* – середня частина головного щита; *2* – складне око; *3, 4* – середня та бічна частини тулубного щита; *5* – хвостовий щит; *6* – вусик; *7* – нога; *8* – дихальний придаток – епіподит; *9* – зяброві пелюстки; *10* – основний членник ноги; *11* – жувальний виросток

міжками кутикули, яка має сітчасту структуру. Кількість фасеток коливається в них від однієї-двох до кількох сотень. Крім цих очей, у багатьох видів знайдено парні прості вічка посередині головного щита («медіальне око»); інша пара подібних очей іноді розміщувалася на передньому краї головного щита. Відомі також зовсім сліпі форми.

Черевна сторона, на відміну від спинної, плоска й укрита тонкою оболонкою (мембраною). На нижній стороні голови, попереду ротового отвору, є пара багаточленникових вусиків; чотири пари ротових кінцівок нічим не відрізняються від кінцівок тулуба. Усі вони одногіллясті, зі спинним зябровим виростом (епіподит): їхні базальні членники мають спеціальний жуйний вирост, спрямований до середньої лінії тіла. Отже, всі ноги трилобітів, крім рухової функції, мали ще дихальну та жуйну.

Внутрішню будову трилобітів вивчено погано. У деяких кригопних решток трилобітів на спинному щиті з внутрішньої сторони знаходять відбитки деяких органів. Рот розташовувався знизу голови, за ним — короткий стравохід, що відкривався в шлунок, який також містився в головному відділі. Від шлунка в усі боки розходилися коротенькі сліпі відростки: вважають, що ці утвори гомологічні травній залозі ракоподібних. Далі кишечник у вигляді трубки досягав пігидія, де закінчувався анальним отвором. Над кишкою знайдено довгий канал, який вважають залишком кровоносної системи.

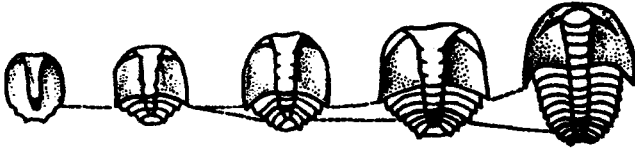


Рис. 183. Послідовні стадії постембріонального розвитку трилобітів, починаючи з протаспіса

Трилобіти роздільностатеві. У будові самців і самиць спостерігався певний диморфізм. Розвиток супроводжувався метаморфозом, який мав кілька фаз. Трилобіти відкладали яйця невеликих розмірів (їхня будова й тип дробіння невідомі), з яєць виходила личинка — протаспіс (рис. 183). Вона спочатку мала суцільне тіло з двома поздовжніми борозенками; потім воно водночас поділялося на головну й анальну лопаті з кількома сегментами між ними. Розміри протаспіса не перевищували 1 мм. Далі під час кожного линяння кількість тулубних сегментів збільшувалася; зона росту нових сегментів містилася перед пігидієм. Повносегментні особини деякий час продовжували рости, не змінюючи кількості сегментів. У результаті формувалася доросла статевозріла особина.

Більшість трилобітів жила на невеликих глибинах і вела донний спосіб життя. Про це свідчить сплющене тіло, спрямовані догори очі, відсутність плавців тощо. Деякі були плаваючими тваринами: очі спрямовувалися в боки, різні вирости на тілі забезпечували утримання в товщі води. Глибоководні трилобіти відрізнялися великими очима, риючі були сліпими. Личинки вели планктонний спосіб життя й виконували розселювальну функцію.

Розквіт трилобітів припадає на другу половину кембрія — ордовіка, потім кількість їх видів різко скоротилась; останні трилобіти вимерли в середині пермського періоду.

ПІДТИП ХЕЛІЦЕРОВІ (CHELICERATA)

Хеліцерові — численна група членистоногих, що опанувала як наземні, так і водні біотопи. Більшість сучасних хеліцерових населяють суходіл і тільки близько 5 % видів живе в морській та прісній воді.

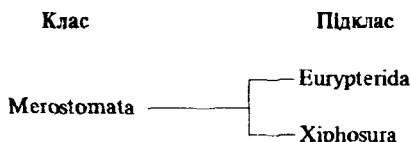
Будова представників окремих груп хеліцерових дуже різноманітна, але ряд ознак характерний для всіх без винятку. Зокрема, тіло хеліцерових поділене на дві тагми: головогруді (*просома*) та черевце (*опістосома*). На головогрудях розташовано шість пар кінцівок. Вусики (антени, антенули) в хеліцерових відсутні. Перша пара кінцівок, розташована перед ротовим отвором, часто закінчується клішнюю й зветься *хеліцерами* (звідси й назва підтипу). Позаду ротового отвору є друга пара кінцівок — *педипальпи* (ногощупальця), що мають різну будову та функції. Останні чотири пари, як правило, слугують ходильними ногами. У більшості хеліцерових на черевці кінцівки не розвинені, а якщо вони є, то видозмінені й виконують дихальну, статеву або інші функції.

Головний мозок хеліцерових, на відміну від інших членистоногих, складається з прото- та тритоцеребрума; дейтоцеребрум, від якого іннервуються антени (наприклад, у комах), відсутній.

До підтипу *Chelicerata* належить ряд чітко відокремлених за багатьма ознаками груп тварин, яких окремі зоологи групують у таксони різних рівнів. Ми розглядаємо в складі підтипу два класи: Меростомові (*Merostomata*) та Павукоподібні (*Arachnida*).

КЛАС МЕРОСТОМОВІ (MEROSTOMATA)

Меростомові — група водяних хеліцерових, які дихають зябрами. До них відносять уже вимерлих палеозойських евриптерид (*Eurypterida*) та нині існуючих мечохвостів (*Xiphosura*).



ПІДКЛАС ЕВРИПТЕРИДИ (EURYPTERIDA)

До цього підкласу належать найбільші серед членистоногих тварини, які будь-коли існували на Землі. Хоча біль-

шість з відомих представників підкласу були порівняно невеликими (10—20 см), окремі форми досягали 100—180 см.

Тіло евриптерид видовжене, головогруди (просома) різної форми (округлі, квадратні, трапецієподібні, напівовальні тощо), вкриті єдиним головним щитом, на якому по середній поздовжній лінії розміщені прості вічка (часто зближені), а по боках — різні за розмірами та формою складні фасеткові очі.

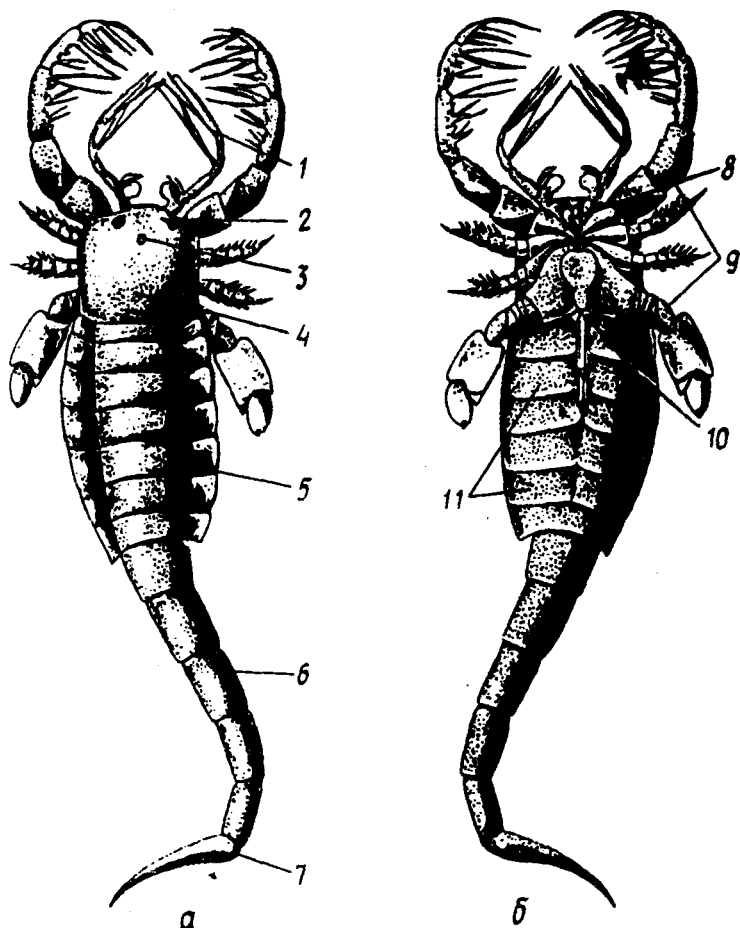


Рис. 184. Eurypterida: Mixopterus (вигляд зі спинної (а) та черевної (б) сторін):

1 - педипальпи; 2 - фасеткове око; 3 - наупліальне вічко; 4 - головний щит; 5 - мезосома; 6 - метасома; 7 - голка; 8 - хеліцери; 9 - грудні кінцівки; 10 - статеві покришки; 11 - зяброві покришки

Хеліцери різного розміру, клішнеподібні; педипальпи та задні чотири пари кінцівок пристосовані для руху та перетирання їжі за допомогою жувальних відростків; іноді педипальпи й наступна пара кінцівок слугують разом з хеліцерами для захоплення та утримання здобичі; шоста пара часто видозмінюється в плавальні ноги.

Черевце (опістосома) евриптерид поділене на 12 рухомих сегментів, з яких сім передніх утворюють мезосому, а п'ять задніх — метасому. Тіло закінчується тельсоном із голкою, шипом або пластинчастим розширенням. На мезосомі є пластинчасті кінцівки, одна пара — це видозмінені статеві покришки, інші — зяброві ніжки. На метасомі кінцівок немає (рис. 184).

Евриптериди знайдено в континентальних відкладах, а це свідчить, що вони жили в прісній і солонуватій воді й здебільшого були, очевидно, донними мешканцями, хоч форми, що мали плавальні ноги, могли активно плавати.

ПІДКЛАС МЕХОХВОСТИ (XIPHOSSURA)

Представники підкласу населяють мілководдя морів на глибині 4—10 м, проте можуть спускатися континентальним шельфом до глибини 250 м. Трапляються також у гирлах річок у прісній воді. Судячи за знахідками викопних решток у Європі й Азії, мечохвости мали більший ареал, ніж тепер. У наш час вони живуть лише на атлантичному узбережжі Північної Америки, південніше від Нової Шотландії, й до Мексиканської затоки (*Limulus polyphemus*) та біля берегів Південно-Східної Азії й прилеглих островів (три види роду *Tachypleus* та один *Carcinoscoprius*), тобто нині живе лише п'ять видів мечохвостів. Їхні розміри коливаються від 50 до 90 см.

Тіло мечохвостів поділяється на дві, з'єднані рухомо, тагми — головогруді й черевце, на кінці якого є довгий міцний рухливий мечоподібний відросток, так звана *хвостова голка* (рис. 185).

Опуклі зверху й дещо ввігнуті знизу головогруді вкриті зі спини товстим панцирем (головогрудним щитом), на якому спереду є прості серединні та складні бічні очі. На черевній стороні в центрі головогрудей міститься поздовжній ротовий отвір, навколо якого групується шість пар кінцівок (рис. 185, в). Хеліцери коротші; педипальпи довші й за будовою не відрізняються від наступних чотирьох пар ходильних ніг. Усі вони (крім останньої пари) мають на кінці клішні, а на

розширених тазиках — жувальні відростки. Кінцівки головогрудей поліфункціональні. Вони призначені для ходіння, захоплення та подрібнення їжі, заривання в пісок або мул, а задні ноги самиць — ще й для викопування ямки в піску, куди вона відкладає яйця. Позаду кінцівок головогрудей розташовані придатки останнього недорозвиненого головогрудного сегмента, так звані хілярії.

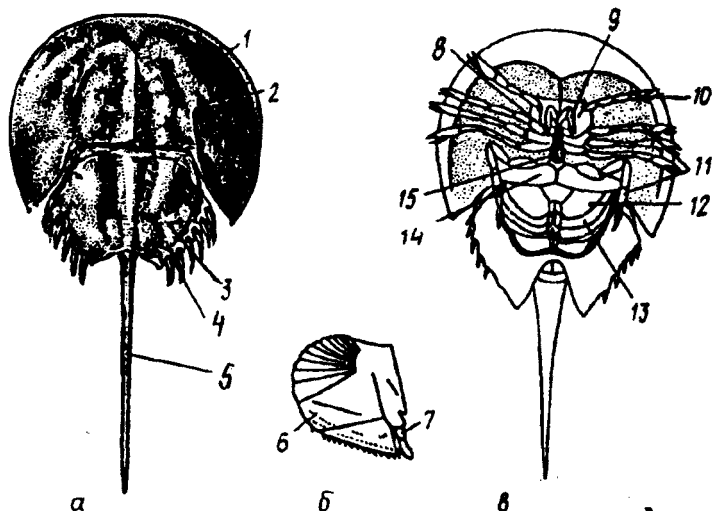


Рис. 185. Будова мечохвоста:

а — вигляд зі спинної сторони; *б* — зяброві ніжки; *в* — вигляд із черевної сторони; 1 — головогрудний щит, 2 — фасеткове око; 3 — панцир черевця; 4 — рухомий шип; 5 — хвостова голка; 6 — зябровий придаток; 7 — члениста ніжка; 8 — рот; 9 — хеліпера; 10 — педипальпа; 11 — ходильні ноги; 12 — зяброві покришки; 13 — зяброносні ніжки; 14 — статеві покришки; 15 — хілярії

Черевце зі спинної сторони також вкрите міцним панцирем, з рухомими шипами по боках. На черевці є шість пар кінцівок. Кінцівки першої пари, розростаючись, утворюють покришки (орегсulum). На нижній стороні покришок по боках є статеві отвори, через що їх називають статевими покришками. Вони прикривають наступні ніжки, що, як і в трилобітів, мають одногіллясту будову і несуть листоподібні зяброві придатки (рис. 185, б), вкриті на внутрішній стороні численними зябровими листочками. Зяброві ніжки виконують, крім дихальної, також плавальну функцію. Мечохвости вправні плавці, причому плавають вони черевцем догори.

Хвостова голка допомагає тварині перевертатись, якщо хвилею вона перекидається на спину, чи при закопуванні в пісок або мул. При цьому тварина перегинається в місці з'єднання головогрудей та черевця, опирається на ґрунт

хвостовою голкою і переднім гострим краєм щита закопується.

Покриви тіла мечохвостів характеризуються потужним розвитком кутикулярного панцира, найтовщого на спинній стороні головогрудей. Епікутикула добре розвинена, що, мабуть, і зумовлює можливість виходу їх на берег під час розмноження.

У мечохвостів, як і в павукоподібних, крім міцного зовнішнього скелета з виростами (апофізами), спрямованими всередину тіла, є ще справжній внутрішній скелет, основну

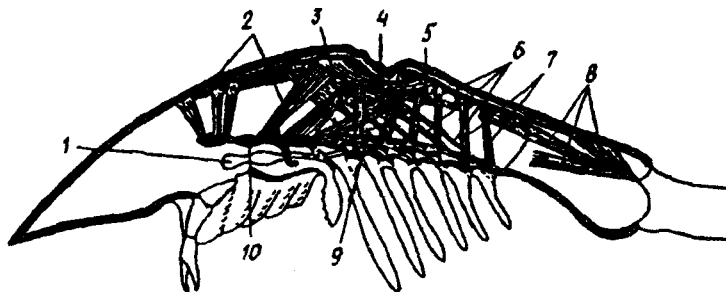


Рис. 186. Тулубні м'язи та внутрішній скелет мечохвоста:

1 – надглотковий ганглій; 2 – м'язи, що йдуть від ендостерніта до головогрудного щита; 3 – м'язи-згиначі черевця; 4 – інтертергалні м'язи; 5 – м'язи, що прикріплені до апофізів головогрудного щита та щита черевця; 6 – розгиначі черевця; 7 – дорзовентральні м'язи; 8 – група м'язів, що рухають хвостову голку; 9 – черевні поздовжні м'язи; 10 – ендостерніт

частину якого становить так званий *ендостерніт* — пластинка з кількома відростками, розташована в грудному відділі. До зовнішнього та внутрішнього скелетів прикріплюються добре розвинені пучки спеціалізованих м'язів (рис. 186), які забезпечують рух кінцівок, черевця щодо головогрудей, хвостової голки та ін.

Травна система починається щілиноподібним ротовим отвором, що веде в стравохід, який переходить у жувальний шлунок; у ньому кутикула утворює три грубі зубці. Далі йде середня кишка, куди випадають дві пари проток великої «печінки», що складається з багатьох залозистих часток. Тут відбувається останній етап травлення — внутрішньоклітинне перетравлення їжі та її всмоктування. Задня кишка закінчується анусом біля основи хвостової голки.

Мечохвости переважно хижаки. Вони живляться здебільшого кільчастими червами, а також моллюсками та іншими донними організмами; можуть вживати також водорості.

Органи виділення представлені парою коксальних залоз, розташованих у головогрудях. Кожна з них має чотирилопатеве залозисте тіло, що сполучається з вивідною протокою (рис. 187, а), яка відкривається біля п'ятої пари головогрудних кінцівок.

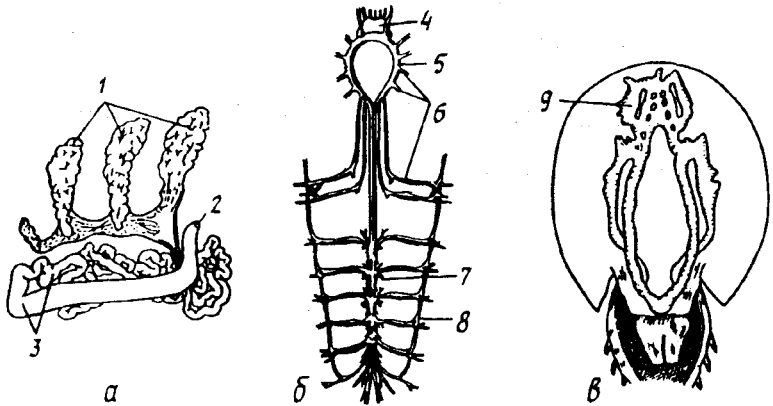


Рис. 187. Внутрішня будова мечохвоста:

a – видільна (коксальна) залоза; *б* – нервова система; *в* – жіноча статевая система; 1 – лопати залозистого тіла; 2 – отвір вивідної протоки; 3 – вивідна протока; 4 – головний мозок; 5 – навколлоткові конекції; 6 – нерви, що іннервують кінцівки; 7 – черевний нервовий ланцюжок; 8 – бічні поздовжні нервові стовбури; 9 – яєчник

Кровоносна система добре розвинена (рис. 188). Є довге трубкоподібне серце з 8 парами остій, котрі ведуть у перикардіальну порожнину. Спереду серце продовжується в передню аорту, а ззаду сліпо замкнене. По боках від серця відходять короткі бічні артерії, що зливаються у великі поздовжні артерії, які розгалужуються на численні дрібні судини. Є також черевна артеріальна судина, розташована між кишечником та черевним нервовим ланцюжком. Вона з'єднується парою дугоподібних судин із переднім кінцем серця або передньою аортою. Завдяки такій розгалуженій сітці артеріальних судин гемолімфа доходить до всіх органів і тканин мечохвоста, але в кінцевих ділянках судин через отвори вона виливається в міксоцель у систему лакун, через яку надходить до зябер, де збагачується киснем, а потім повертається через перикардій

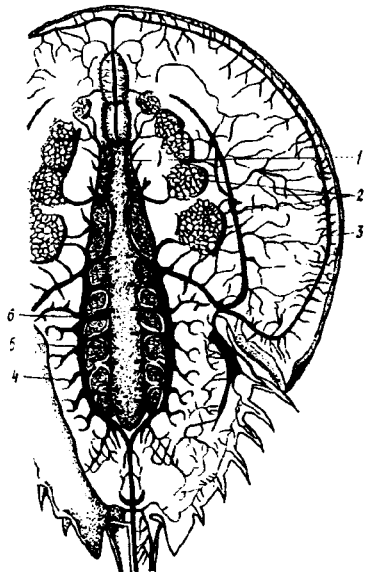


Рис. 188. Кровоносна система мечохвостів (вигляд зі спинної сторони): 1 – передня аорта; 2 – перерізани дорзовентральні м'язи; 3 – бічна головогрудна артерія; 4 – поздовжня артерія; 5 – серце; 6 – остії

та остії в серце. Гемолімфа в мечохвостів синього кольору, вона містить пігмент гемоціанін.

Нервова система складається з надглоткового ганглія (мозку), навкологлоткових конектив та черевного нервового ланцюжка (див. рис. 187, б). Від мозку відходять зорові та антенальні нерви; останні збереглися тільки у мечохвостів; це дає підстави вважати, що вони були і в їх предкових форм. Як уже згадувалося, мечохвости мають пару серединних простих вічок, розташованих на спинній стороні головогрудей над мозком по боках від середньої лінії, та пару так званих бічних складних очей. Останні складаються з багатьох омаїдів, укритих спільною роگیвою.

Органи дотику й смаку мають вигляд простих або пірчастих щетинок і волосків, пов'язаних із чутливими клітинами під кутикулою.

Мечохвости роздільностатеві. Самці дещо менші за розмірами, ніж самиці. Яечники парні; вони мають вигляд дуже розгалужених та анастомозуючих між собою трубчастих мішечків, вивідні протоки котрих відкриваються під статевими покришками (див. рис. 187, в). Дрібні численні міхурчасті сім'яники розташовані вздовж сім'япроводів, які відкриваються там, де й яйцепроводи в самиць.

Під час розмноження мечохвости виходять на берег, самці та самиці деякий час шукають партнера. Самець з'єднується з самицею, утримуючись першою парою ніг на її спині протягом тижня. Такі пари виповзають на берег у зоні припливу. Згодом самиця викопує ямку, куди відкладає яйця, а самець поливає їх сім'яною рідиною. За рік самиця *Tachyplesus gigas* продукує до 8000, *T. tridentatus* — до 20 000, а *Limulus polyphemus* — навіть до 88 000 яєць. Яйця округлі, діаметром 1,5—3,3 мм.

Ембріональний розвиток триває близько шести тижнів. Зародок мечохвоста проходить чотири сегментну стадію, що відповідає личинці трилобітів — протаспісу. Проте, на відміну від трилобітів, процес подальшого збільшення кількості сегментів відбувається в яйці, і з нього виходить цілком сформований організм, лише з недорозвиненим хвостовим виростом. Мечохвости ростуть від линяння до линяння. Статевозрілими вони стають на третій рік життя.

Тривалий час в Америці мечохвости були об'єктом промислу й використовувались як добриво; в Південно-Східній Азії деякі місцеві жителі їдять їхнє м'ясо. За останні 40 років мечохвости стали дуже популярні через те, що їхня кров згортається (аглютинує) у присутності бактерій, особливо грамвід'ємних. Було встановлено, що лізат амебоцитів гемолімфи мечохвостів можна використовувати як дуже чутливий

реактив для виявлення бактеріальних пірогенних ендотоксинів при забрудненні ними ліків, розчинів для ін'єкцій, медичного інструментарію тощо. Ці ендотоксини не знешкоджуються під час стерилізації. Донедавна єдиним способом їх виявлення були багатоденні проби на кролях. Гемолізат мечохвостів може бути використаний також для діагностики деяких інфекційних захворювань. Вважається, що аглютинація гемолімфи мечохвостів у присутності бактеріальних ендотоксинів — примітивна імунна реакція, яка захищає тварин у середовищі, щільно заселеному бактеріями. Нині препарати для медичних та науково-дослідних установ випускають близько десяти фірм США. Сировиною для них є гемолімфа, яку беруть у мечохвостів без ушкодження організму під час виходу їх на сушу для розмноження. Вилучені 30 % гемолімфи відновлюються протягом трьох-семи днів.

КЛАС ПАВУКОПОДІБНІ (ARACHNIDA)

Павукоподібні поширені по всій земній кулі, основна маса видів — вільноживучі наземні тварини, й лише серед кліщів є паразити рослин і тварин, а також мешканці солоних і прісних вод. Описано близько 60 тис. видів.

Павукоподібним властиві всі ознаки хеліцерових, зокрема, поділ тіла на головогруді, що несуть хеліцери, педипальпи й чотири пари ходильних ніг, та черевце, на якому зрідка є видозмінені кінцівки (рис. 189).

Сегменти головогрудей у більшості павукоподібних злиті в суцільну масу й укриті єдиним спинним головогрудним щитом. Тільки в сольпуг, а також тартарид та кененій (невеликі групи павукоподібних, перша поширена в екваторіальному поясі, друга — у південних районах з високою вологістю) в одну тагму злиті лише чотири передні сегменти головогрудей, а задні два сегменти вільні, й кожен укритий власним тергітом. Сегментація черевця у різних груп павукоподібних значно відрізняється, і його будову ми розглянемо конкретно при вивченні кожної окремої групи.

Перша пара кінцівок — *хеліцери* — найчастіше закінчуються клішнею, значно рідше вони гачкоподібні (наприклад, у павуків). Хеліцери, як звичайно, дво-, тричленикові; кінцевий членик відіграє роль рухомого пальця клішні або гачка. У скорпіонів та псевдоскорпіонів педипальпи закінчуються також потужною клішнею, а в сольпуг стають цілком схожими на ходильні ноги. Наступні чотири пари головогрудних кінцівок мають по шість-сім члеників і виконують роль ходильних ніг.

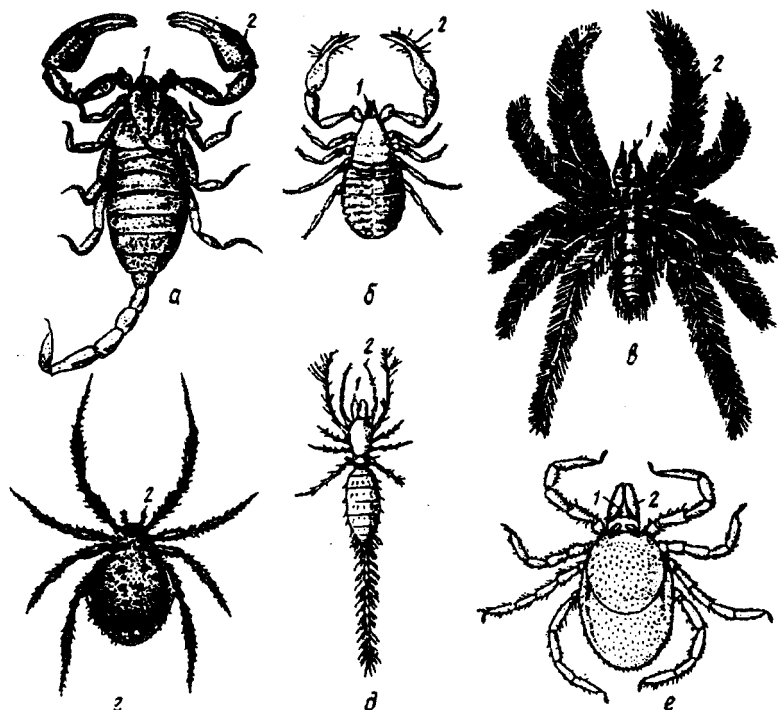


Рис. 189. Павукоподібні:

a – скорпіон *Euscorpion sarcapaticus*; *б* – псевдоскорпіон *Chelifer sarcoides*; *в* – сольпуга *Galeodes ataneoides*; *г* – павук *Latreolus tredecimguttatus*; *д* – хеленія *Kelenia mirabilis*; *е* – кліщ *Ixodes ricinus*; 1 – хеліцери; 2 – педипальпи

Зовні тіло павукоподібних укрите багат шаровою кутикулою, під якою залягає шар плескати х клітин гіподерми. Тонка будова кутикули в різних груп павукоподібних має відмінності. Ступінь склеротизації покривів різна у різних груп і видів, проте, як правило, особливо твердими є окремі ділянки тіла — щитки та членики ніг, а ділянки між ними тонші, еластичні.

Похідними гіподермального епітелію є численні залози: пахучі (у косариків), павутинні (у павуків), отруйні (у скорпіонів і павуків) тощо.

У павукоподібних, особливо у скорпіонів, є добре розвинений внутрішній скелет, подібний до такого у мечохвостів.

М'язова система дуже складна. Наприклад, у тілі скорпіона налічується не менше ніж 150 (частково парних) м'язів, не враховуючи м'язів кінцівок.

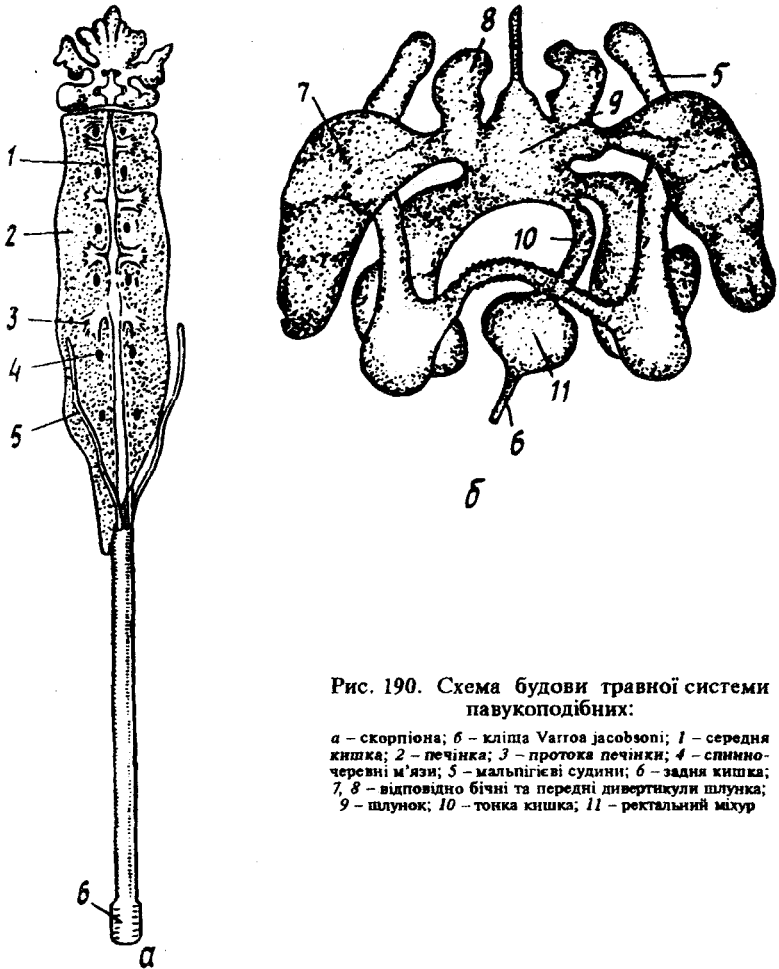


Рис. 190. Схема будови травної системи павукоподібних:

a - скорпіона; *б* - кліща *Varroa jacobsoni*; 1 - середня кишка; 2 - печінка; 3 - протока печінки; 4 - слинночеревні м'язи; 5 - мальпігіїв судини; 6 - задня кишка; 7, 8 - відповідно бічні та передні дивертикули шлунка; 9 - шлунок; 10 - тонка кишка; 11 - ректальний міхур

Травна система в павукоподібних, як і в інших членистоногих, складається з трьох відділів, проте задній (ектодермальний) відділ кишечника у них набагато коротший.

Будова травної системи у представників різних груп дещо відмінна (рис. 190), особливо задньої частини ентодермального відділу кишечника. В усіх павукоподібних є мускулиста глотка, що функціонує, здебільшого, за принципом насоса, через який усмоктується напіврідка їжа. Глотка переходить у тонкий стравохід, у якому в деяких павуків є ще одне розширення — смоктальний шлунок. Далі йде середня кишка. Її передня частина часто розширюється (іноді стає міш-

коподібною), утворюючи шлунок, від якого відходять бічні випини (*дивертикули*) різної довжини та товщини, завдяки чому значно збільшуються об'єм та поверхня стінок, де відбуваються травлення та всмоктування їжі. В середню кишку більшості павукоподібних відкриваються протоки масивної парної залози (печінки), функції якої відповідають сукупності функцій печінки та підшлункової залози хребетних. У печінці частково або в основному перетравлюється їжа (порожинне та внутрішньоклітинне травлення), в її клітинах нагромаджуються поживні речовини. У скорпіонів, крім пе-

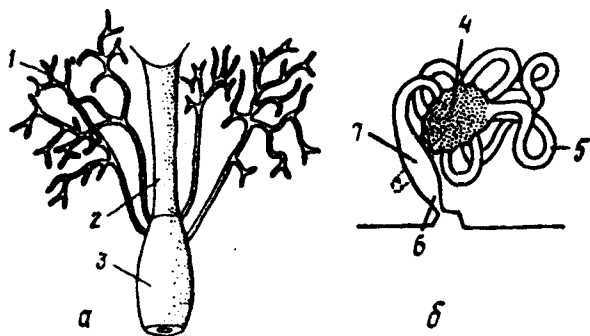


Рис. 191. Органи виділення павукоподібних:

a - мальпігієві судини *Araneus diadematus*; *б* - коксальна залоза скорпіона; 1 - мальпігієві судини; 2 - тонкий кишечник; 3 - ентодермальна клоака; 4 - целомічний мішечок; 5 - лабіринт; 6 - вивідний канал; 7 - сечовий міхур

чінки, в головогрудях є ще шлункова залоза, яка складається з численних залозистих часток і відкривається в шлунок двома протоками. Гістологічно й функціонально вона не відрізняється від печінки. У павукоподібних дуже поширене внутрішньоклітинне травлення, що здійснюється клітинами як середньої кишки, так і печінки. Задня ектодермальна кишка має вигляд короткої прямої трубки.

Для павукоподібних характерне також позакишкове травлення. Прокушуючи покриви здобичі, вони виливають у неї травний сік, до складу якого входять сильнодіючі травні ферменти, що утворюються в середній кишці й частково в слинних залозах (якщо вони є). Розщеплюючи білки, вони перетворюють тіло жертви на напіврідку масу, придатну до всмоктування. Як уже згадувалося, більшість груп павукоподібних — хижаки, рідше вони поїдають різні рослинні рештки (косарики, деякі кліщі), ссуть соки рослин або живляться кров'ю хребетних тварин, у тому числі й людини (кліщі).

Основними органами виділення павукоподібних є мальпігієві судини — сліпо замкнені з одного кінця, іноді розга-

лужені трубки, які відкриваються в середню кишку в задній її частині (рис. 191). Вони функціонують у комплексі із заднім відділом середньої кишки, де часто утворюються спеціалізовані розширені ділянки (клоакальна сумка у павуків, ректальний міхур у частини кліщів). Гістологічна структура цих ділянок мало відрізняється від такої мальпігієвих судин, які в них впадають. Основним продуктом виділення в павукоподібних є *гуанін*. Це нерозчинна у воді речовина, яка подібно до сечової кислоти комах дає змогу павукоподібним заощаджувати в організмі воду. У мальпігієвих судинах розчинні продукти азотистого обміну перетворюються на нерозчинні кристали гуаніну, які мають сферичну форму; вони просуваються судинами до заднього відділу середньої кишки, де відбувається *реабсорбція* — всмоктування води та іонів назад у гемолімфу. Як доведено дослідженнями на кліщах, цьому сприяє особлива структура епітелію заднього відділу кишечника.

Мальпігієві судини павукоподібних мають ентодермальне походження, на відміну від аналогічних утворень комах, і функціонально пов'язані не із задньою кишкою, як у комах, а з середньою. Це свідчить, що мальпігієві судини комах і павукоподібних не є гомологічними утворами, а виникли у них незалежно як пристосування до життя в умовах дефіциту вологи.

Крім мальпігієвих судин, функцію виділення виконують парні коксальні залози, що мають у деталях різну будову, проте в більшості випадків складаються з кінцевого мішка, звивистого каналу (*лабіринта*) та більш-менш прямої вивідної протоки із сечовим міхурцем. Протока відкривається біля тазиків третьої-п'ятої пар кінцівок головогрудей. Коксальні залози розвинені добре у ембріонів і молодих особин, але найчастіше вони більш-менш атрофуються, й тільки в косариків зберігають видільну функцію протягом усього життя. У кененій, як вважають, коксальні залози є єдиними органами виділення.

У виділенні беруть участь також різні ділянки кишечника, навіть у форм, що мають добре розвинені спеціальні екскреторні органи. Особливо інтенсивно нагромаджуються продукти розпаду в епітелії дивертикул (павуки, косарики, псевдоскорпіони та інші) та задній частині ентодермальної середньої кишки. У частини тромбідіформних кліщів цей відділ повністю виконує функцію виділення й навіть не з'єднується з передньою частиною середньої кишки, яка сліпо замкнена.

Гуанін концентрується в клітинах кишечника, а потім викидається в його порожнину, або навіть уся клітина злуцується і виводиться назовні. Крім того, в багатьох павукоподібних гуанін часто відкладається в тканинах і не виводиться зовсім.

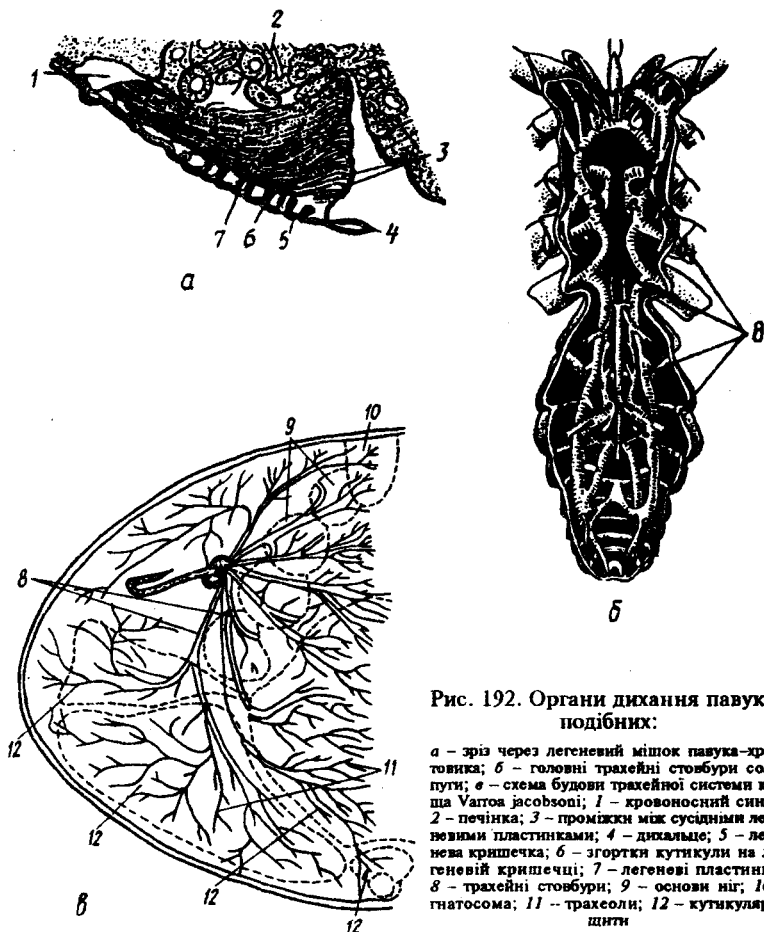


Рис. 192. Органи дихання павуко-
подібних:

a – зріз через легеневий мішок павука-хрестовика; *б* – головні трахеїні стовбури сольпути; *в* – схема будови трахеїної системи кліща *Varroa jacobsoni*; 1 – кровonosний синус; 2 – печінка; 3 – проміжки між сусідніми легеневиими пластинками; 4 – дихальце; 5 – легенева кришечка; 6 – згортки кутикули на легеневій кришечці; 7 – легеневі пластинки; 8 – трахеїні стовбури; 9 – основи ніг; 10 – гнатосома; 11 – трахеоли; 12 – кутикулярні шти

У виділенні беруть участь також спеціальні, досить великі за розміром клітини — *нефроцити*, розташовані в порожнинах між органами; вони нагромаджують продукти виділення.

Органами дихання у павукоподібних є легеневі мішки (скорпіони, павуки), трахеї (сольпути, сінокосці, псевдоскорпіони, кліщі) або ті й інші разом (павуки). Кожен легеневий мішок удається всередину тіла від щілиноподібного отвору — стигми. У порожнину мішка вдаються численні паралельні одна одній листкоподібні пластинки — тонкі сплюснені складки стінок легені, складені подібно до листків книги (рис. 192, *a*). Стінка кожної легеневої пластинки вкрита дуже тонкою кутикулою. На верхній стороні кожна пластинка має маленькі кутикулярні стовпчики, які не дають

сусіднім пластинкам злипатися, завдяки чому в проміжках між пластинками завжди є повітря. Під кутикулою пластинок лежить шар гіподерми, а всередині — вузькі лакунарні порожнини, заповнені гемолімфою. Газообмін відбувається через тонкі стінки пластинок. Скорпіони мають чотири пари легеневих мішків, більшість павуків — одну, зрідка дві пари.

Трахеї, як і в інших членистоногих, становлять систему різною мірою розгалужених трубок, що починаються спеціальними дихальними отворами (*стигмами*). Форма, кількість і місце розташування стигм, товщина трахейних стовбурів і ступінь їх розгалуження в кожній групі мають свої особливості (рис. 192, б, в). Найкраще розвинена трахейна система в сольпуг. Основні трахейні стовбури відкриваються в них кількома парами дихалець на головогрудях і черевці та одним непарним — на IV сегменті черевця. Трахеї, що відходять від дихалець, об'єднуються в могутні поздовжні стовбури, які зв'язані перемичками й посиляють численні розгалуження до всіх органів. У стінках трахей сольпуг є спіральні потовщення кутикули, подібні до тенідіїв комах.

Більшість павуків, поряд із легенями, має ще й трахеї. Найчастіше у них є лише одне черевне дихальце, від якого відходять дві пари сліпо замкнених нерозгалужених трубочок, вистелених тоненькою кутикулою без спіральних потовщень. Трахеї омиваються гемолімфою.

У дрібних форм, зокрема в деяких кліщів і кененій, дихання відбувається через тонкі покриви тіла, і спеціальні органи дихання в них відсутні.

Ступінь розвитку кровоносної системи пов'язаний із розмірами тварин, почленованістю їхнього тіла та будовою органів дихання. З розвитком трахейної системи кровоносна система стає менш розвинутою.

Найкраще кровоносна система розвинена у скорпіонів. Серце в них має вигляд довгої трубки, що тягнеться на спинній стороні майже через усю передню частину черевця. Серце розташоване в тонкостінному перикардії й підвишене в ньому парними сполучнотканними тяжами (*лігаменатами*). На спинній стороні серця є сім метамерно розташованих остій. Через них, завдяки спеціальним клапанам, гемолімфа проходить лише в одному напрямку — з перикардія в серце. Спереду і ззаду серце продовжується в передню та задню аорти, від яких відходять численні судини, що, розгалужуючись, несуть кров до всіх органів і тканин. Крім аорт, від серця відходять дев'ять пар бічних артерій; вісім із них занурюються в печінку, де утворюють численні розгалуження, що

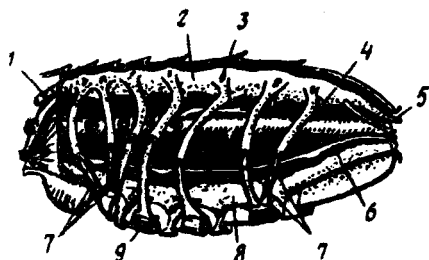


Рис. 193. Будова серця скорпіона:

1 — передня аорта; 2 — серце, вкрите перикардієм;
3 — остії; 4 — бічні артерії; 5 — задня аорта; 6 — черевний
нервовий ланцюжок; 7 — легеневі вени; 8 — вентральний
синус; 9 — легені

пронизують весь орган (рис. 193). Кінцеві гілочки всіх судин відкриті, й гемолімфа врешті-решт потрапляє в систему лакун та синусів, частина яких має власні сполучнотканинні стінки. Їх можна назвати венами. У головогрудях та передчеревці з лакун венозна гемолімфа збирається в пару поздовжніх вентральних синусів, які біля

легенів утворюють розширення — легеневі синуси, котрі омивають легеневі мішки. Заходячи в лакуни легеневих пластинок, гемолімфа збагачується киснем. Із легеневих синусів сімома парами легеневих вен гемолімфа надходить до перикардія, а звідти через остії — до серця.

В інших павукоподібних серце відповідно до будови тіла вкорочується, кількість остій зменшується (наприклад, у павуків їх три-чотири, у косариків — одна-дві пари), залишається тільки передня аорта (павуки), зменшується кількість бічних судин (у павуків їх три пари), а в більшості кліщів відокремлена кровоносна система взагалі відсутня, й гемолімфа циркулює в порожнині тіла. Гемолімфа павукоподібних має дихальний пігмент гемоціанін.

Для багатьох павукоподібних характерний високий ступінь концентрації нервової системи, який прямо залежить від скорочення довжини їхнього тіла та злиття сегментів і тагм (рис. 194). Головний мозок складається з двох відділів: переднього — протоцеребрума, що іннервує очі, та заднього — тритоцеребрума, який посиляє нерви до першої пари кінцівок (хеліцер).

Найменш концентрована нервова система у скорпіонів (рис. 194, а). Вона складається з надглоткового й підглоткового гангліїв, що з'єднані короткими товстими конективами, та довгого черевного ланцюжка з сімома гангліями. Підглотковий ганглій іннервує 2—6 пар кінцівок. У павуків, сольпуг та деяких інших груп підглотковий ганглій і ганглії черевного ланцюжка зливаються в єдину гангліозну масу (рис. 194, б). У косариків, псевдоскорпіонів та кліщів усі ганглії зливаються в єдине гангліозне тіло (синганглій), розміщене навколо стравоходу.

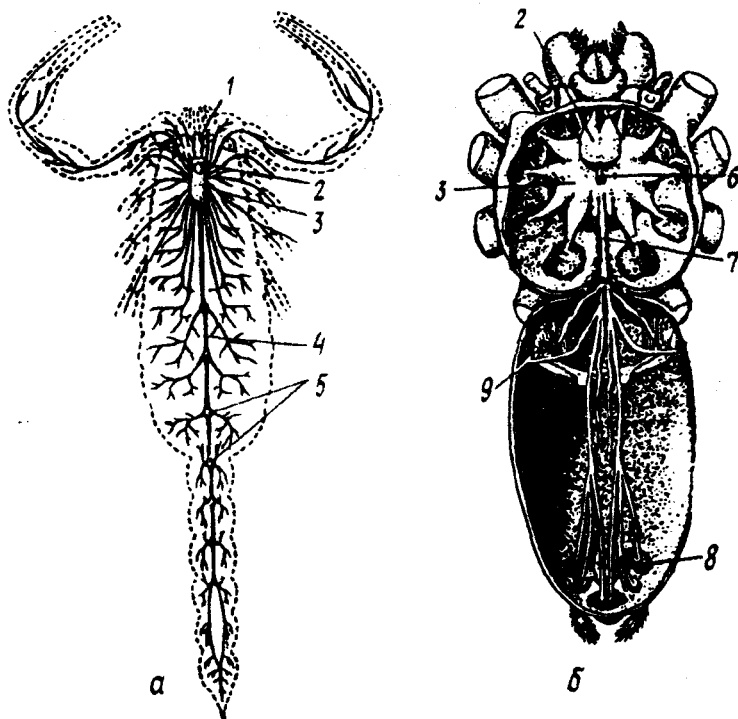


Рис. 194. Схема будови нервової системи скорпіона *Androctonus* (а) та павука *Tegenaria* (б):

1 - очі; 2 - мозок; 3 - підшлотовий ганглій; 4 - черевний нервовий ланцюжок; 5 - ганглії на ному; 6 - стравохід; 7 - черевний нервовий стовбур; 8 - нерви, що іннервують павутинні бородавки; 9 - легені

Органи зору представлені простими очима, розташованими на верхній стороні головогрудей (рис. 195). Кількість їх у різних павукоподібних різна: у скорпіонів є пара серединних (медіальних) та дві—п'ять пар бічних; у павуків найчастіше вісім очей, розташованих у дві дуги; чотири з них лежать медіально, інші дві пари — по боках.

Бічні очі мають простішу будову (рис. 195, а). Це бокалоподібні очі, до складу яких входять опукла лінза, або кришталік, та сітківка, що складається з видовжених зорових (ретинальних) клітин. Останні згруповані по кілька, утворюючи численні ретинули з рабдомами, не відокремлені одна від одної пігментом. Базальні кінці зорових клітин зібрані в зоровий нерв. Гіподерма утворює навколо ока суцільне темне кільце.

Медіальні очі мають кришталік, склоподібне тіло й ретину, яка складається з ретинальних і пігментних клітин

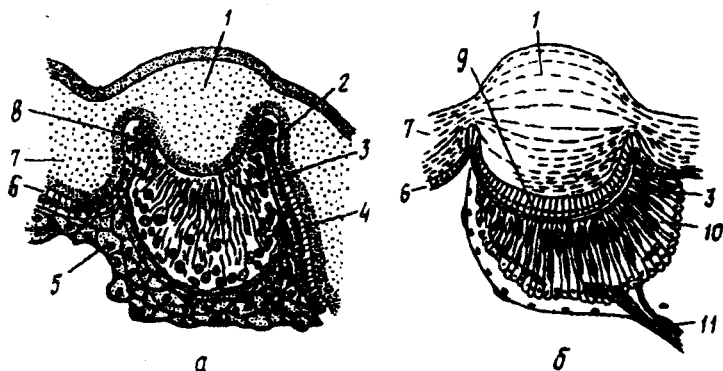


Рис. 195. Бічне (а) та серединне (б) очі скорпіона:

1 - кришталік; 2 - базальна мембрана; 3 - рабдом; 4 - зорові клітини; 5 - сполучна тканина; 6 - гіподерма; 7 - кутикула; 8 - пігментні клітини; 9 - склоподібне тіло; 10 - сітківка; 11 - зоровий нерв

(рис. 195, б). Ретинальні клітини згруповані в ретинули, по п'ять клітин у кожній. Рабдомери всіх п'яти клітин утворюють рабдом. Відростки зорових клітин утворюють зоровий нерв, який входить у мозок.

Зір у більшості арахнід обмежений: вони сприймають лише зміну інтенсивності світла й рух, і лише сольпуги, бродячі павуки та скорпіони здатні аналізувати контури предметів своїми медіальними очима. Бродячі павуки родини *Salticidae* відзначаються більш досконалим зором: спеціальні м'язи рухають очі, завдяки чому вони можуть стежити за здобиччю, залишаючися нерухомими.

На тілі та кінцівках є численні, різні за будовою та функціями, чутливі волоски. Поряд зі звичайними, трихоїдними сенсилами, у павукоподібних дуже поширені *трихоботрії* (рис. 196, а). Вони розташовані на педипальпах і ногах або на тілі (у частини кліщів). Довгий волосок, іноді потовщений на кінці, прикріплюється тонкою мембраною на дні лійкоподібного заглиблення в кутикулі; до його основи підходить група чутливих клітин. Найменше коливання повітря чи субстрату спричиняє його зміщення, яке сприймається чутливими клітинами.

Сенсили часто зібрані разом, утворюючи органи. Для арахнід характерні так звані *ліроподібні органи*, розташовані на тулубі та кінцівках. Це мікроскопічні щілини в кутикулі, затягнуті тонкою мембраною, до якої підходить відросток чутливої клітини (рис. 196, б, в). Вважають, що ці органи — механорецептори, які сприймають ступінь натягу кутикули.

У кліщів описано *пальпальний орган*, що міститься на кінцевих члениках педипальп і складається з кількох конусоподібних хеморецепторних сенсил. За функціями це, передусім, орган смаку, за допомогою якого кровосисні кліщі вибирають на тілі тварини-годувальника місце для кровосання. Крім того, частина його сенсил є нюховими рецепторами.

У іксодоїдних кліщів є специфічний *орган Галера*, розташований на дорзальній поверхні лапок передньої пари ніг; він має велике значення при пошуках кліщем годувальника.

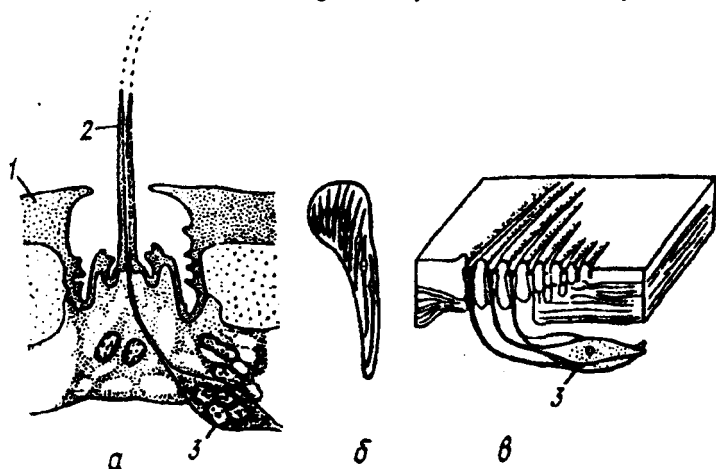


Рис. 196. Органи чуття павукоподібних:

а - трихоботрія; б, в - ліроподібний орган з поверхні та в розрізі відповідно; 1 - кутикула; 2 - волосок; 3 - чутлива нервова клітина

Павукоподібні роздільностатеві. Статеві залози містяться в черевці й можуть бути парними або непарними. Яйцепроводи та сім'япроводи парні, але назовні відкриваються непарним статевим отвором. У самиць, як звичайно, є розширення яйцепроводу — матка та сім'яприймачі, в яких зберігається сперма. В деталях будова статевої системи у представників різних рядів різна (рис. 197). Запліднення або сперматофорне, або відбувається при копуляції. Більш детально це питання буде розглянуто далі.

Більшість арахнід відкладають яйця, хоч серед них є й живородні. Плодючість дуже різна — від кількох сотень яєць до 30 000.

Яйця більшості арахнід великі й багаті на жовток, тому дробіння в них, як і в інших членистоногих, найчастіше поверхневе, неповне. Зародок формується переважно за рахунок зародкової смужки. У зародка сегментація буває виражена краще, його тіло має більше сегментів, ніж доросла

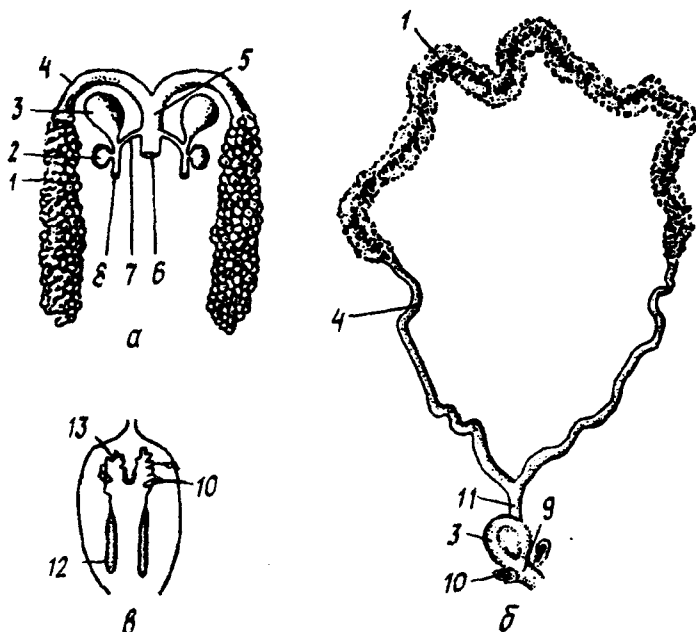


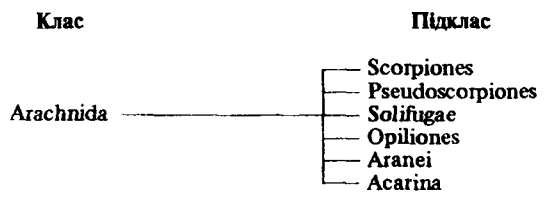
Рис. 197. Статова система павукоподібних:

a – жіноча павука *Agaveus*; *б* – кліща *Ixodes*; *в* – чоловіча *Agaveus*; 1 – яєчник; 2 – залоза сім'яприймача; 3 – сім'яприймач; 4, 5 – парна та непарна частини яйцепроводу; 6 – статевий отвір; 7 – канал сім'яприймача; 8 – зовнішній отвір сім'яприймача; 9 – піхва; 10 – придаткові залози; 11 – матка; 12 – сім'яник; 13 – сім'япрвід

тварина. Наприклад, у зародків павуків черевце складається з 12 сегментів, як у скорпіонів, причому 4—5 передніх сегментів мають зачатки ніг. У зародків скорпіонів утворюються зачатки черевних ніжок. У павуків і скорпіонів можна простежити, як певні зачатки черевних ніг перетворюються на легеневі мішки.

Майже в усіх павукоподібних розвиток прямий, супроводжується ростом і дорозвиненням певних органів під час линянь.

Система класу павукоподібних перебуває в стадії розробки. Немає єдиної думки ні про кількість таксонів, що в ньому об'єднані, ні про їхній ранг. До того ж висловлюються думки про штучність класу в цілому. Ми розглянемо ряд груп павукоподібних, яких приймаємо в ранзі підкласу.



ПІДКЛАС СКОРПІОНИ (SCORPIONES)

Скорпіони — мешканці жарких і теплих районів земної кулі, що лежать приблизно між 50-ми градусами північної й південної широти; деякі види знайдено в горах на висоті 3—4 тис. м над рівнем моря. Описано близько 700 видів. В Україні ці тварини відомі в Криму, де досить часто трапляється кримський скорпіон (*Euscorpius tauricus*). Крім того, на Закарпатті знаходять *E. caucasicus* (див. рис. 189, а), під Одесою знайдено *Buthus caucasicus fischeri*.

Розміри скорпіонів — 5—10 см, деякі досягають 18 см, наприклад африканський скорпіон-імператор (*Pandinus imperator*).

У зовнішній будові скорпіонів найбільш характерні великі педипальпи, що закінчуються клішнями, й поділ тіла на три частини: головогруді, передчеревце й задньочеревце (рис. 198). Хеліцери невеликі, клішнеподібні. Головогруді вкриті одним щитом; на передчеревці сегменти мають відокремлені спинні (тергіти) та черевні (стерніти) покривні пластинки. На I сегменті передчеревця розташовані статеві кришечки, на II — *гребінчасті придатки* — своєрідні органи, що є лише в скорпіонів. На них містяться сенсили різної будови. Функцію цих органів до кінця не з'ясовано. Цілком імовірно, що вони є органами нюху та дотику. На чотирьох наступних сегментах розташовані легеневі стигми, що мають вигляд поперечних щілин.

Сегменти задньочеревця оточені склеритними кільцями й придатків не мають. Задньочеревце закінчується потовщеним хвостовим члеником (тельсоном), у якому міститься отруйна залоза, що відкривається протокою на кінці гострого кривого жала.

На головогрудному щиті є пара досить великих серединних очей та до п'яти пар дрібних бічних. На тазиках педипальп та двох передніх пар ходильних ніг є жувальні відростки, що спрямовані до рота.

Скорпіони — нічні хижаки: вдень вони ховаються в піску, між камінням, під корою дерев тощо, а вночі виходять полювати. Під час полювання скорпіони рухаються повільно, з піднятим догори задньочеревцем та висунутими наперед напівзгнутими педипальпами. На них розташовані чутливі волоски (трихоботрії), завдяки яким скорпіон дуже чутливо реагує на дотик до рухомих об'єктів. Здобич схоплюється клішнями педипальп (внутрішні краї обох пальців клішні озброєні міцними зубцями) і тут же передається хеліцерам. Рухаючи по черзі хеліцерами, скорпіон розриває свою здобич

і перетирає її до кашоподібної маси, після чого висисає. Якщо здобич починає опиратися, скорпіон жалить її кілька разів і потім розриває.

Скорпіони живляться лише живою здобиччю, зокрема комахами, їхніми личинками, павуками, багатоніжками. Відомі випадки, коли скорпіони поїдали дрібних ящірок і навіть мишей.

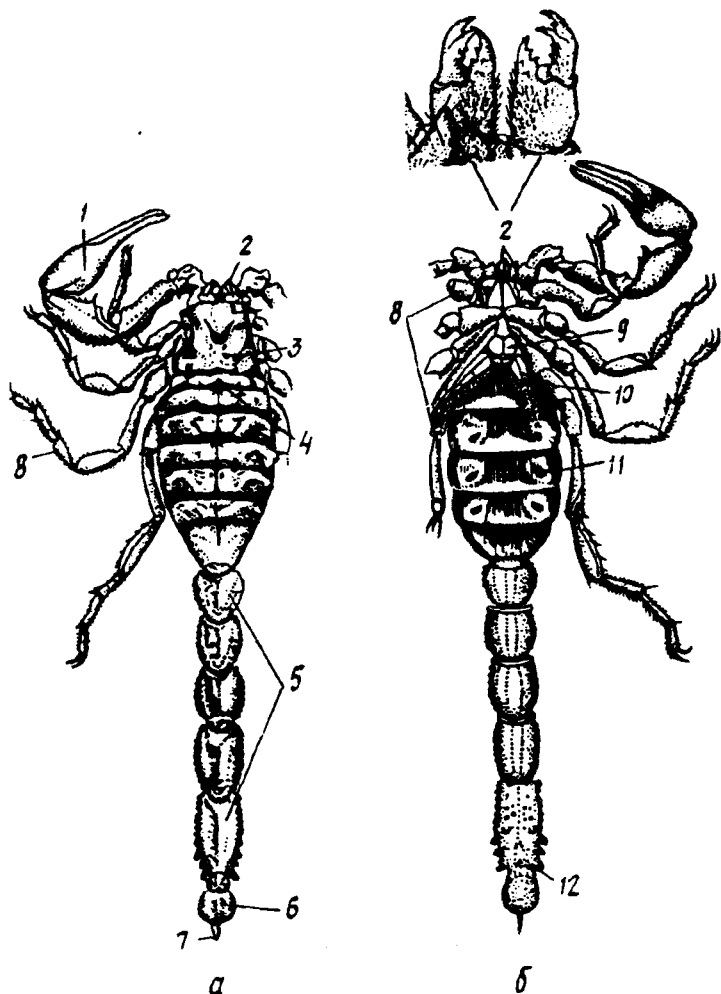


Рис. 198. *Buthus eupeus* (вигляд зі спинної (а) та черевної (б) сторін):

1 - клішня педипальп; 2 - хеліцери; 3 - головогруди; 4 - передчеревце; 5 - задньочеревце; 6 - тельсон; 7 - отруйна голка; 8 - ходильні ноги; 9 - статеві кришечки; 10 - гребінчасті органи; 11 - стигма; 12 - анальний отвір

Більшість скорпіонів живородні, частина відкладає яйця, з яких швидко виходять молоді скорпіони. Копуляції передують «шлюбна прогулянка». Самець і самиця з'єднуються клішніми педипальпи, підіймають задньочеревице, і так у парі багато годин рухаються. Відшукавши якесь укриття, самець розчищає його за допомогою хвостової голки та ніг і відкладає на субстрат сперматофор. Далі він протягує над ним самицю так, щоб її статевий отвір опинився над сперматофором. Самиця звільняється від самця, розкриває статеві кришечки, захоплює ними сперматофор і вичавлює сперму в статевий отвір.

Розвиток запліднених яєць у материнському організмі триває від кількох місяців до року. Зародки живляться виділеннями особливих залозистих придатків яєчника.

Молоді скорпіони народжуються в ембріональній оболонці, яку швидко скидають. У багатьох видів самиця деякий час носить новонароджених скорпіонів на собі. Спершу скорпіони не живляться і лише після першого линяння залишають тіло самиці, починаючи активно полювати. Дорослими вони стають через рік-півтора, після семи линянь.

Для дрібних тварин, якими живляться скорпіони, їхня отрута смертельна й діє досить швидко. Для людини укуси скорпіона не смертельні, і прояви отруєння через 2—3 дні проходять. Проте відомі випадки з тяжкими й навіть смертельними наслідками від укусів великих скорпіонів.

ПІДКЛАС ПСЕВДОСКОРПІОНИ (PSEUDOSCORPIONES)

Псевдоскорпіони — дуже поширені в світі дрібні (2—3, рідше до 7 мм) хижі павукоподібні. Ведуть прихований спосіб життя в ґрунтовому гумусі, під камінням, корою дерев, під листками, в норах та гніздах хребетних тварин, печерах. Є синантропні види. Описано близько 1300 видів, більша частина — з тропічних областей. В Україні псевдоскорпіонів ніхто спеціально не вивчав. Відомо два види з печер Криму та два види знайдено на Закарпатті. По всій території поширений космополітичний (що мешкає на всій Землі) звичайний, або книжковий, псевдоскорпіон (*Chelifer cancroides* — див. рис. 189, б).

Головогруди у псевдоскорпіонів укриті щитом, на його передньому краї є 1—2 пари очей, іноді очі відсутні. Черевце широке, посегментоване, на відміну від справжніх скорпіонів, не поділене на дві частини.

Хеліцери у цих тварин невеликі, клішні з гребінчастими виростами. На кінцях рухомих пальців хеліцер відкриваються

протоки парних павутинних залоз, що розташовані в головогрудях. Педипальпи, як і в скорпіонів, мають клішні, якими псевдоскорпіони утримують здобич. Крім хватальної функції, педипальпи відіграють роль органів дотику; на їхніх клішнях є довгі чутливі волоски — трихоботрії. У багатьох видів псевдоскорпіонів на клішнях педипальп відкриваються протоки отруйних залоз, отрута яких паралізує жертву. Деякі види перетирають їжу хеліцерами, але більшість робить у тілі жертви невеликий отвір, через який упорскуються травні соки, і потім здобич висмоктується. Полною псевдоскорпіони на дрібних ракоподібних, комах, кліщів, нематод тощо.

Дихають псевдоскорпіони за допомогою трахей, що відкриваються двома парами стигм на II й III сегментах черевця. Від кожної стигми всередину відходить коротка трубка з пучком нерозгалужених довгих тонких трахей.

Запліднення сперматофорне, схоже з таким у скорпіонів. Запліднені яйця відкладаються у спеціальну виводкову камеру — своєрідний мішкоподібний випин статевих проток. Ембріони прикріплюються до стінки камери й живляться великою кількістю жовтка, що надходить із яєчника.

Спочатку формується мішкоподібна личинка, яка прориває стінки камери та яйця й виходить назовні, залишаючись прикріпленою до камери ротовою частиною головогрудей. Линяючи, вона перетворюється на личинку другого віку, що схожа на дорослу особину (фаза протонімфи). Протонімфа залишає материнську особину, виходить із гнізда, в якому перебуває самиця, і починає активно добувати їжу. Далі відбуваються ще три линяння; відповідно утворюються дейто- та тритонімфи й дорослі особини. При останньому линянні у псевдоскорпіонів формується статевий апарат.

На кожній фазі розвитку псевдоскорпіони будують гнізда, в яких перебувають після линяння в стадії спокою. Гнізда мають форму дзвона; стінки робляться з рослинних решток, піщинок тощо й переплітаються павутинками. Перебуваючи в гнізді, псевдоскорпіони підвішуються до кількох поперечних павутинок, протягнутих від стінок «дзвона». Самці багатьох видів будують павутинні гнізда; під час розмноження вони залишаються на самоті, не живлячись до виходу протонімф.

Для псевдоскорпіонів характерне явище *форезії* (розповсюдження на великі відстані на тілі інших тварин). Характерною особливістю їхньої поведінки є очищення клішнів педипальп, які протягуються через хеліцери.

Серед синантропних видів широко відомий вже згаду-

ваний книжковий псевдоскорпіон (*Chelifer cancroides*); він живе серед книжок, білизни, під шпалерами, живиться переважно хлібними кліщами, личинками жуків тощо. Знищуючи цих тварин, книжковий псевдоскорпіон робить для людини корисну справу. Відомий також вид *Cheiridium museorum*, що трапляється разом із першим видом у колекціях комах і гербаріях.

ПІДКЛАС СОЛЬПУГИ (SOLIFUGAE)

Сольпуги — мешканці переважно сухих тропічних районів Землі, трапляються також у теплих районах помірної поясу. Відомо близько 700 видів. В Україні відомий лише один вид — *Galeodes aganeoides* (див. рис. 189, *а*), поширений на південному березі Криму, на правобережжі нижньої течії Дніпра та в північно-східній частині Приазов'я.

Сольпуги, як правило, досить великі за розміром павукоподібні (завдовжки 50—70 мм) і лише окремі види менші 10 мм. Найбільший за розміром вид — *Galeodes fumigatus* — мешкає в пісках Туркменії. Головогруди сольпуг включають лише сегменти, що несуть хеліцери, педипальпи та дві пари ходильних ніг. Сегменти третьої—четвертої пар ніг вільні. Черевце велике, складається з 10 сегментів. Тіло й кінцівки сольпуг густо вкриті волосками та щетинками різної товщини й довжини, задяки чому вони мають волохатий вигляд.

Хеліцери дуже великі, з потовщеним основним члеником та міцними клішнями. У самців на хеліцерах є придатки різної форми, які, можливо, слугують для виділення секрету (феромону), яким самець мітить зайняту ним територію в сезон парування. Педипальпи схожі на ноги, але не мають на лапці кігтиків, а закінчуються колбоподібними клейкими придатками. Функції педипальп різноманітні: вони беруть участь у русі, в тому числі по скелях та деревах, використовуються при захопленні та утриманні здобичі.

Дихають сольпуги за допомогою трахей, які в них розвинені краще, ніж у багатьох інших павукоподібних: трахейні трубки, що відходять від дихалець, з'єднані в потужні поздовжні стовбури з поперечними перемичками. Від поздовжніх стовбурів відходять до всіх органів численні розгалужені трахеї (див. рис. 192, *б*).

Сольпуги — виключно хижі м'ясоїдні, дуже ненажерливі тварини. Полюючи, вони швидко рухаються, блискавично схоплюють і міцно утримують здобич, потім розривають і розминають її хеліцерами. Це різні комахи, павуки, невеликі

я дірки, пташенята; часто має місце канібалізм, при цьому самиці, як правило, поїдають слабших самців. Якщо сольпузі давати необмежену кількість їжі, вона наїдається до того, що в неї може лопнути черевце. У природі, однак, це неможливо, оскільки з дуже збільшеним черевцем сольпуга втрачає рухливість.

Більшість сольпуг активні вночі, проте є й денні, сонцелюбні види.

Отруйні залози у сольпуг відсутні, й тому їхній укус для людини не становить небезпеки. Проте прокусити шкіру людини здатні лише сольпути великих розмірів, які мають сильні хеліцери.

Запліднення в сольпуг, на відміну від скорпіонів та псевдоскорпіонів, відбувається прямим переносом самцем (за допомогою хеліцер) сперматофора в статевий отвір самиці. Цьому передує недовгий контакт самця із самицею, в процесі якого самець гладить самицю або просто торкається її педипальпами, після чого вчіплюється клішнями хеліцер за черевце.

Після запліднення самиця дуже активно живиться, після чого вириває нірку, куди відкладає яйця (у різних видів від 20 до 300). Через два-чотири тижні з яєць виходять молоді сольпути. Вони майже нерухомі, вкриті прозорою оболонкою; через тиждень вони линяють, і з'являються німфи, схожі зовні на дорослих сольпуг. Але вони не живляться й тільки після наступного линяння перетворюються на німфи другої стадії, що починають ползати й рити нірки. Німфи проходять приблизно дев'ять стадій. Самиці доглядають за яйцями та молоддю; відомо, що вони навіть приносять їм їжу.

ПІДКЛАС КОСАРИКИ (ORIPIONES, АБО PHALANGIDA)

Як і псевдоскорпіони, косарики — дуже поширена від тропічних до полярних районів Землі група павукоподібних. Вони трапляються в найрізноманітніших біотопах, від вологих лісів до сухих степів і пустель; деякі живуть високо в горах, на межі вічних снігів. Вони є звичайними мешканцями великих міст.

Відомо понад 3200 видів, але в природі їх, безсумнівно, набагато більше. В Україні косариків вивчено слабо. Знайдено 42 види; серед них найпоширеніші — *Orilio parietinus* та *Phalangium orilio* (рис. 199).

Невелике за розміром (1—10 мм, зрідка до 2 см) тіло

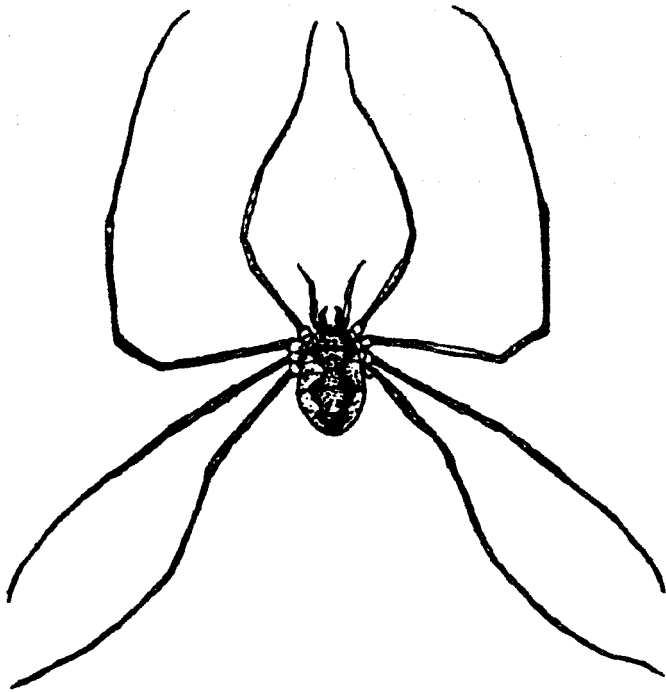


Рис. 199. Косарики: *Phalangium opilio*

косарика складається з головогрудей і посегментованого черевця. У багатьох видів тергіти черевця зливаються з головогрудним щитом в один загальний спинний щит.

На передній частині головогрудного щита є пара медіальних очей, що часто розташовані на підвищенні. Інколи очі редуковані. Хеліцери з клішнею, короткі, крім видів, котрі живляться наземними моллюсками, в яких хеліцери бувають довшими, ніж тіло. Педипальпи або невеликі, щупальцеподібні, або більш масивні, з кігтем на кінці та шипами на члениках. На основних члениках педипальп і передніх ніг є жувальні лопаті.

Тіло косарика сидить на довгих тонких ногах (за невеликими винятками, коли ноги короткі), що закінчуються багаточлениковою (до 100 члеників) лапкою з кігтками. Лапки легко обвиваються навколо стеблин трави і міцно утримують на них косарика. Лапка згинається завдяки роботі спеціальних м'язів, а розгинається під тиском гемолімфи, що заповнює лапку, тобто м'язово-механічний принцип поєднується з гідравлічним. Подібний механізм роботи кінцевих члеників кінцівок характерний і для інших павукоподібних.

Ноги легко відриваються й, відокремлені від тіла, деякий час конвульсивно скорочуються, ніби «косять», завдяки чому, за однією версією, ці тварини й дістали свою назву. Є й інше тлумачення: косарики з'являються в найбільшій кількості під час сінокосів.

Забарвлення косариків частіше сірувате, буре або чорне, але є й гарно забарвлені види. Як і більшість павукоподібних, косарики хижаки, що живляться найчастіше комахами, деякі види — молосками. Проте досить багато видів поїдають тваринну й рослинну їжу, що розкладається, ковтаючи не тільки рідку масу, а й тверді частинки.

Дихають косарики за допомогою добре розвинених, як і в сольпуг, трахей.

Самиці мають яйцеклад, а самці — трубчастий копулятивний орган; для них характерна справжня копуляція. Запліднені яйця за допомогою яйцекладу відкладаються в ґрунт, вологий мох, листяний опад тощо. Яйця вкриваються клейкими виділеннями. Деякі косарики розвиваються з елементами метаморфозу: їхня молодь дуже відрізняється від дорослих.

ПІДКЛАС ПАВУКИ (ARANEI)

Павуки — група павукоподібних, що широко опанувала суходіл від полярних областей і високих гір до сухих степів і розпечених пустель. Павуки живуть у ґрунті, де вони риють нірки або займають природні порожнини, в лісовій підстилці, моху, траві, печерах, норах та гніздах інших тварин, в оселі людини та її господарських будівлях, на морських узбережжях, що заливаються водою, біля прісних водойм, по поверхні яких вільно бігають. Проте у воді живе лише один вид — павук-сріблянка (*Argyroneta aquatica*). Він дихає повітрям, яким наповнює гніздо, збудоване під водою з павутини. Описано близько 3,5 тис. видів, з них в Україні — знайдено понад 400.

Довжина тіла павуків коливається від 0,8 мм до 11 см. Багато видів яскраво забарвлені, часто — зі складним малюнком; є види з золотими та срібними плямами, металево блискучі, перламутрові.

Тіло павуків складається з головогрудей, з'єднаних вузьким стебельцем із суцільним (у переважної більшості) черевцем (рис. 200). Головогруди вкриті твердим щитом. На його передній частині, як правило, є очі (звичайно, чотири пари). У різних груп павуків очі функціонують по-різному: в одних — сприймають силу й напрям світла, вловлюючи рух

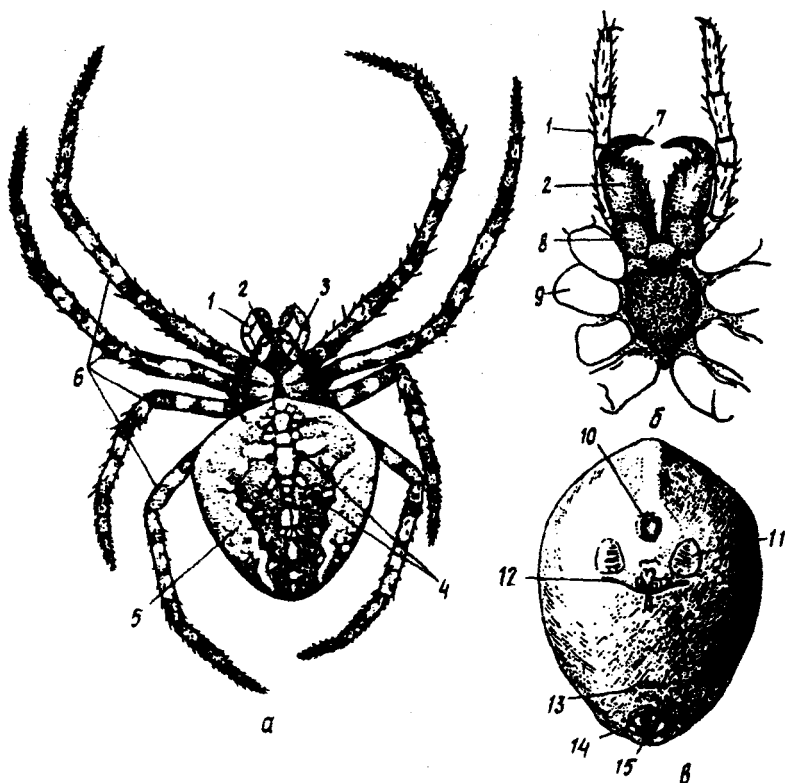


Рис. 200. Самиця *Araneus diadematus*:

a – вигляд зі спинної сторони; *б*, *в* – відповідно головогруди та черевце знизу; 1 – педипальпи; 2 – хеліцери; 3 – головогруди; 4 – склеротизовані ділянки покривів; 5 – черевце; 6 – ходильні ноги; 7 – кінцевий кігтеподібний членик хеліцери; 8 – жувальні відростки тазиків педипальп; 9 – тазики других ходильних ніг; 10 – місце прикріплення стебельця; 11 – легеневі кришечки; 12 – стигма правої легені; 13 – стигма трахеї; 14 – павутинні бородавки; 15 – анальний горбик

різних об'єктів, у інших зір предметний. Павуки-скакуни стежать очима за здобиччю; при цьому їхні очі рухаються за допомогою спеціальних м'язів.

Хеліцери у павуків невеликі за розміром, двочленикові, складаються з основного членика та кігтя, на якому відкривається протока отруйної залози (рис 200, б). Хеліцерами павуки схоплюють і вбивають здобич, у разі потреби розривають її; копають землю, переносять яйцеві кокони; інколи хеліцерами самець утримує самицю. Педипальпи шупальцеподібні, шестичленикові, їхні тазики розширені в жувальні лопаті, що відокремлюють передротову порожнину, а волоски, що їх вкривають, призначені для проціджування їжі. Головна функція педипальп – чутлива. Особливо багато

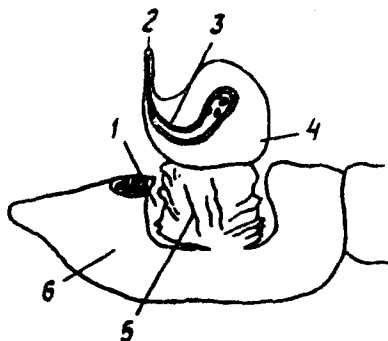


Рис. 201. Схема будови копулятивного органа павука:

1 — альвеола; 2 — отвір сперматофора; 3 — сперматофор; 4, 5 — відповідно верхня та нижня складчаста частини копулятивного органа; 6 — видозмінена лапка педипальпи

чутливих волосків — сенсил — на їхньому останньому членнику. У самців кінцеві членники видозмінені в копулятивні органи (рис. 201).

Ноги у павуків семичленикові. На лапках усіх ніг є два серпоподібні, як звичайно, гребінчасті кігтики; між ними міститься непарний придаток (емподій), кігтеподібний або у вигляді подушечки (рис. 202, а). Відносний розмір ніг різний залежно від способу життя. Ноги поліфункціональні. Вони призначені для пересування, викопування нірок, утримання здобичі та яйцевого кокона. За допомогою ніг павук натягає й розриває павутину, розчісує її. Все тіло павука та ноги вкриті численними волосками й щетинками, що є механо- та хеморецепторними сенсилами.

Головогруди відділені від черевця вузьким стебельцем (рис. 200, в), яке у більшості павуків нечленисте. Лише зрідка у примітивніших павуків усі сегменти черевця мають тергіти, а на черевній стороні — поперечні борозенки. На черевній стороні недалеко від переднього кінця черевця міститься статевий отвір, що прикривається парою придатків (так званий епігініум). Праворуч і ліворуч від нього є щілиноподібні дихальця — отвори легеневих мішків. Далі назад розташовані

Головогруди відділені від черевця вузьким стебельцем (рис. 200, в), яке у більшості павуків нечленисте. Лише зрідка у примітивніших павуків усі сегменти черевця мають тергіти, а на черевній стороні — поперечні борозенки. На черевній стороні недалеко від переднього кінця черевця міститься статевий отвір, що прикривається парою придатків (так званий епігініум). Праворуч і ліворуч від нього є щілиноподібні дихальця — отвори легеневих мішків. Далі назад розташовані

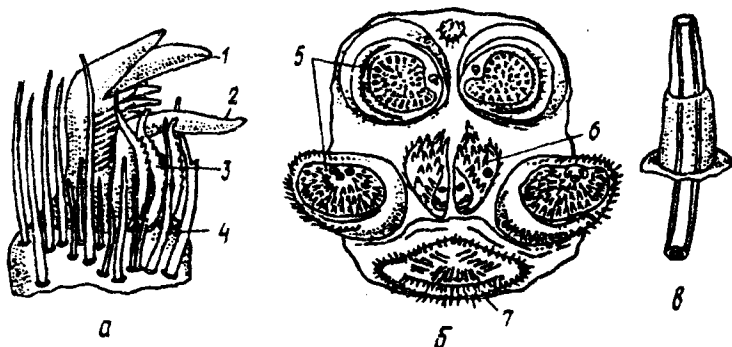


Рис. 202. Прядильний апарат *Araneus diadematus*:

а — кінець лапки ноги; б — зовнішній вигляд павутинних бородавок; в — окрема павутинна трубочка; 1 — парний та 2 — непарний гребінчасті кігтики; 3 — зубчасті шипи; 4 — волоски; 5 — зовнішні та 6 — внутрішні павутинні бородавки; 7 — анальний горбок

дві-три пари павутинних бородавок, укритих численними (до 600) короткими трубочками, на кінцях яких відкриваються протоки різно збудованих прядильних, або павутинних, залоз (рис. 202, б, в). Секрет із них швидко твердіє на повітрі, утворюючи нитки павутини. Одна павутинка утворюється з багатьох волоконць, що склеюються між собою.

Павутина відіграє надзвичайно важливу роль у житті павуків: із неї будуються ловецькі сіті, обплітається жертва перед її висмокуванням, павутиною вистилають стінки нірок і кришечки для закривання входу в нірку, будують кокони для відкладання яєць. Павутина використовується для розселення молоді по повітрю та ін. Таке багатогранне використання павутини зумовлене наявністю різних її видів (суха, волога, гофрована, клейка і т.д.). За хімічним складом і фізичними якостями павутина дуже близька до шовку шовкопрядів, але значно еластичніша й міцніша. Безперечно, розвиток павутинних залоз став передумовою прогресивного розвитку цієї групи тварин.

Усі павуки — ненажерливі хижаки. Живляться переважно комахами, яких висмоктують. Добувають їжу різними способами: підстерігаючи жертву, активно полюючи на неї (при цьому у бродячих форм здобич обплутується павутиною), або використовуючи різні ловецькі пристрої, від простих сигнальних ниток павутини до складно збудованих ловецьких сіток.

Дихають павуки легенями (чотирилегеневі павуки); легенями та трахеями (дволегеневі); а також лише трахеями (деякі тропічні види).

У павуків виражений статевий диморфізм. Як правило, самці дрібніші за самиць, іноді навіть карликові; вони мають яскравіше забарвлення, особливу форму окремих пар ніг і т.п.

У павуків сперматофори не утворюються. Самець перед паруванням плете спеціальну павутинну сіточку, на яку випускає краплину сім'яної рідини, потім наповнює цією рідиною копулятивні органи, про які ми згадували, описуючи педипальпи. Самець із наповненими сім'яною рідиною копулятивними органами активно відшукує самицю, керуючись нюхом. Паруванню передують іноді довготривалі характерні рухи; відомі бійки самців за самицю тощо.

При паруванні самець уводить копулятивні органи в сім'яприймачі самиці. Запліднені яйця відкладаються в кокони, сплетені з павутини, й часто охороняються до виходу молоді, що схожа на дорослих особин. У деяких павуків після

виходу з кокона молодь забирається на спину матері й перебуває там протягом кількох днів.

Практичне значення павуків недостатньо вивчено, але очевидно, що, знищуючи в значних кількостях комах — шкідників сільськогосподарських та лісових насаджень, вони відіграють позитивну роль. Проте краще відомі павуки, отрута яких діє на теплокровних тварин, у тому числі й на людину. При цьому отрута одних павуків має лише місцеву дію й спричиняє омертвіння та руйнування тканин у місці укусу, отрута інших — діє на весь організм і зокрема на нервову систему. Так, яд павуків роду *Mastophera*, що трапляються в Перу, часто уражує людей, які працюють на виноградниках; у момент укусу людина відчуває різкий біль, потім з'являється набряклість, а далі — некроз тканин, при якому можуть оголитись внутрішні органи. Широко відомі великі

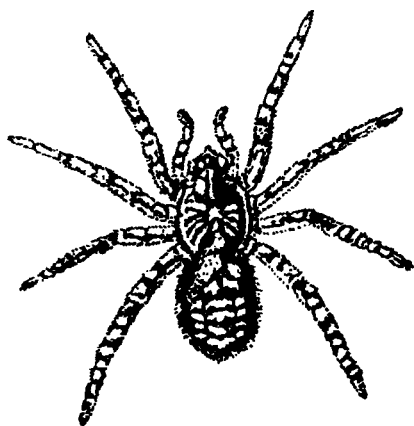


Рис. 203. Павук (тарантул *Lycosa singoriensis*)

за розміром (до 10 см) павуки родини *Aviculariidae* — справжні павуки-птахоїди, яких часто тримають у неволі. Більшість із них не отруйні для людини, але є й такі, укуси яких може бути смертельним.

В Україні найбільш відомі два види отруйних павуків. Тарантул великий степовий (*Lycosa singoriensis*) живе в степовій і лісостеповій зонах та в Криму. Цей павук, завдовжки 3—4 см, має

жовто-буре тіло; головогруді округлотрикутні, черевце видовжене, овальне (рис. 203). Його укуси призводять у людини лише до місцевого запалення. Інший вид належить до роду *Latrodectus*, представники якого мають сильноїючу на весь організм отруту. В Криму та окремих місцях степової зони трапляється так званий каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*). Розміри каракурта невеликі (самець — 10—20 мм, самка — 4—7 мм), колір чорний; самець і молоді особини обох статей із червоними плямами на черевці (див. рис. 189, г). Найбільш небезпечні статевозрілі самці. У важких випадках, якщо не буде надано медичну допомогу, через день-два після укусу настає смерть. Від укусів каракурта страждає

худоба, особливо чутливі верблюди та коні, які часто гинуть. В Америці поширений не менш отруйний вид цього ж роду *L. mactans*, що дістав назву «чорна вдова».

ПІДКЛАС КЛІЩІ (ACARINA)

Кліщі — одна з найпоширеніших на земній кулі груп тварин. Їх знайдено на всіх континентах, включаючи Антарктиду. Більшість із них вільноживучі тварини, що населяють ґрунти, підстилку й інші різноманітні рештки гниючих органічних речовин. Наприклад, у східній частині Канади в 1 м² лісової підстилки можна знайти один мільйон кліщів, що належать до 100 видів із 50 родин. Частина кліщів населює різноманітні прісні водойми, а також моря й океани.

Серед вільноживучих кліщів багато хижаків і сапрофагів; є некрофаги й факультативні гематофаги. Вивчення вільноживучих кліщів тільки починається. Детальніше ж вивчено паразитичні види, що живуть на пір'ї птахів, у покривах, дихальній, травній, статевій системах багатьох хребетних тварин, а також людини тощо.

Кліщі відомі як переносники збудників різних інфекційних хвороб домашніх і диких тварин та людини, а також збудники алергічної астми у людей. Багато видів кліщів — паразити вищих рослин. Їх знаходять також у всіх грибах, лишайниках, мохах.

Більшість кліщів — мікроскопічні організми з розміром тіла до 1 мм, значно рідше до 2,5—7 мм, і тільки іксодові кліщі після смоктання крові збільшуються до 25—30 мм. Мініатюризація, на думку спеціалістів, була тим ароморфозом, що зумовив біологічний прогрес цих тварин. Описано близько 50 тис. видів, що становить лише незначну частину існуючих у природі. В Україні кліщів розпочали вивчати лише в останні десятиліття; знайдено приблизно 3 тис. видів.

Кліщі чітко відрізняються від інших павукоподібних комплексом таких ознак: ротові органи, в тому числі хелцери й педипальпи, відокремлені від тулуба у так звану несправжню голівку, яку називають *гнатосомою*; сегментація тіла невиразна або зовсім утрачена. Кліщі, що мають посегментоване тіло, невідомі, так само як і кількість сегментів, з яких воно складається. Про кількість сегментів судять за розташуванням щетинок, шкірних залоз, різних борозенок. Проте доказів щодо первинності їх розташування немає. На личинковій фазі кліщі мають, як правило, три пари ніг, на німфальній і дорослій фазах — чотири пари.

Форма тіла кліщів різноманітна: овальна, яйцеподібна, рідше куляста, грушоподібна або майже трикутна. У деяких тіло червоподібне. Гнатосома звичайно розташована перед тулубом (*ідіосомою*) і з'єднана з ним рухомою еластичною мембраною. У деяких кліщів гнатосома зміщена на черевну сторону й іноді схована в особливій порожнині — камеростомі. Хеліцери та педипальпи в деталях дуже різноманітні; їхня будова залежить від способу життя.

Ноги кліщів, як правило, складаються із семи члеників. Вони виконують насамперед функцію ходіння, проте в деяких груп перша пара ніг втрачає ходильну функцію й набуває чутливої. У водяних кліщів ноги пристосовані для плавання. В багатьох паразитичних груп на ногах формуються численні пристосування для закріплення на перах птахів, шерсті ссавців і т.п. Часто у самців на ногах є міцні вирости (*анофізи*) або модифіковані щетинки, якими вони утримують самиць під час копуляції. Нерідко кліщі мають яскраве забарвлення.

Найдрібніші кліщі дихають усією поверхнею тіла, більші мають трахейну систему, що відкривається назовні в основному парюю, значно рідше — двома або чотирма парами стигм чи поровими полями.

Запліднення, як правило, сперматофорне, хоч у деяких груп кліщів самець виділяє краплину сім'яної рідини, яку самиця, що прямує за ним, усмоктує статевим конусом. У багатьох кліщів за раз розвивається лише одне яйце, й протягом життя самиця продукує невелику кількість яєць.

Серед кліщів досить поширений партеногенез, зокрема *аренотокія* — явище, коли з незапліднених яєць розвиваються тільки самці, *телотокія* — тільки самиці, та *амфотеротокія*, коли розвиваються і самці, й самиці.

У життєвому циклі кліщів найбільш повно виражені такі фази: яйце, передличинка, личинка, прото-, дейто- й тритонімфа. Фаза передличинки проходить у яйці, де вона линяє з утворенням линяльної оболонки. Личинка, як уже зазначалося, на відміну від німфальних фаз і дорослих кліщів, має лише три пари ніг. Досить часто життєвий цикл більш спрощений і включає одну або дві німфальні фази.

Усі кліщі поділяються на три великі групи: *Opiliosarina*, *Parasitiformes* та *Acariiformes*.

Опілоакарини, або кліщі-косарики — невелика група (відомо 12 видів) теплолюбних вільноживучих нічних хижаків, які живляться дрібними ґрунтовими тваринами, до того ж можуть використовувати в їжу пилок рослин і спори грибів.

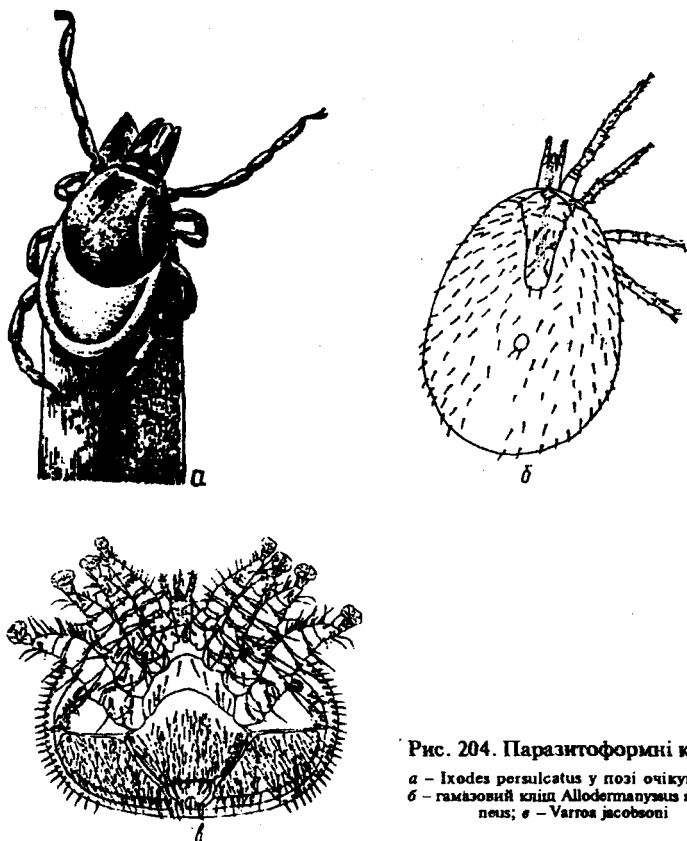


Рис. 204. Паразитоформні кліщі:

а – *Ixodes persulcatus* у позі очікування;
 б – гаметоцитарний кліщ *Alloodermapyus sanguineus*; в – *Varronia jacobsoni*

Серед паразитоформних (рис. 204) найбільш вивчено іксодові кліщі, які є тимчасовими ектопаразитами хребетних тварин та людини, а також специфічними переносниками збудників багатьох вірусних, рикетсіозних і бактеріальних природно-вогнищевих хвороб. Іксодові кліщі поширені на всіх континентах, крім Антарктиди. Описано близько 700 видів, у тому числі у фауні України — 30.

Усі вони гематофаги. Коли кліщ потрапляє на хазяїна, він розрізає його шкіру рухомих пальцем хеліцер і вводить у розріз гнатосому, крім педипальп, що відхиляються в цей момент під прямим кутом до гнатосоми. Вентральна поверхня гнатосоми має численні гачки, якими кліщ, як якорцями, фіксується в шкірі. Водночас у ранку виділяється секрет слинної залози, що швидко твердне й утворює так званий цементний футляр навколо гнатосоми. Процес насмокування крові триває багато днів; кліщ поглинає велику порцію

крові, що в десятки й навіть сотні разів перевищує масу та об'єм голодного кліща. Як правило, на кожній фазі розвитку кліщ живиться один раз. Збудники хвороб проходять у кліща частину життєвого циклу й передаються трансфазово та трансваріально. У життєвому циклі іксодових кліщів усього одна німфальна фаза.

Найбільш відомі переносники збудників кліщового енцефаліту — види іксод тайговий (*Ixodes persulcatus*), поширений у лісах тайгової зони Росії (рис. 204, а), та іксод лісовий (*Ixodes ricinus*) — мешканець Європи й Північної Африки (див. рис. 189, е). Перший вид переносить східний варіант вірусу, що спричиняє так званий весняно-літній енцефаліт — дуже тяжке, часто смертельне захворювання людини. Другий вид переносить західний варіант вірусу, що спричиняє дещо легшу форму енцефаліту.

Іксодиди беруть участь у передаванні збудників й інших хвороб людини таких рикетсіозів, як марсельська лихоманка (переносник *Rhipicephalus sanguineus*), поширена в Середземномор'ї, плямиста лихоманка, поширена в Америці (переносник *Demacentor andersoni*) та багато інших. Іксодиди завдають шкоди також тваринництву. Масове паразитування кліщів виснажує тварин, а іноді призводить до паралічу (при паразитуванні кліщів роду *Haemaphysalis*). Крім того, вони є переносниками збудників багатьох захворювань тварин (піроплазмоз, нуталіоз, бруцельоз тощо).

У країнах із сухим і теплим кліматом поширені аргасові кліщі (описано близько 100 видів, в Україні — 9), що є специфічними переносниками збудників спірохетозів, або кліщових переносних тифів (зокрема, види роду *Ornithodoros*).

Відомі випадки нападу на людей кліщів роду *Argas*, що живуть як синантропи в гніздах голубів на горищах, у старих глинобитних будівлях тощо.

До паразитоформних кліщів належить велика група так званих гамазових кліщів. Описано близько 5 тис. видів, більшість із них вільноживучі хижачки, або, як і опіліоакарини, поліфаги, але є й паразитичні види, в тому числі облигатні кровососи (тобто такі, що живляться тільки кров'ю).

Широко відомий так званий курячий кліщ (*Demanyssus gallinae*). З ним жителі міст зустрічаються в своїх домівках, куди кліщі наповзають із гнізд голубів, особливо покинутих. Укуси цих кліщів можуть спричиняти гострі дерматити. Більшу небезпеку для людини становить так званий мишиний кліщ *Allodermanyssus sanguineus* (рис. 204, б), що є специфічним переносником збудника везикульозного рикетсіозу — захворювання людини, що трапляється й в Україні.

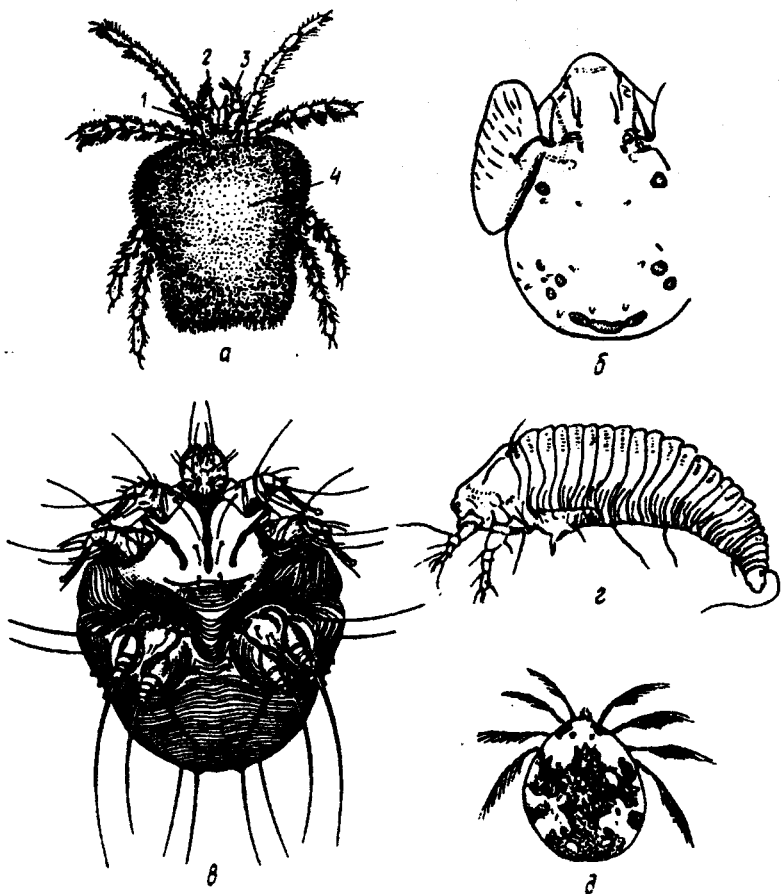


Рис. 205. Акариформні кліщі:

a – червоногілець *Trombidium*; *б* – орибатида *Galumna*; *в* – коростяний свербун *Sarcoptes scabiei*; *г* – чотириногий кліщ *Oculareites*; *д* – водяний кліщ *Hydragacina geographica*; 1 – гнатосома; 2 – хелісера; 3 – педипальпа; 4 – ідосома

Сумнозвісну славу має кліщ *Varroa jacobsoni* (рис. 204, *е*), який у 70-ті роки нашого століття почав швидко поширюватися на території України, завдаючи величезних збитків бджільництву. Кліщі живляться гемолімфою лялечок і дорослих бджіл. Чисельність паразитів у гнізді бджіл може досягати 15—30 тис. і більше.

У той же час хижих гамазид родини *Phytoseiidae* почали широко застосовувати в біологічній боротьбі зі шкідниками сільськогосподарських культур, особливо в закритому ґрунті.

Акариформні кліщі (рис. 205) — це найбільша за видами група. Вони оселяються як на суходолі, так і в морських та

прісних водоймах. Серед них є вільноживучі форми, в тому числі серйозні шкідники запасів сільськогосподарських продуктів, а також паразити рослин, тварин і людини. Проте переносників збудників інфекційних захворювань серед них мало, зокрема, кліщі-червонотільці (родина Trombiculidae) передають людині збудника японської річкової гарячки цуцугамуші (рис. 205, а).

Серед вільноживучих акариформних кліщів найкраще вивчено панцирних кліщів (*Oribatei*) (рис. 205, б), які живуть здебільшого в ґрунті та підстилці, де щільність їх може перевищувати мільйон екземплярів на 1 м². Вони трапляються також на деревах, у моху, лишайниках, норах гризунів, гніздах птахів і т.п. Відомо про виявлення кліщів в оселі людини. Орибатеї — сапро-, фіто- та мікофаги. Вони беруть участь у процесах гуміфікації та кругообігу біогенних елементів у ґрунтах, підтримують пористість ґрунту частково прокладанням у ньому ходів, частково — поїдаючи кореневу систему, що розкладається.

Давно відомі так звані хлібні, або коморні, кліщі (*Ascaroidea*), що пошкоджують запаси зерна в елеваторах і складах. При вологості понад 17 % починається масове розмноження кліщів, які видають зародок у зернах, забруднюють зерно линяльними шкурками тощо. Найбільш відомий шкідник зерна — борошняний кліщ *Ascarus siro*. Крім зерна, кліщі пошкоджують й інші харчові запаси: сухофрукти, тверді сири тощо, розмножуються на поверхні вина. Ці кліщі патогенні й для людини. При споживанні їх з їжею вони можуть спричинити гострі кишково-шлункові захворювання. Останнім часом ці кліщі дедалі частіше згадуються як агенти різних алергічних захворювань, і перш за все — нетипової форми бронхіальної астми. Алерген було виділено з ряду кліщів, але основним його джерелом виявився так званий постільний кліщ *Dermatophagoides pteronyssinus*. Алергенну дію на дихальні шляхи людини мають не стільки живі кліщі, скільки їхні покриви. Матраци та подушки — основні місця проживання кліщів (звідси й назва), де вони швидко розмножуються. Живляться *D. pteronyssinus* виключно продуктами злущування епідермісу. Мертві кліщі потрапляють у побутовий пил.

Серед ендопаразитичних акаридєвих кліщів у першу чергу слід назвати збудника корости людини — коростяного свербуна (*Sarcoptes scabiei*), що паразитує в товщі епідермісу (рис. 205, в). Характерним симптомом цієї хвороби є нестерпне свербіння, пов'язане з наявністю у кліщів речовин гострої алергічної дії. Багато видів коростяних кліщів паразитують також у шкірі більшості свійських і багатьох диких тварин.

Ектопаразитичні акаридіївці кліщі представлені високо-спеціалізованими пір'яними кліщами, що живуть на пір'ї, у порожнині очинів та на шкірі птахів усіх сучасних рядів, за винятком пінгвінів, а також волосяні кліщі, що мешкають на хутряному покриві ссавців, зокрема гризунів.

Більшість пір'яних кліщів не завдає шкоди птахам, живлячись роговими частинами пера, відмерлими лусочками епідермісу, лімфою птахів, а також гемолімфою мух-крово-сосок та пуходів, але є види, наприклад шкірний свербун *Knemidocoptes mutans*, що живе під лусочками позбавленої пір'я частини ніг курей та інших свійських птахів, який спричиняє захворювання «вапнякові ноги». Ноги викриваються білуватими бутристими кірками, під якими відбувається некроз (відмирання) тканин, через що птах може загинути.

Серйозними шкідниками рослин є дрібні червоподібні кліщі, які на всіх фазах розвитку мають тільки дві пари ніг. Це так звані чотириногі кліщі (*Tetrapodili*), (рис. 205, з). Кліщі живляться, висмоктуючи вміст окремих клітин епідермісу, внаслідок чого відбуваються деформація та зміна забарвлення листя, бруньок тощо, утворення галів різних форми і розмірів. Особливої шкоди чотириногі кліщі завдають плодовим деревам і кущам. Втрати врожаю винограду, яблук, слив, груш, цитрусових в окремі роки можуть досягати 30—70 %.

Добре відомі, особливо садівникам, павутинні кліщі (*Tetranychidae*) обплітають тонким павутинням листя рослин, з яких вони висмоктують вміст клітин і руйнують хлоропласти.

Близько 4 тис. видів акариформних кліщів (*Halacaridae*, *Hydracarina*), (рис. 205, д) живуть у воді, більшість із них — прісноводні форми, що трапляються у водах із широким діапазоном температур — від холодних до гарячих джерел. Вони пристосувалися до життя як у стоячих водоймах, так і в стрімких річках, стійкі до забруднення води. Зникнення водяних кліщів у деяких водоймах пов'язане з вимиранням різних дрібних безхребетних, на яких вони полюють.

Вивченням кліщів займається спеціальна наука — акарологія.

ДОПОВНЕННЯ ДО ТИПУ ARTHROPODA

КЛАС МОРСЬКІ ПАВУКИ (RANTORODA)

До цього класу належать виключно морські членистоногі, що стоять, незважаючи на свою зовнішню схожість на павуків, цілком окремо серед інших членистоногих.

Відомо понад 640 видів, більшість із них — мешканці субліторалі (частина морського дна завглибшки до 200 м, яка завжди вкрита водою) океанів і морів із нормальною солоністю води, але частину видів знайдено й на великих глибинах (до 5000—7000 м). У сильно опріснених морях пантоподи відсутні. У Чорному морі знайдено сім видів, найбільш поширені *Calipallene phantoma*, біля берегів Криму — *Tanystylum conirostre*.



Рис. 206. Морські павуки:

a — *Nymphon distensum*; *б* — *Decalopoda australis*; 1 — пальпи; 2 — хеліфори; 3 — хоботок; 4 — ходильні ноги; 5 — головогруді; 6 — черевце

Довжина тіла (без ніг) становить від 0,8 до 18 мм. Воно складається з короткого тулуба, який поділяється на головогруді та рудиментарне черевце. До головогрудей спереду причленований так званий хоботок, а по боках — частіше чотири, рідше п'ять або шість пар ходильних ніг (рис. 206). Довжина ніг часто в 10—20 разів більша за довжину тулуба, й здається, що тварина складається із самих тільки ніг (звідси й латинська назва, запозичена з грецької: пан — усе, под — нога).

Хоботок, як правило, циліндричний або яйцеподібний, спрямований уперед, проте в деяких видів він підігнутий на черевну сторону і спрямований униз та назад.

Головогруді складаються з 7—9 сегментів. Перші чотири сегменти зливаються між собою, утворюючи головний, або очний відділ, інші можуть бути або відокремленими, або зростатися між собою та головним відділом.

Від переднього краю тулуба над основою хоботка відходить перша пара кінцівок, так звані *хеліфори*, позаду них зразу ж розташована друга пара — *пальпи*. На черевній стороні хоботка розташована третя пара кінцівок — *яйценосні ніжки*. Хеліфори складаються з 2—3 члеників і закінчуються клішню; пальпи 5—10-членикові, яйценосні ніжки, як правило, 10-членикові. Ці три пари кінцівок значно коротші, ніж ходильні ноги, й у русі участі не беруть. У деяких видів

хеліфори, пальпи та яйценосні ніжки більш-менш редуковані (зменшена кількість члеників) або зовсім зникають (найчастіше хеліфори).

До задньої частини головного відділу та до всіх інших сегментів причленовані ходильні ноги, що мають однакову будову й закінчуються одним кігтиком, або у багатьох видів — ще з одним чи двома додатковими кігтиками.

Цікаво зазначити, що розміри та форма тіла у пантопод змінюються залежно від глибини, на якій вони живуть. На мілководді, як правило, мешкають види, що мають коротке компактне тіло та короткі ноги. Глибоководні види мають довгі тонкі ноги й здатні плавати та деякий час ширяти в товщі води. Більш того, дорослі особини деяких видів, наприклад роду *Nymphon*, які мешкають на мулкому дні у відкритому морі, вдвоє більші, ніж ті, що живуть у прибережній зоні.

Тіло пантопод, що має, особливо в мілководних форм, численні шишкоподібні та горбкоподібні вирости, вкрите хітиною кутикулою. Під кутикулою лежить епітелій, багатий на різноманітні залози.

Ротовий отвір міститься на кінчику хоботка, всередині якого знаходиться велика мускуляста глотка, що діє як насос. У її задній половині є складна система кутикулярних щетинко- та волосоподібних виростів, котрі подрібнюють та проціджують їжу (рис. 207). Тверді частинки, що після цього залишаються, викидаються через ротовий отвір. Середня кишка коротка, але має бічні вирости (дивертикули), які заходять майже в усі кінцівки, завдяки чому значно збільшується поверхня кишки. Задня кишка відкривається на кінці редукованого черевця. Спеціальні органи виділення відсутні.

Живляться пантоподи в дорослому стані м'якими тканинами багатьох морських

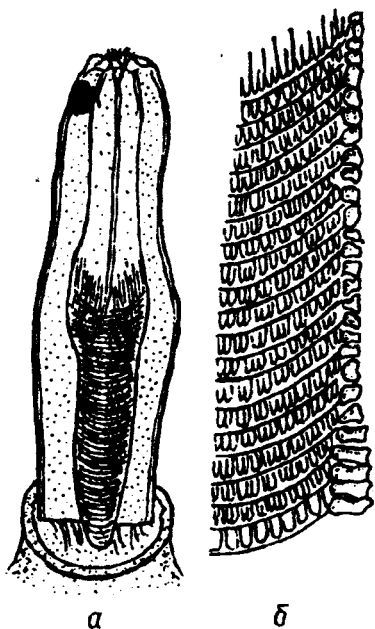


Рис. 207. Поздовжній зріз через хоботок морського павука *Phoxichilus vulgaris*:

а — хоботок із підільним апаратом; б — ділянка підільного апарата

безхребетних — гідроїдними та кораловими поліпами, медузами, губками, моховатками тощо.

Своїми кігтиками та хеліфорами морські павуки чіпляються до тіла жертви, наприклад колонії гідроїдних поліпів, розшуковують гідранта й, зануривши в нього хобот, висисають.

Кровоносна система незамкнена, представлена U-подібно зігнутою трубкою, що виконує роль серця, та системою лакун. Гемолімфа безбарвна.

Нервова система представлена над- і підглотковим гангліями, з'єднаними між собою конективами, й черевним нервовим ланцюжком. У деяких видів пантопод спостерігається концентрація гангліїв черевного ланцюжка. Своєрідну будову має частина нервової системи, що міститься в хоботку: на його передньому кінці є нервове кільце з трьома гангліозними потовщеннями, які з'єднані трьома нервовими корінцями з мозком. Від кільця вздовж глотки тягнеться нервове плетиво.

Органи чуття розвинені слабо. Є чотири примітивні вічка, що містяться на особливому непарному горбку на спинній стороні передньої ділянки тулуба. За своєю будовою вони близькі до наупліальних очей ракоподібних. За допомогою очей пантоподи здатні лише розрізняти напрямки світла. У глибоководних форм очі іноді зникають. По всьому тілу пантопод розкидані численні чутливі волоски та щетинки.

Пантоподи роздільностатеві. Часто спостерігається статевий диморфізм, зокрема в будові яйценосних ніжок. Гонادی закладаються по боках кишки, але потім відростки ста-

тевих залоз розміщуються у потовщених сегментах 4—7 пар ніг. Усередині ніг і дозрівають статеві продукти, які виводяться назовні через отвори на другому членику всіх або частини пар ніг. Яйця, відкладені самицями, намотуються самцями на яйценосні ніжки й склеюються виділеннями особливих клейких залоз у щільні муфти.

Дробіння яєць повне й рівномірне. В них формуються личинки, які мають коротеньке тіло з хоботком, тричлениковими хеліфорами та двома парами також тричленикових кінцівок (рис. 208).

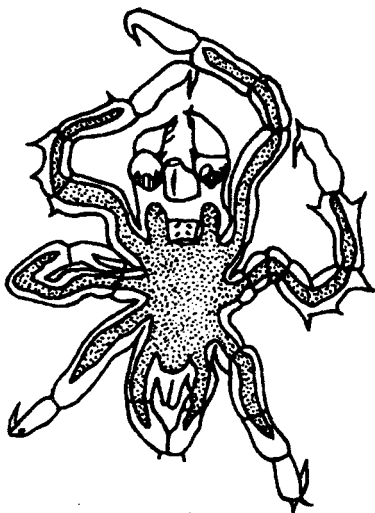


Рис. 208. Личинка пантоподи *Chaetonymphon*

Серце й статеві залози в личинки відсутні, зате є провізорні (личинкові) органи, наприклад двоклітинні або багатоклітинні павутинні залози, що лежать в основному членнику хеліфор; їхні протоки відкриваються саме тут, на кінці порожнистого шпика. Секрет залоз у вигляді нитки, що твердне у воді, іноді слугує личинкам для прикріплення до муфти або безпосередньо до яйценосних ніжок самця, де вони залишаються до кінця метаморфозу. Але в більшості морських павуків личинка залишає самця й переходить до паразитичного способу життя, прикріплюючись до хазяїна за допомогою секрету тих самих залоз. У цих личинок відомі також різні пристосування для легкого проколлювання стінок тіла хазяїна.

Личинки паразитують на гідроїдних полілах, актиніях, у мантійній порожнині двостулкових молосків. Молодь *Descachela dogieli* розвивається на амбулакральних борозенках морських зірок. Деякі личинки ведуть ендопаразитичний спосіб життя всередині гастральної порожнини гідроїдів (роди *Phoxichilidium* та *Anoplodactylus*). Під час линяння вони втрачають другу та третю пари кінцівок, і личинка легко проходить крізь ротовий отвір гідроїда в його гастральну порожнину. Тут личинка росте, проте відновлені кінцівки міцно притискуються до тіла, і тварина має вигляд щільної грудочки.

ТИП ТИХОХОДИ (TARDIGRADA)

Тихоходи — всесвітньо поширені мікроскопічні (0,05—1,4 мм) мешканці вологих біотопів суходолу, прісних та морських водойм. Вони мають малосегментне тіло з нечітко відокремленою головою, яке несе чотири пари непочленованих ніг. Травна система наскрізна. Органів дихання та кровообігу немає. Нервова система артроїдного типу. Роздільностатеві. Розвиток прямий, ріст супроводжується линяннями.

Місце тихоходів у системі залишається невизначеним. Вони мають деякі риси, спільні як із поліхетами, так і з членистоногими. Проте деякі особливості їхньої будови та ембріонального розвитку свідчать про те, що це самостійний, дуже своєрідний тип тваринного світу.

КЛАС ТИХОХОДИ (TARDIGRADA)

Тихоходи — своєрідна група тварин, що населяють численні водні та наземні біотопи, проте поділ їх на водяні та суходольні види не цілком точний, оскільки активне життя

всіх наземних видів можливе лише за наявності води. Опи-
сано понад 400 видів, в Україні відомо 50.

Тихоходи мають більш-менш циліндричне коротке, товс-
те тіло з дещо сплющеною черевною стороною, без помітної

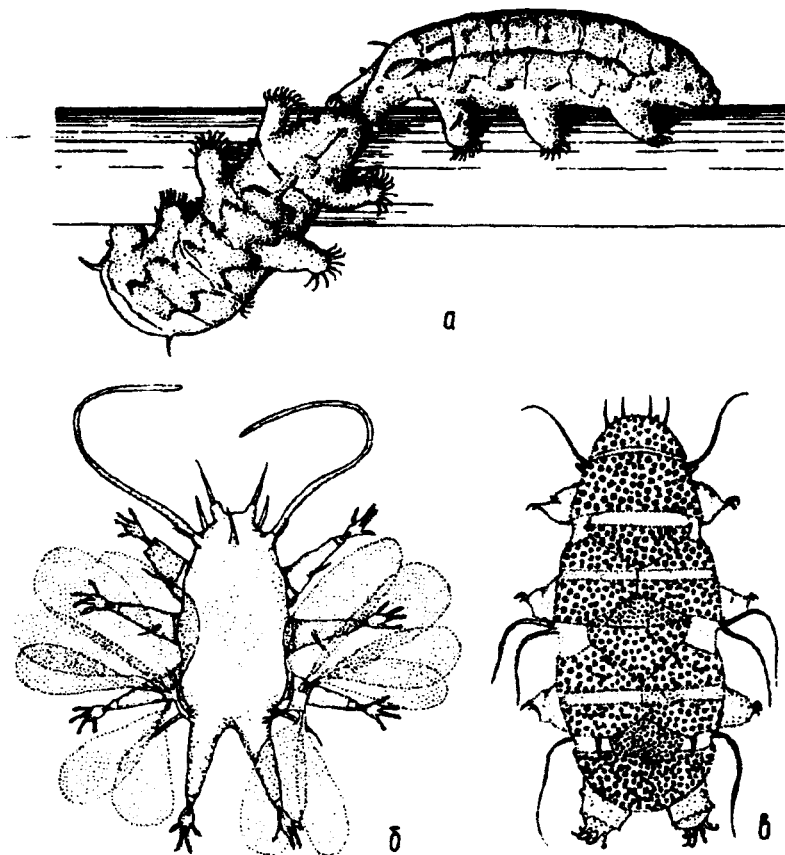


Рис. 209. Тихоходи:

а - *Echiniscodius sigismundi* на нитці морської водорості; б - *Tanarctus velatus*; в - *Echiniscus trietozus*

членистості. Вважають, що воно складається з п'яти сег-
ментів. Перший, що зливається з головною лопаттю, не має
кінцівок, наступні чотири несуть по парі ніг, три з них
розташовані по боках, четверта — на задньому кінці тіла
(рис. 209). Ноги коротенькі, нечленисті, у вигляді горбко-
подібних виростів тіла з рухомими кігтками на кінцях.
Більшість тихоходів майже безбарвні й навіть прозорі, іноді
жовто-зелені або сливово-зелені, фіолетові чи червонуваті.

Особливістю будови тіла тихоходів є постійний клітинний склад окремих тканин та органів, зокрема покривів, м'язів та середньої кишки, які в певних видів складаються з точно відомої кількості клітин, сталої протягом усього життя тварин.

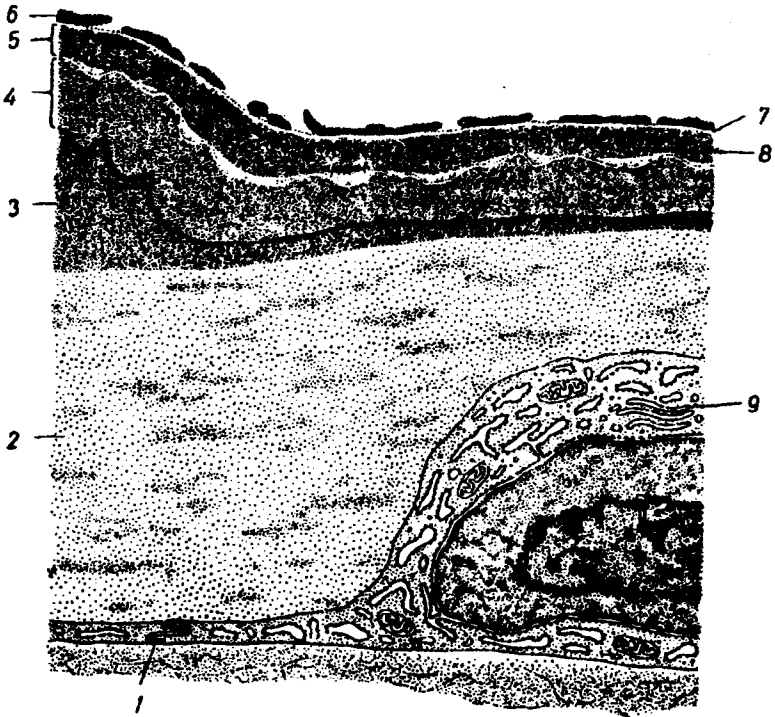


Рис. 210. Схема будови покривів тіла тихоходів:

1 - місце контакту епітеліальних клітин; 2 - прокутикула; 3 - восковий та 4 - проміжний шари; 5 - епікутикула; 6 - шар слизу; 7 - хутикулінова пластинка; 8 - білкова частина епікутикули; 9 - епітеліальна клітина

Зовні тіло тихоходів укрите кутикулою, яка за тонкою будовою та хімічним складом відрізняється від кутикули членистоногих. Вона складається з епікутикули та прокутикули (рис. 210). На поверхні епікутикули відсутній цементний шар, а є шар слизу з кислих мукополісахаридів; восковий шар залягає між епі- та прокутикулою. У прокутикулі немає порових каналців. Кутикула тихоходів не містить хітину.

Кутикула, як правило, тоненька, інколи ущільнюється, утворюючи поsegментні щитки, а в деяких видів на ній є різні шипо-, горбко-, крильцеподібні вирости тощо. Під кутикулою залягає епітелій, який ніколи не буває війчастим.

Порожнина тіла — міксоцель, заповнений гемолімфою, в якій є клітини, наповнені запасними поживними речовинами.

М'язи в тихоходів гладенькі, представлені окремими позовжними та поперечними пучками на спинній, черевній та бічній сторонах; крім того, є система м'язів, пов'язаних із кінцівками. Завдяки роботі тулубних м'язів тихоходи можуть вигинати тіло (антагоністом при цьому слугує гемолімфа).

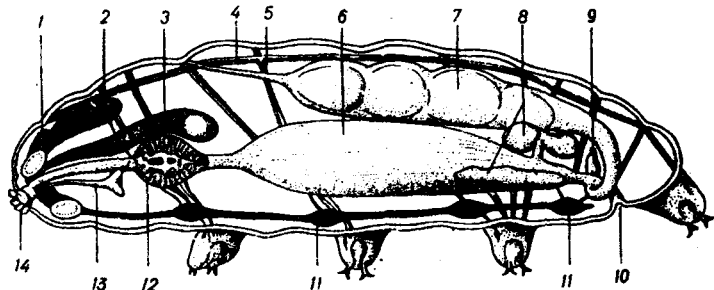


Рис. 211. Схема внутрішньої будови самиці *Macrobiotus*:

- 1 — бічна лопать мозку; 2 — око; 3 — слинна залоза; 4 — позовжні, 5 — поперечні м'язи; 6 — середня кишка; 7 — яечник; 8 — мальпігієві судини; 9 — сім'яприймач; 10 — анус; 11 — нервові ганглії; 12 — смоктальне розширення глотки; 13 — стилет; 14 — рот

Рот розташований на черевній стороні переднього кінця тіла. У ротовій порожнині є пара гострих, спрямованих уперед стилетів, якими тихоходи проколюють здебільшого хлорофілоносні клітини мохів та водоростей, рідше — дрібних нематод, коловерток, інших тихоходів і т.п., та висмоктують їхній вміст. У глотку, яка має смоктальне розширення, впадають протоки слинних залоз. Глотка веде в довгу мішкоподібну середню кишку, яка переходить у задню (рис. 211). Задня кишка у представників ряду *Eutardigrada* перед анальним отвором розширюється, утворюючи клоаку.

На межі між середньою та задньою кишками в багатьох видів є три сліпо замкнені вирости: коротенький, що лежить дорзально на кишечнику, та два довших по його боках; вони розглядаються як органи виділення, подібні до мальпігієвих судин членистоногих. Крім того, вони, ймовірно, беруть участь в осморегуляції. Непрямим підтвердженням цього є відсутність мальпігієвих судин у морських видів; у цьому разі функцію виділення виконує кишечник.

Органів кровообігу немає; дихають тихоходи всією поверхнею тіла.

Нервова система складається з чотирилопатевого надглоткового ганглія, навкологлоткових конектив та черевного нервового ланцюжка з п'ятьма гангліями (рис. 212). Від надглоткового та черевних гангліїв відходять нерви до невеликих гангліїв, розташованих біля основи ніг, шлунка тощо.

Органи чуття розвинені слабо; у передній частині тіла є пара вічок, що складаються з кількох чутливих клітин, оточених пігментними бокалами. У морських видів тут же є кілька пар чутливих придатків, що іннервуються від надглоткового ганглія.

Тихоходи роздільностатеві. Гонади непарні, мішкоподібні, розташовані над кишечником, статеві протоки (яйце- або сім'япровід) відкриваються у представників ряду *Eutardigrada* в клоаку, і статеві продукти виводяться через анальний отвір. У видів ряду *Heterotardigrada* є окремий статевий отвір, розташований поблизу ануса.

Частина тихоходів (ряд *Eutardigrada*) можуть розмножуватися шляхом партеногенезу. У популяціях деяких видів самці трапляються значно рідше, ніж самиці, а в решті видів вони зовсім невідомі. В експерименті було одержано кілька партеногенетичних поколінь *Hypsibius dujardini* та *Milnesium tardigradum*, що нормально розвивалися й жили.

Запліднення, як внутрішнє, так і зовнішнє, відбувається різними способами. Багато видів тихоходів відкладають запліднені яйця в линяльну шкірку (рис. 213) і довго не залишають її, а разом з яйцями тягнуть за собою. Рідше яйця відкладаються вільно на субстрат поодинокі або невеличкими купками.

Яйця тихоходів округлі, мають міцну оболонку, на якій часто є різні вирости, характерні для кожного виду. Кількість яєць, що відкладаються, залежить не тільки від виду, а й від фізіологічного стану самиці, зокрема ступеня її нагодованості.

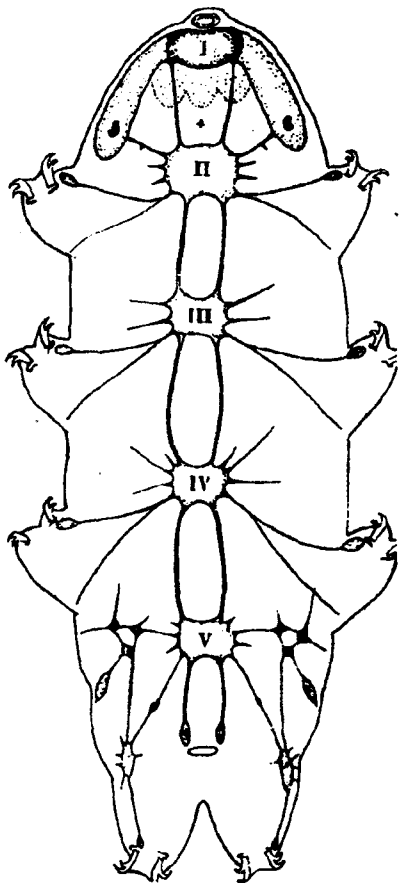


Рис. 212. Схема будови нервової системи тихохода (вигляд з черевної сторони)

Ембріональний розвиток тихоходів вивчено недостатньо. Є дані, що дробіння у них повне, рівномірне, гастрულіяція відбувається шляхом деламінації. На стадії гастрული утворюються п'ять пар бічних випинів середньої кишки, які потім відшнуровуються й дають початок ціломічним мішкам (ентероцельний спосіб утворення целома).

Розвиток прямий, ріст супроводжується линяннями. Оскільки багато органів у тихоходів складаються зі сталої кількості клітин, під час росту в основному збільшується об'єм клітин, а не їхня кількість.

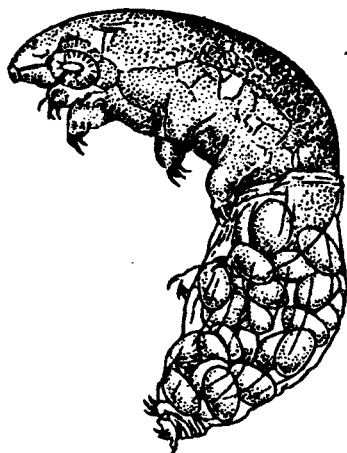


Рис. 213. Самець *Hupsibius megalopus*, яка відкладає яйця в линяльну шкірку

Як уже згадувалося, тардигради населяють надзвичайно різноманітні водні та наземні біотопи. Морські види тихоходів живуть здебільшого в прибережній смужі на ґрунті й водоростях. Серед них відомі коменсали, що селяться в мантийній порожнині моллюсків, на вусоногих і рівноногих раках і т. п., а також один паразитичний вид *Tetrakentron synaptae*, який живе на шупальцях голотурії *Leptosynapta galliennei* й живиться вмістом живих клітин хазяїна. Прісноводні тихоходи трапляються в ставках, озерах, водосховищах, джерелах тощо, але поки що

відомі представники лише кількох родів, що трапляються лише тут (більшість знайдено і на суходолі). Є дані, що на замулених ґрунтах водосховищ Дніпровського каскаду чисельність тихоходів досягає 1,5 млн на 1 м².

Цікавими є тихоходи, що живуть в екстремальних умовах. Так, тільки у воді глетчерів (глетчер — скупчення на суходолі льодових мас, що поступово рухаються під впливом сили ваги), яка збирається в невеликих заглибинах або тріщинах льоду, живе вид *Hupsibius klebelsbergi* при температурі 0—1,5°С. Антиподом йому є два види: *Thermozodium esakii*, що мешкає серед водоростей у гарячих джерелах при температурі 40°С, та *Hupsibius oberbaeuseri*, який водиться в моху по краях таких джерел.

Більшість відомих видів тихоходів населяють найрізноманітніші шпаруваті субстрати різних біотопів суходолу: листяну та хвойну підстилку в лісах, ґрунт, лишайники та мохи, у тому числі й такі, що ростуть на скелях, деревах, стічних

жолобах дахів тощо. Частина субстратів перебуває постійно у воді, але для більшості з них характерні зміни висихання та зволоження; при цьому оптимальним для активного життя тихоходів є наявність плівчастої або крапельної води, в якій тіло тварини з усіх боків оточене водою. У разі висихання субстрату тихоходи не гинуть, а переходять у стан прихованого життя (криптобіозу, від грецького крипто — таємний, прихований, біос — життя). При цьому тварина зменшується в об'ємі, її кінцівки втягуються, еластичні ділянки кутикули стягуються, утворюючи характерні складки, і тихохід набуває вигляду мікроскопічного барильця (рис. 214).

Рис. 214. *Milnesium tardigradum* у стані криптобіозу



Важливою умовою подальшого зберігання життєздатності тихоходів є повільне висихання субстрату й повільний перехід у стан криптобіозу. Після того як тварини знову потрапляють у воду, вони досить швидко оживають. Час, необхідний для відновлення життєдіяльності, залежить від тривалості висихання. Так, *Macrobiotus coronifer* після дев'ятимісячного висихання оживають через 25 хв, після 15-місячного — через 35 хв, а після 22-місячного — через добу.

У експерименті доведено, що тихоходи на стадії барильця можуть витримувати екстремальні умови, з якими в природі вони ніколи не стикаються. Наприклад, барильця *Macrobiotus* не втрачали життєздатності протягом 20 місяців при температурі від -190°C до -200°C та 8 год при температурі -272°C , а також при нетривалому нагріванні до $+100^{\circ}\text{C}$. Тихоходи виживали, навіть перебуваючи протягом кількох місяців в атмосфері, насиченій воднем, який, як відомо, непридатний для життя.

Тихоходів найчастіше поділяють на два ряди: *Heterotardigrada* і *Eutardigrada* (інколи з останнього ряду виділяють окремий ряд *Mesotardigrada* для згаданого виду *Thermozodium esakii*), проте всі дослідники зазначають, що такий поділ є штучним.

Підручник

**Щербак Галина Йосипівна
Царичкова Діана Борисівна
Вервес Юрій Григорович**

ЗООЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

Книга 2

**Художник оправи *Г. Т. Задніпряний*
Художній редактор *Т. О. Шур*
Технічний редактор *Л. І. Швець*
Коректор *Т. В. Шмиговська***

Здано до набору 14.12.95. Підп. до друку 16.04.96. Формат 84×108/32.
Папір офсетний. Гарн. Тип Таймс. Офсет. друк.
Ум. друк. арк. 16,8. Ум. фарбовідб. 17,12. Обл.-вид. арк. 18,64.
Вид. № 3690. Зам.

Оригінал-макет виготовлено у видавництві «Либідь» на ПЕОМ типу IBM AT за допомогою програмного комплексу Xerox Ventura Publisher 2.0 інженером-програмістом *Білинським М. М.* та старшим оператором *Клембіркою О. В.*

Видавництво «Либідь» при Київському університеті, 252001 Київ, Хрещатик, 10
Свідоцтво про державну реєстрацію № 05591690 від 23.04.94.

Фірма «Віпол»
252151, м. Київ, вул. Волинська, 60.

Г.Й. ЩЕРБАК
Д.Б. ЦАРИЧКОВА
Ю.Г. ВЕРВЕС

Еволюція БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

КНИГА 3

Затверджено Міністерством освіти України

Підручник для студентів
біологічних спеціальностей університетів

КИЇВ
«ЛИБІДЬ»
1997

ББК 28.691я73

Щ 61

УДК 592

*Розповсюдження та тиражування
без офіційного дозволу видавництва заборонено*

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. В.П. Шарпіло,
д-р біол. наук, проф. В.М. Бровдій

Редакція літератури з природничих і технічних наук

Зав. редакцією А.С. Мнишенко

Редактор Т.С. Мельник

У третій книзі підручника розглянуто десять типів тварин: П'ятиустки, Оніхофори, Молюски, Щетинкощелепні, Фороніди, Моховатки, Плечоногі, Погонофори, Напівхордові та Голкошкірі. В окремому розділі наведено дані про історичний розвиток безхребетних. Вміщено предметні покажчики українських і латинських назв тварин та термінів, які згадуються в усіх трьох книгах підручника.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Щ 1907000000 – 022
1997

ISBN 5-325-00662-2 (кн. 3)
ISBN 5-325-00663-0

© Г.Й.Щербак, Д.Б.Царичкова,
Ю.Г.Вервес, 1997

ТИП П'ЯТИУСТКИ (Pentastomida)	5
Клас П'ятиустки, або Язичкові (Pentastomida, або Linguatulida) . .	5
ТИП ОНІХОФОРИ (Onychophora)	9
Клас Первиннотрахеїні (Protacheata)	10
ТИП МОЛЮСКИ, АБО М'ЯКУНИ (Mollusca)	15
Клас Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata)	22
Клас Безпанцирні, або Борозенчасточереві (Aplacophora, або Solenogastres)	31
Клас Двостулкові (Bivalvia)	35
Надряд Первиннозяброві (Protobranchia)	53
Надряд Пластинчастозяброві (Autobranchia)	55
Надряд Перетинчастозяброві (Septibranchia)	64
Клас Моноплакофори (Monoplacophora)	65
Клас Черевонігі (Gastropoda)	69
Підклас Передньюзяброві (Prosobranchia)	92
Підклас Задньюзяброві (Opisthobranchia)	101
Підклас Легеневі (Pulmonata)	105
Клас Лопатонігі (Scaphopoda)	107
Клас Головонігі (Cephalopoda)	110
Підклас Наутилоїдеї (Nautiloidea)	139
Підклас Колеоїдеї (Coleoidea)	140
Викопні молюски	147
ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТРІЛКИ (Chaetognatha)	151
Клас Щетинкощелепні, або Морські стрілки (Chaetognatha)	151
ТИП ФОРОНІДИ (Phoronida)	158
Клас Фороніди (Phoronidea)	159
ТИП МОХОВАТКИ (Bryozoa)	164
Клас Покритороті (Phylactolaemata)	165
Клас Голороті (Gymnolaemata)	174
Викопні моховатки	184
ТИП ПЛЕЧОНОГІ (Brachiopoda)	184
Клас Плечонігі (Brachiopoda)	185
Викопні плечонігі	192
ТИП ПОГОНОФОРІ (Pogonophora)	192
Клас Вузdechкові (Frenulata)	194
Клас Безвужdechкові (Afrenulata, або Vestimentifera)	199
ВТОРИННОРОТІ (Deuterostomia)	203
ТИП НАПІВХОРДОВІ (Hemichordata)	205

Клас Кишководишні (Enteropneusta)	205
Клас Крилозязброві (Pterobranchia)	211
Викопні крилозязброві	215
ТИП ГОЛКОШКІРІ (Echinodermata)	216
Підтип Стебельцеві, або Прикріплені (Ctenozoa)	223
Клас Морські лілеї (Ctenoidea)	223
Підтип Ехінозої (Echinozoa)	236
Клас Голотурії, або Морські огірки (Holothuroidea)	236
Клас Морські їжаки (Echinoidea)	251
Підклас Правильні їжаки (Regularia)	261
Підклас Неправильні їжаки (Irregularia)	264
Підтип Астерозої (Asterozoa)	266
Клас Морські зірки (Asteroidea)	266
Клас Офіури, або Змієхвостки (Ophiuroidea)	283
Викопні голкошкірі	293
Огляд безхребетних тварин по ерах та періодах	296
Показчик українських назв	313
Показчик латинських назв	321
Показчик термінів	340

ТИП П'ЯТИУСТКИ (PENTASTOMIDA)

П'ятиустки — невелика група (описано близько 70 видів) теплолюбних ендопаразитів дихальної системи хребетних тварин, систематичне положення якої не встановлено. Більшість систематиків останнім часом розглядають п'ятиусток як окремий тип тварин, що мають деякі риси подібності з членистоногими, зокрема зябродишними.

Тіло п'ятиусток видовжене, звичайно різною мірою зужене до заднього кінця. Зовні воно вкрите тонкою кутикулою і, як правило, має зовнішню кільчастість. Характерною ознакою п'ятиусток є наявність на передньому кінці тіла поблизу ротового отвору чотирьох склеротизованих гачків. М'язи в п'ятиусток поперечно-смугасті. Травна система у вигляді прямої трубки, наскрізна. Видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Чоловіча та жіноча статеві системи мають досить складну будову. Ембріональний розвиток не вивчено. Життєвий цикл, як правило, пов'язаний зі зміною хазяїв.

КЛАС П'ЯТИУСТКИ, АБО ЯЗИЧКОВІ (PENTASTOMIDA, АБО LINGUATULIDA)

Більшість статевозрілих п'ятиусток — паразити легенів рептилій, передусім змій, а також ящірок та крокодилів; небагато видів роду *Linguatula* паразитує в носових пазухах собак та кошачих, один вид (*Reigardia sternaе*) знайдено в яєчниках мартинів та крячків.

Тіло п'ятиусток має різною мірою виявлену кільчастість, що в деяких видів справляє враження наявності сегментів (рис. 1), і нечітко поділене на передню та задню частини, що іноді підкреслюється різною будовою їхніх покривів. Задній кінець тіла в деяких видів роздвоюється.

Розташовані на черевній стороні переднього кінця тіла чотири гачки можуть бути прості одинарні або подвійні (рис. 2) і міститися на кутикулі на горбкоподібних виростах тіла або бути зануреними в *кутикулярні кишені*. На початку вивчення цієї групи тварин кутикулярні кишені з гачками невір-

но вважали додатковими ротовими отворами, звідки і їх назва — п'ятиустки. Гачки рухаються за допомогою сильних м'язів; ними тварини прикріплюються до тканин хазяїна. Дорослі тварини кінцівок не мають.

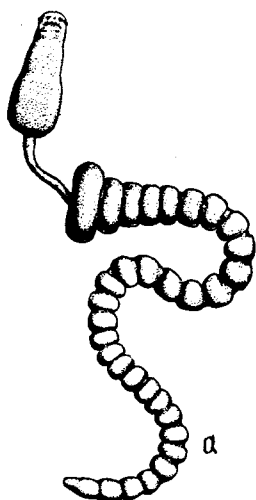


Рис. 1. П'ятиустки:
а — *Armillifer pomeroiyi*; б — *Raillietiella mabuyiae*

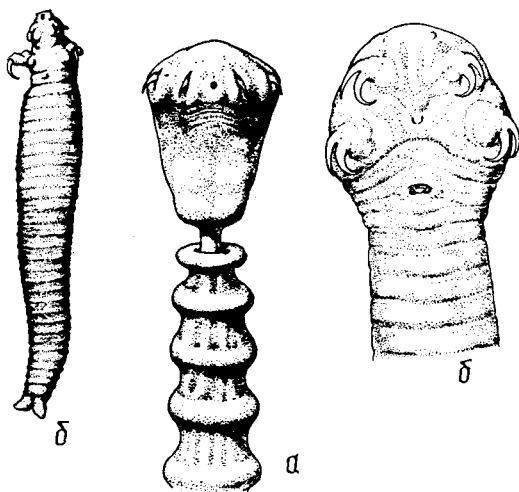


Рис. 2. Передня частина тіла *Armillifer armillatus* (а) та *Leiperia gracilis* (б)

На кутикулі, що вкриває тіло, у деяких видів є кільцеві ряди шпиків та поперечні ряди кутикулярних залозок з помітними порами, через які регулюється гідромінеральний баланс у порожнинній рідині. За будовою кутикула, так само як і поперечно-смугасті м'язи, подібні до таких у членистоногих.

Порожнина тіла не має епітеліальної вистилки; природу цієї порожнини не встановлено.

Травна система починається ротовим отвором, що розташований між гачками або позаду них. Рот постійно відкритий завдяки склеротизованій вистилці різної форми. Кишечник має вигляд прямої трубки, яка відкривається анусом на задньому кінці тіла. Живляться п'ятиустки частинками тканин та клітинами крові хазяїна.

Оформленої кровоносної системи у п'ятиусток немає; дихання відбувається всією поверхнею тіла.

Нервова система представлена єдиним підглотковим ганглієм, від якого відходять 8—11 пар нервів. Від двох із них відходять гілочки, що іннервують більшість органів передньої частини тіла. У частини п'ятиусток у підглотковому ганглію можна виділити сім гангліїв.

Органи чуття представлені численними чутливими шкірними сосочками, що розсіяні по всьому тілу; особливо їх багато на передньому кінці.

П'ятиустки — роздільностатеві тварини; статевий диморфізм у них виявляється лише в значно менших розмірах самця. Самці (рис. 3, а) мають довгий трубчастий яєчник, який може роздвоюватись у два яйцепроводи. Останні переходять у довгу дуже звивисту матку, на якій може бути один або кілька випинів (дивертикул), що слугують сім'яприймачами. Матка закінчується короткою піхвою, що у представників ряду *Serpholobaenida* відкривається поблизу заднього кінця тіла, а в представників ряду *Rogoserphalida* — на задньому кінці.

У самців один (крім видів роду *Linguatula*, що мають два) також довгий трубчастий сім'яник (рис. 3, б). Він зв'язаний із сім'яним міхурцем, від якого відходить пара сім'япроводів, що переходять у два копулятивні органи. Чоловічий статевий отвір міститься на передньому кінці тіла, неподалік від ротового отвору.

Самця може продукувати кілька мільйонів яєць із повністю сформованими личинками. Тіло личинки (рис. 4, а) звичайно овальної форми, по його боках містяться дві пари мускулистих виростів (ніжок) з рухомими гачками на кінцях. На передньому кінці тіла є так званий орган проникнення, який складається з трьох стилетів: простого середнього та

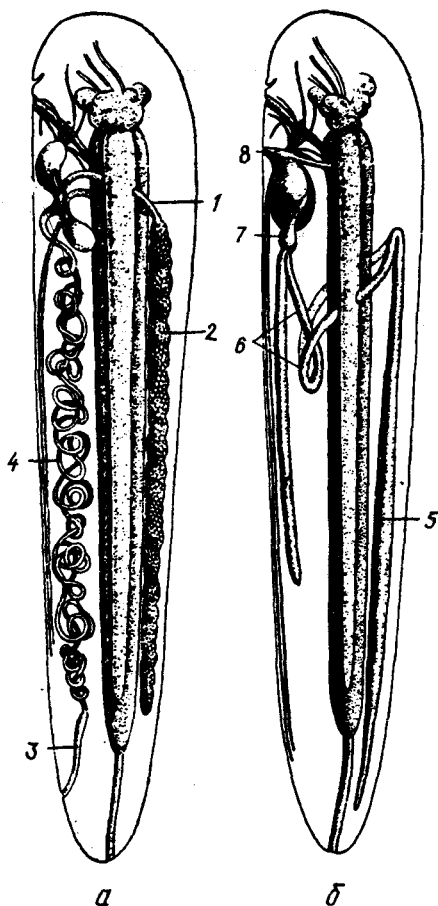


Рис. 3. Схема будови статеві системи п'ятиусток:

а — самця; б — самця; 1 — яйцепровід; 2 — яєчник; 3 — піхва; 4 — матка; 5 — сім'яник; 6 — сім'яприймач; 7 — сім'яний міхурець; 8 — статевий отвір

двох бічних вильчастих. Між передньою парою ніг на черевній стороні личинки міститься рот, який веде в стравохід і далі — у сліпо замкнений мішкоподібний шлунок. Проте в деяких видів є й тонка задня кишка.

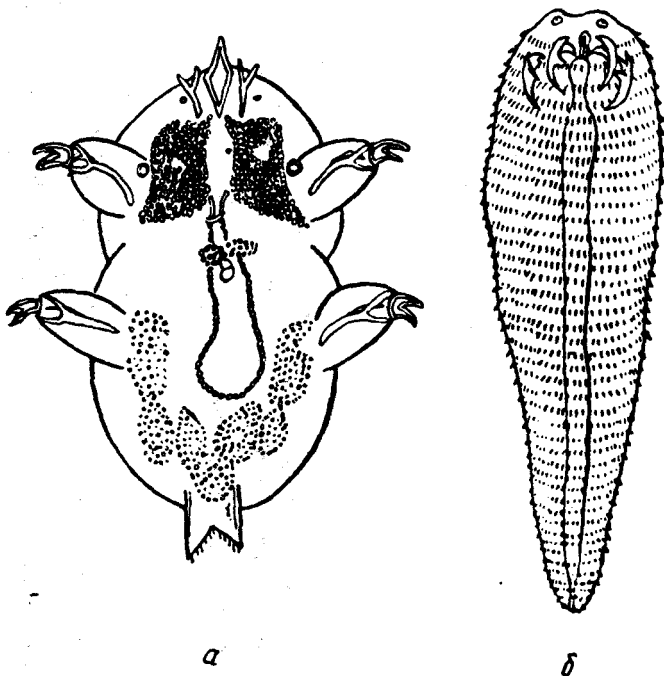


Рис. 4. Личинка і німфа п'ятиусток:

a — личинка *Pogosephalus clavatus*; *b* — німфа *Linguatula serrata*

Життєві цикли відомі лише для небагатьох видів, крім того, є часткові відомості щодо ряду інших. Проміжними хазяями п'ятиусток можуть бути комахи, риби, амфібії, рептилії, ссавці. У типовому випадку після проковтування яйця зі сформованою личинкою проміжним хазяїном вона виходить з яйця, активно проникає за допомогою стилетів та гачків на ногах через стінку кишечника в порожнину тіла і далі мігрує до того чи іншого органа (є думка, що цей рух має цілком випадковий характер). Там личинка стає нерухомою і починається її перетворення на німфу (рис. 4). При цьому п'ятиустка линяє один або кілька разів і стає інвазійною для остаточного хазяїна, який заражається паразитом, поїдаючи проміжного хазяїна.

Відомі випадки, коли остаточний хазяїн з'їдає яйця з личинками і стає проміжним хазяїном, але ймовірно, що

потім личинки з місця локалізації неспроможні мігрувати в респіраторну систему і гинуть.

Один з найбільш вивчених видів п'ятиусток — *Linguatula serrata* — поширений у всьому світі, але в Європі трапляється найчастіше. Вона паразитує звичайно в носовій порожнині м'ясоїдних тварин: собак, котів, вовків, лисиць та ін. Дрібні яйця *L. serrata* виходять назовні з носовим слизом, розсіюються навкруги, потрапляють на рослинність і разом з нею проковтуються проміжним хазайном, яким для цього виду в принципі може бути широке коло ссавців.

Ряд видів п'ятиусток було знайдено в інкапсульованому стані в людини. Найчастіше зареєстрований *Armillifer armillatus* в печінці, селезінці, легенях, очах, брижах людей в Африці, Південно-Східній Азії та Китаї. Крім того, було знайдено ще п'ять видів, серед них і згадувана *L. serrata*. Зараження людини здебільшого проходило безсимптомно і лише випадково виявлялось під час розтинів після смерті людини від інших причин. Але відомі випадки, коли локалізація личинок в очах або в тих чи інших органах призводила до втрати зору, руйнування тканин і виникнення запальних процесів.

ТИП ОНІХОФОРИ (ONYCHOPHORA)

Оніхофори — невелика група наземних хижих безхребетних, які живуть лише в умовах підвищеної вологості в тропічному та помірному поясах південної півкулі Землі. У північній півкулі вони трапляються лише в Мексиці та Південно-Східній Азії. Усього відомо понад 70 видів.

Тіло оніхофор нечітко поділене на голову з трьома парами придатків та тулуб з парними непочленованими кінцівками примітивної будови. Тіло вкрите тоненькою еластичною кутикулою, яка не виконує функції екзоскелета. Є добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Порожнина тіла — місоцель. Травна система слабо диференційована.

Кровоносна система незамкнена і представлена трубчастим серцем з метамерними остіями. Органи виділення — численні метамерні целомодукти. Дихання відбувається за допомогою трахей, які утворюють багато нерозгалужених пучків.

Нервова система складається з парного надглоткового ганглія та двох широко розставлених негангліонізованих черевних нервових стовбурів, з'єднаних між собою численними комісурами. Оніхофори роздільностатеві; запліднення в них

внутрішнє; розвиток без метаморфозу; більшість видів живородні.

До типу *Onychophora* належить один клас — *Protracheata*.

КЛАС ПЕРВИННОТРАХЕЙНІ (PROTRACHEATA)

Як уже згадувалося, первиннотрахейні — дуже вологолюбні тварини. Вони знаходять оптимальні для життя умови (крім вологості, ще й постійну температуру) у підстилці тропічних та субтропічних лісів, під камінням та корчами, у різних укриттях поблизу води. Вони дуже чутливі до висихання, тому в сухіших місцях зариваються глибше в ґрунт.

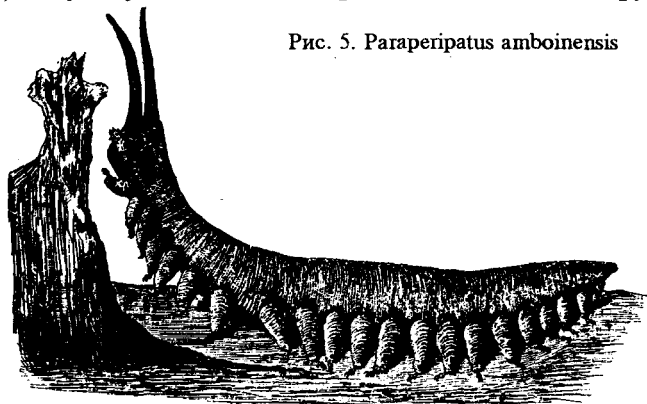


Рис. 5. *Paraperipatus amboinensis*

Розміри оніхофор коливаються від 2 до 15 см. Більшість видів має темнокоричневе або коричневе забарвлення, але є й зелені, синьо-зелені, померанчові, блакитні; однотонні або зі смугами чи плямами.

Тіло первиннотрахейних червоподібне, видовжене, циліндричне, дещо сплющене на черевній стороні (рис. 5). Зовні тіло має кільчастість, яка не відповідає справжній сегментації. Без чіткої межі воно поділяється на голову та тулуб.

Голова несе три пари непочленованих придатків (рис. 6). Попереду рота видаються дві довгі антени, біля основи яких, на спинній стороні, в більшості оніхофор міститься пара очей. Антени мають зовнішню кільчастість, але на справжні членики не поділені. На черевній стороні перед ротовою порожниною містяться два мускулястих вирости, кожен з яких має міцну склеротизовану пластинку із зазубреними краями. Це єдина пара щелеп, що є в первиннотрахейних.

Обабіч рота розташовані коротенькі вирости у вигляді со-
сочків, які мають на кінцях отвори особливих слизових залоз
(рис. 6). При подразненні з них випорскується липкий слиз.
Це органи захисту, і водночас у такий спосіб вкрай повільні
оніхофори оволодівають здобиччю — дрібними комахами,
павуками і т.п., яких вони приклеюють і роблять нерухо-
мими.

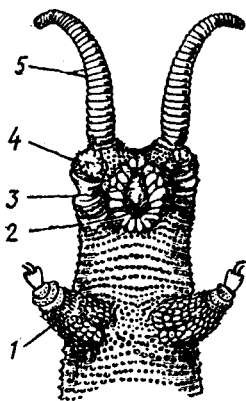


Рис. 6. Передня частина тіла *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — нога; 2 — навколоротові сосочки; 3 — щелепи; 4 — бічні сосочки; 5 — антена

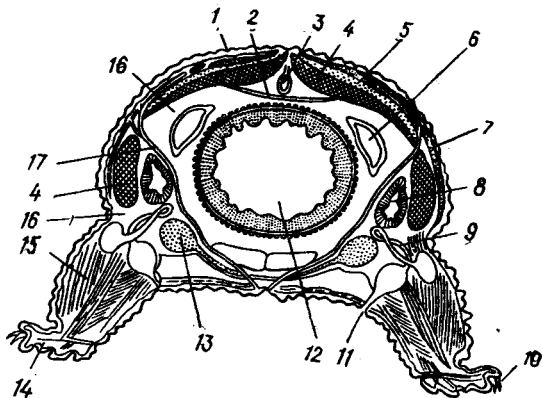


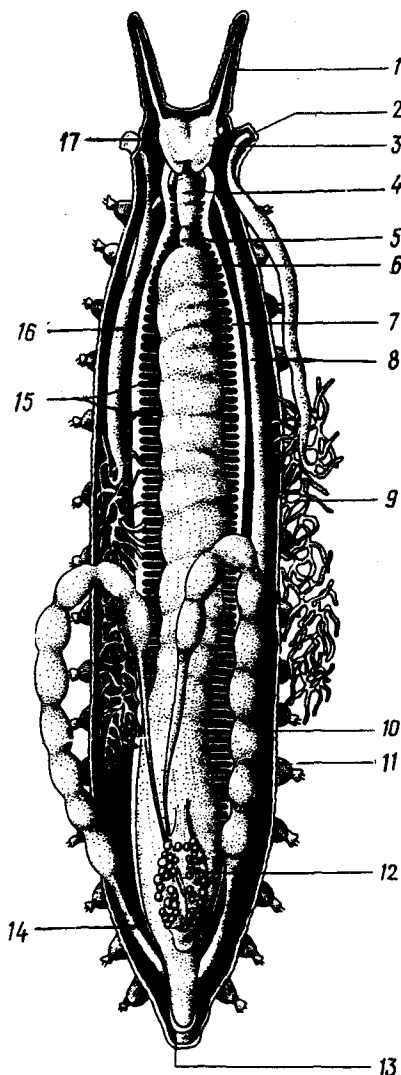
Рис. 7. Поперечний розріз через тулуб *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — кутикула; 2 — діафрагма, що відділяє перикардій; 3 — серце; 4, 5 — косі та поздовжні м'язи; 6 — протока слизовидільної залози; 7 — кільцеві м'язи; 8 — слинна залоза; 9 — целоמודукт; 10 — кігтики; 11 — видільний отвір; 12 — середня кишка; 13 — нервовий стовбур; 14 — лапка; 15 — м'язи нижки; 16 — міксоцель; 17 — дорзовентральні м'язи

На тулубі розташовані від 13 до 43 пар ніг, задня пара іноді редукується. Кожна нога — це простий мускулистий виріст тіла з двома кігтками, звідси й назва типу — оніхофора, що означає «несучий кігтики». Вважають, що кількість пар ніг відповідає кількості сегментів.

Зовні тіло вкрите тонкою кутикулою завтовшки 1—3 мкм, під якою знаходиться шар епітелію, а під ним — товстий шар волокнистої сполучної тканини. Покриви не захищають оніхофор від висихання, але водночас вони не змочуються завдяки наявності мікропапіл (дрібних сосочків), на верхівках яких є добре розвинена міцна кутикула.

Під покривами розташовані м'язи: шар кільцевих, два шари косих, що перехрещуються, та два поздовжніх, які разом утворюють справжній суцільний шкірно-м'язовий мішок. Крім того, є добре розвинені дорзовентральні м'язи (рис. 7).



Кутикула оніхофор не виконує функції екзоскелета, вона м'яка й еластична. Замість неї опорну функцію виконують покриви разом із волокнистою сполучною тканиною. Змінюючи завдяки роботі м'язів товщину та довжину окремих ділянок тіла, оніхофори заповзають у вузькі щілини або прокладають ходи в ґрунті, як це роблять дощові черви. Змієподібні рухи для них не характерні.

Поздовжній шар м'язів обмежує порожнину тіла, яка за походженням є мішаною, або міксоцелем, і не має власної вистилки. Вона заповнена гемолімфою, яка водночас є й кров'ю.

Травна система має досить просту будову (рис. 8). Рот міститься на черевній стороні голови на дні особливої передротової порож-

Рис. 8. Внутрішня будова самки *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — антена; 2 — бічний сосочок; 3 — надглотковий ганглії; 4 — глотка; 5 — стравохід; 6 — середня кишка; 7 — черевний нервовий стовбур; 8 — протока слинної залози; 9 — слизовидільна залоза; 10 — матка із зародками; 11 — тубула ніжка; 12 — яєчник; 13 — анальний отвір; 14 — яйцепровід; 15 — нервові комісури; 16 — протока слизовидільної залози; 17 — очі

нини, яка утворилася впинанням покривів. Ротова порожнина може відкриватися й закриватися завдяки наявності віночка шкірних виростів (сосочків), які утворюють її зовнішню опуклу стінку. На дні передротової порожнини, як уже згадувалося, на невеликих м'язових валиках розташована пара серпоподібних щелеп, які рухаються за допомогою спеціальних м'язів вперед і назад і розривають здобич. Сюди ж відкривається непарна протока двох великих слинних залоз,

секрет яких потрапляє на здобич, і вже тут починається її перетравлення.

Рот веде до ектодермальної передньої кишки, яка складається з мускулястої глотки та стравоходу, далі йде ентодермальна середня кишка. Остання має вигляд недиференційованої трубки, яка тягнеться через усе тіло і переходить у коротеньку ектодермальну задню кишку, що відкривається анусом на задньому кінці тіла. Оніхофори — ненажерливі хижаки, і поїдання соковитих комах та павуків компенсує їм витрати вологи.

Видільна система представлена метамерними целоמודуктами. Кожен целоמודукт складається з целомічного міхурця, в який відкривається лійка, що продовжується у звивистий каналець. На кінці каналця є розширення — сечовий міхур, який відкривається видільним отвором біля основи кінцівки. Частина каналу вкрита війчастим епітелієм. Органи виділення є в усіх сегментах тулуба, крім двох останніх, де розташовані статеві отвори.

Кровоносна система незамкнена, дуже спрощена, від неї залишається лише довга трубкоподібна судина — серце, що лежить над кишечником. Будь-яких периферичних судин немає. Задній кінець серця сліпо замкнений, передній відкритий, з боків є парні метамерні отвори — остії, через які гемолімфа засмоктується в серце, завдяки його пульсації проштовхується вперед і через передній кінець виливається в міксоцель. Остії мають клапани, завдяки яким при пульсації серця гемолімфа рухається вперед і не витікає через його бічні отвори. Серце лежить у перикардії — частині міксоцелю, відокремленій від загальної порожнини тіла тоненькою неповною перегородкою — діафрагмою.

Дихають оніхофори всією поверхнею тіла та трахеями, які починаються численними безсистемно розташованими на поверхні тіла стигмами, або дихальцями. Кожна стигма веде в пучок нерозгалужених сліпо замкнених на кінцях трахейних трубочок, які омиваються гемолімфою (рис. 9).

Нервова система представлена досить великим парним надглотковим ганглієм, з'єднаним двома навкологлотковими конективами з парою широко розставлених черевних стовбурів, які тягнуться вздовж тіла і з'єднуються між собою над анальним отвором. Між стовбурами є численні комісури. Стовбури рівномірно вкриті нервовими клітинами, які не утворюють будь-яких гангліозних скупчень. Надглотковий ганглій складається з трьох відділів — прото-, дейто- та тритоцеребрума, які іннервують відповідно очі, антени та передній відділ кишечника.

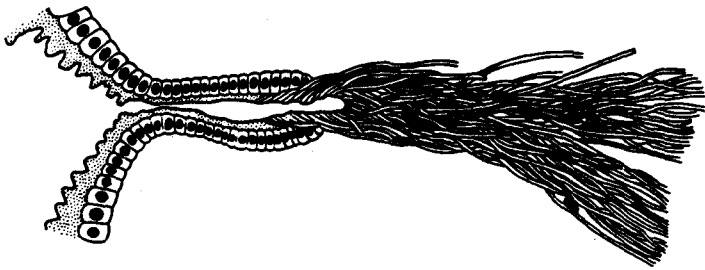


Рис. 9. Розріз через стигму та пучок трахей *Peripatopsis capensis*

Органи чуття представлені антенами, які виконують функцію органів дотику і хімічного чуття, численними шкірними дотичними сосочками та очима.

Бокалоподібні прості очі розташовані безпосередньо над мозком і за будовою нагадують очі поліхет. Зір допомагає тваринам ховатись від світла, у темряві вони орієнтуються, обмацуючи предмети антенами.

Первиннотрахейні — роздільностатеві тварини, самці в переважній більшості помітно менші за самиць. Гонади парні, містяться в задній половині тіла. У самця два шлангоподібні сім'яники продовжуються в сім'япроводи, кожен з яких на початку має розширення — сім'яний міхурець, а далі переходить у довгий звивистий канал, де формуються сперматофори. У кінці сім'япроводи зливаються в непарний мускулистий сім'явипорскувальний канал, який відкривається назовні між останньою парою ніг. Із сім'явипорскувальним каналом пов'язана придаткова залоза, секрет якої йде на побудову сперматофорів.

Жіноча статева система (див. рис. 8) складається з пари трубчастих яєчників, від яких відходять яйцепроводи. Розширені частини останніх утворюють матки, які зливаються в непарну піхву, що відкривається назовні між основами передостанньої пари ніг.

Запліднення в оніхофор сперматофорне, але сам цей процес відбувається по-різному. У африканських видів роду *Peripatopsis* самець прикріплює до поверхні тіла самиці кілька сперматофорів, з яких виходять сперматозоїди і через тріщини в покривах проникають всередину тіла. Ймовірно, що запліднення при цьому відбувається в яєчнику, бо в яйцепроводи надходять вже запліднені яйця. В інших видів сперматофори або навіть краплини сім'яної рідини відкладаються на субстрат, і самиці підбирають їх краями статевого отвору.

Тільки оніхофори роду *Sympregipatus* і види роду *Ooregipatus*, поширені в Австралії та Новій Гвінеї, відкладають у

вологих місцях досить великі яйця (до 2 мм у діаметрі). У більшості ж оніхофор має місце яйцеживородіння або справжнє живородіння, при цьому в обох випадках розвиток яєць проходить у матці. При яйцеживородінні розвиток зародка відбувається за рахунок запасів поживних речовин яйця (у видів родів *Eoperipatus* з Південно-Східної Азії та *Opisthoratus* з Південної Африки). При живородінні (у більшості видів оніхофор) розвиток йде за рахунок материнського організму: яйця міцно приростають до стінок матки, і, як через плаценту, зародок, що розвивається, живиться її виділеннями.

Розвиток у різних видів триває від шести до 13 місяців, після чого народжуються молоді особини, зовні схожі на дорослих, але з недорозвиненою статеву системою. Під час ембріонального розвитку в зародка закладаються парні целомічні мішки. Кожен з них поділений на три відділи: спинний, черевний та бічний. Згодом спинні відділи відокремлюються й розміщуються двома метамерними рядами, усі мішечки кожного ряду зливаються між собою, утворюючи дві довгі трубчасті гонади. Черевні та частково бічні відділи целомічних мішків перетворюються на метамерні целомодукти, а стінки більшої частини бічних відділів руйнуються, і на їхньому місці утворюється мішана порожнина тіла (міксоцель). Отже, в дорослих оніхофор залишками целома є невеличкі міхурці видільних органів та гонади.

Формування статевої системи в оніхофор закінчується лише на четвертому році життя. Живуть первиннотрахеїні в середньому шість-сім років, і протягом усього життя періодично линяють, з'їдаючи при цьому стару кутикулу.

Клас *Protracheata* включає всього один ряд із тією самою назвою, який поділяється на дві родини. До родини *Peripatorpidae* належать оніхофори зеленого, синьо-зеленого, а також білого кольору (у видів, що мешкають у ґрунті). Саме серед них є види, що відкладають яйця, або в них має місце яйцеживородіння. Поширені *Peripatorpidae* лише в південній півкулі.

У представників другої родини *Peripatidae* загальний тон забарвлення червонувато-бурий. Усі види цієї родини живородні, більшість з них мешкає в екваторіальному поясі.

ТИП МОЛЮСКИ, АБО М'ЯКУНИ (MOLLUSCA)

Молюски — це переважно водяні, рідше наземні вільноживучі тварини, лише деякі з них пристосувалися до паразитичного життя. Тип налічує близько 130 тис. видів. Це

целомічні тварини, які стоять на такому самому рівні організації, що й членистоногі.

Молоски — білатеральносиметричні тварини, проте частина з них (клас *Gastropoda*) стає асиметричними внаслідок зміщення ряду органів. Тіло молосків не сегментоване, лише в деяких представників проявляються деякі ознаки метамерії.

Тіло молосків, як правило, складається з трьох відділів — *голови, тулуба та ноги*, але голова може бути частково або повністю редукованою. На голові містяться рот, щупальця та очі. Нога — це мускулястий потовщений виріст черевної стінки тіла, що виконує локомоторну функцію. Нога здебільшого має вигляд плоскої підошви або кіля. Проте в деяких молосків вона видозмінюється й перетворюється на орган плавання, ловіння здобичі або частково чи повністю редукується. Тулуб міститься над ногою і може розростатися на спинну сторону у вигляді більш-менш високого горба.

Характерною ознакою молосків є мінерально-органічна *черепашка*, яка в типових випадках укриває все тіло молоска і виконує захисну функцію. Черепашка може бути суцільною, двостулковою або складатися з кількох пластинок. У багатьох форм черепашка більш-менш редукується.

Як правило, у черепашці можна розрізнити три шари: зовнішній, *конхіоліновий (периостракум)*, який складається з органічної речовини — *конхіоліну*; середній, *призматичний*, або *порцеляноподібний (остракум)*, до складу якого входить вуглекислий кальцій у вигляді призматичних кристалів, розміщених перпендикулярно до поверхні; внутрішній, *перламутровий (гіпостракум)*, побудований із найтонших пластинчастих кристалів вуглекислого кальцію, розташованих паралельно поверхні черепашки, і має характерний перламутровий блиск завдяки нерівномірному заломленню світла на поверхні цих пластинок. Кристалізація CaCO_3 відбувається на органічній основі пластинок, що складаються з білків та полісахаридів.

Під черепашкою лежить *мантія* — складка шкіри, яка вільно звисає по боках тулуба і огортає його основу. Між тулубом та мантією залишається *мантійна порожнина*, в якій містяться органи дихання — зябра або легеня, *гіпобранхіальні* (слизові) залози, органи хімічного чуття (*осфрадії*), сюди ж відкриваються отвори задньої кишки, нирок і статевого апарату. Усі ці утвори об'єднують у поняття *мантійного комплексу органів*. У наземних черевоногих молосків мантія перетворюється на орган повітряного дихання — *легеню*. У деяких груп, наприклад у більшості головоногих, мантія обгортає зовні черепашку, яка таким чином стає внутрішньою. У

головоногих мантия має добре розвинені м'язи і бере участь у реактивному русі.

Черепашка молосків утворюється завдяки секреторній діяльності епітелію краю мантиї. Спочатку виділяється білковий матрикс, який потім стає основою кристалізації вуглекислого кальцію. Джерелом кальцію, який відкладається в черепашці, є як кальцій, що всмоктується в кишечнику та транспортується до мантиї кров'ю, так і кальцій, який поглинають клітини мантиї безпосередньо з води. Черепашка збільшується в розмірах протягом життя молоска, розростаючись по вільному краю, і потовщується по всій внутрішній поверхні.

Покриви молосків складаються з одношарового шкірного епітелію та сполучної тканини (*cutica*). Крім епітеліальних, є величезна кількість залозистих клітин, що виділяють багато слизу. На різних ділянках тіла епітелій різний. На внутрішній поверхні мантиї, зябер, а часто й на підшві ноги епітелій переважно війчастий (виняток становлять головоногі молоски). Епітелій, що вистилає черепашку, не має війок, його клітини секретують речовину черепашки. Вільні від черепашки зовнішні ділянки шкірного епітелію виділяють тонку кутикулу, лише в хітонів та соленогастрів кутикула товстіша і містить численні вапнякові шипи та лусочки.

Мускулатура в молосків добре розвинена, найбільше м'язів у нозі. У багатьох ділянках тіла, особливо в мантиї та нозі, мускулатура не диференційована і дуже нагадує шкірно-м'язовий мішок червів. Проте в тілі диференціюються спеціалізовані пучки м'язів: м'язи, що втягують тіло або окремі його частини в черепашку, замикають стулки черепашки в двостулкових, забезпечують рухомість пластинок панцира в хітонів тощо. Добре розвинена також мускулатура ротового апарату та глотки. Мускулатура молосків гладенька, лише окремі м'язи глотки *Gastropoda* та замикачі черепашки деяких двостулкових попережносмугасті.

Молоски — целомічні тварини, проте целом у них не буває великим. Він неметамерний і здебільшого складається з двох невеличких порожнин: *перикардіальної*, що оточує серце, та *статевої* — порожнини гонади. Кожен із відділів целома має пару целомодуктів. Целомодукти перикардіального целома виконують видільну функцію і є нирками; целомодукти статевого целома — статевими протоками. Проміжки між внутрішніми органами заповнені паренхімою, в якій є неепітелізовані щілини — схізоцельні синуси та лакуни, заповнені рідиною. Отже, у молосків є всі можливі

порожнинні утворення: паренхіма, схізонець і целом, але в різних класів їх співвідношення різні.

Травна система починається ротовим отвором, який веде в ротову порожнину, що переходить у глотку. На межі ротової порожнини і глотки розташовані щелепи — рогові потовщення кутикули, форма і кількість яких варіюють у різних молосків. Найбільше вони розвинені в головоногих, яким слугують для захоплення та подрібнення здобичі. Характерною особливістю ротового апарату молосків є наявність особливого органа — *тертки*, або *радули*, яка міститься на *язику* — мускулястому виступі дна ротової порожнини. Вона утворена кутикулярною стрічкою, поверхня якої вкрита численними поперечними рядами рогових зубців, направлених вістрями назад. Завдяки особливій мускулатурі язик з радулою може рухатись у ротовій порожнині вперед або назад чи трохи висуватися з рота. За допомогою радули молоски можуть зішкрябувати їжу, наприклад водорості, з поверхні підводних предметів. У деяких хижих молосків радула разом із глоткою слугує для захоплення й утримання здобичі. У глотку відкриваються протоки слинних залоз. Глотка переходить у стравохід, який може розширюватися, утворюючи воло. Усе це відділи ектодермальної передньої кишки. Проте в двостулкових молосків, разом із редукцією голови, втрачається й більшість органів передньої кишки: щелепи, глотка, радула, воло, слинні залози; залишаються лише ротова порожнина й короткий стравохід.

Ентодермальна середня кишка складається з шлунка, в який відкривається велика травна залоза, так звана *печінка*, та тонкої кишки. Будова шлунка може бути різною залежно від характеру живлення. Найскладніше він побудований у молосків-детритофагів. Печінка виділяє ферменти, які розщеплюють білки, жири та вуглеводи; її клітини можуть також фагоцитувати дрібні частинки їжі. У печінці відбувається й всмоктування продуктів травлення та накопичення запасних поживних речовин. Тонка кишка переходить в ектодермальну задню, або пряму, кишку, яка відкривається в мантийну порожнину. Форма кишечника може бути різною: у частини молосків рот і анус містяться на протилежних кінцях тіла, в інших — кишечник утворює петлю — *анопедальний вигин*; у таких молосків рот та анус зближені.

Видільна система молосків складається з парних *нирок*, внутрішні кінці яких відкриваються вийчастою лійкою в перикардій, а зовнішні — у мантийну порожнину. За мезодермальним походженням та наявністю на внутрішньому кінці миготливої лійки, що відкривається в целом (перикардій),

видільні органи молосків відповідають целомодуктам кільчастих червів.

Молоски мають незамкнену кровоносну систему, лише в більшості головоногих вона стає майже замкненою. Кровоносна система молосків побудована складніше, ніж у будького з інших безхребетних. У них є серце, кровоносні судини й лакуни. Серце має різні будову і розташування в різних молосків; воно складається з 1—4 передсердь і 1—2 шлуночків та оточене перикардіальним целомом. Від шлуночка серця відходять здебільшого дві аорти (іноді може бути й одна), які поділяються на артерії; далі кров виливається в лакуни й синуси, що не мають власних стінок, а оточені тканинами і органами тіла. Кров (гемолімфа) потрапляє до передсердя по виносних судинах органів дихання (зябер, легені). Іноді, крім серця, є додаткові пульсуючі органи (зяброві серця головоногих). У більшості молосків венозні судини нечисленні, замість них є венозні синуси, і лише в головоногих венозна система повністю сформована.

Органи дихання в більшості молосків представлені *ктенідіями*, або справжніми зябрами, які лежать у мантийній порожнині. Це шкірні вирости, кожен з яких здебільшого має вигляд пера і складається із стрижня, обабіч якого розташовані зяброві пелюстки. У стрижні проходять кровоносні судини. Ктенідій може бути одна пара або багато, як у хітонів, де їх кількість може сягати 80. У багатьох черевонігих залишається лише один ктенідій. У більшості двостулкових ктенідії розростаються і, крім дихання, здійснюють функцію руху та фільтрації води, перетворюючись на фільтрсито, який відщіджує частинки їжі.

Серед молосків є форми, в яких ктенідії зникли, і замість них утворилися інші органи дихання, які фізіологічно відповідають ктенідіям, але не гомологічні їм; ці утвори називаються вторинними, або *адаптивними, зябрами*. Дихання може здійснюватися й просто через шкіру, особливо через поверхню мантиї. У наземних та деяких прісноводних черевонігих молосків водне дихання змінилося на повітряне, і органом дихання є легеня — видозмінена мантийна порожнина.

Нервова система досягає різного ступеня складності в різних класах молосків. У хітонів, соленогастрів та моноплакофор вона майже не гангліонізована і складається з навколлоткового кільця і пов'язаних з ним двох пар стовбурів, з'єднаних між собою поперечними комісурами (у двох останніх класах диференціюються *церебральні ганглії*). У більшості молосків на стовбурах у результаті концентрації нервових клітин утворюється кілька пар гангліїв, зв'язаних між собою комісурами та конективами. Такий тип нервової сис-

теми називається *рождано-вузловим*. Подальша концентрація гангліїв призводить до того, що більша їх частина зосереджується в голові, утворюючи складний мозок.

Поряд із центральною нервовою системою в усіх молосків є периферійне дифузне шкірне плетиво, яке нагадує нервовий плексус кишковопорожнинних. Воно складається з нервових клітин усіх типів і здатне до самостійних рефлексів. Складне плетиво є й у внутрішніх органах молосків; із центральною нервовою системою воно зв'язане через *букальні та вісцеральні ганглії*.

Органи чуття в більшості молосків добре розвинені. Це, передусім, пара очей, складність яких варіює від простих ямок до очних пухирів з кришталиком і склоподібним тілом. Найскладнішу будову мають очі вищих головоногих, які дуже схожі на очі ссавців. У двостулкових, які втратили головний відділ, очей немає, у деяких із них виникли вторинні очі, різні за будовою та розташуванням. На голові в багатьох молосків є щупальця — органи дотику. Органами хімічного чуття є *осфрадії*, що містяться в мантийній порожнині біля основи зябер. Більшість молосків має органи рівноваги — статоцисти. Для хітонів характерні так звані *естети*, що пронизують пластинки черепашки і реагують на силу течії та світло.

Серед молосків є роздільностатеві й гермафродити. Статеві залози за походженням парні, проте в багатьох є лише одна залоза, яка утворилася внаслідок злиття двох, або редукції однієї з них. Статеві протоки утворюються з целомодуктів, їх складність залежить від способу запліднення. У видів із зовнішнім заплідненням статеві протоки мають просту будову; у видів із внутрішнім заплідненням вивідні протоки значно ускладнюються.

Ембріональний розвиток молосків дуже схожий на розвиток багатошетинкових кільчаків. Здебільшого яйця містять помірну кількість жовтка і зазнають спірального детермінованого дробіння; гастрюляція відбувається за типом інвагінації. Бластопор у молосків, як і в поліхет, щілиноподібно витягується і зростається ззаду наперед; згодом передня його частина перетворюється на ротовий отвір, а на місці задньої частини виникає анус. Потім формується личинка — *трохофора*. У більшості молосків трохофора перетворюється на складнішу личинку — *велігер*, який має зачатки характерних для молосків органів: черепашки і ноги та більш розвинений прототрох, що дістав спеціальну назву *паруса (велюм)*. Іноді з яйця виходить відразу велігер або ж усі личинкові стадії проходять в яйці, і з нього виходить сформований молоск,

але це — вторинне явище. У головоногих яйця дуже багаті на жовток, дробіння дискoidalне, а розвиток прямий.

До типу Mollusca належать сім класів: Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata), Безпанцирні, або Соленогастри (Aplousophora, або Solenogastres), Двостулкові (Bivalvia), Моноплакофори (Monoplacophora), Черевоні (Gastropoda), Лопатоні (Scaphopoda) та Головноі (Cephalopoda).

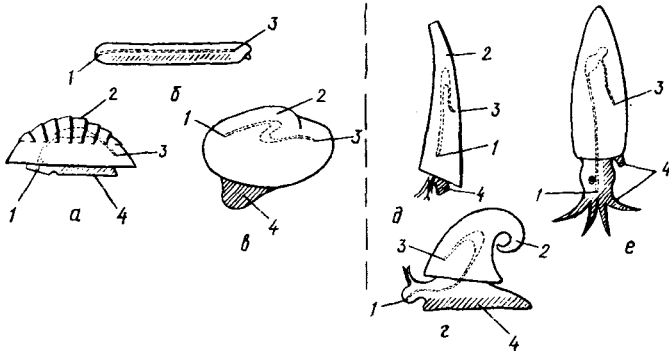


Рис. 10. Плани будови молюсків різних класів:

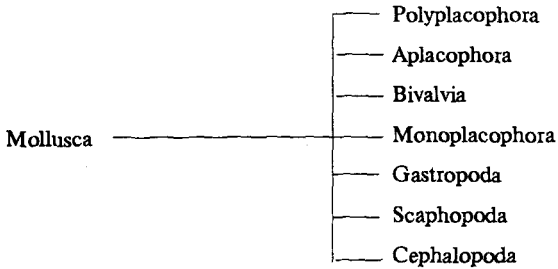
а—б — без нутрощевого мішка; г—е — з нутрощевим мішком; 1 — рот; 2 — черепашка; 3 — анус; 4 — нога

Традиційно тип поділяють на два підтипи: Боконервові (Amphineura), куди відносять перші два класи, та Черепашкові (Conchifera) — решту класів. Останнім часом пропонуються інші варіанти поділу типу.

За планом будови класи молюсків можна поділити на дві групи (рис. 10). До першої групи належать молюски, в яких рот і анус містяться на протилежних кінцях тіла; черепашка, якщо вона є, складається з кількох пластинок (спинних або бічних); при метаморфозі личинка рівномірно росте в довжину. До цієї групи можна віднести класи Polyplacophora, Aplousophora та Bivalvia. На відміну від цього, у другій групі класів рот і анус зближені, на спині є нутрощевий мішок та анопедіальний вигин кишкового каналу; черепашка суцільна; при метаморфозі в личинки на спині утворюється горб, в який втягується петля кишкового каналу (анопедіальний вигин). Ці молюски ніби складені вдвоє, задній кінець їхнього тіла насправді є серединою спинного горба. До цієї групи належать класи Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda та Cephalopoda.

Тип

Класи



КЛАС ПАНЦИРНІ, АБО ХІТОНІ (POLYPLACOPHORA, АБО LORICATA)

До цього класу належать виключно морські тварини, які мешкають переважно на літоралі, і лише деякі з них проникають на більші глибини. Це малорухомі, здебільшого рослиноїдні тварини, які присмоктуються до скель та твердого ґрунту мускулистою ногою. Усього відомо близько 1000 видів, у Чорному морі їх 3.

Це переважно невеликі тварини. Довжина тіла найдрібніших із них ледь досягає 1 см, найбільших — 30—40 см, маса — кількох кілограмів. Спинна поверхня здебільшого забарвлена у вохряно-жовті або коричневі тони з плямами всіх кольорів райдуги.

Форма тіла хітонів найчастіше видовжено-овальна, сплюснена в спинно-черевному напрямі. Тіло складається з голови, тулуба та ноги. Більша частина спинної сторони тіла вкрита черепашкою, яка складається з восьми окремих пластинок, рухомо з'єднаних між собою (рис. 11). По периферії спинної сторони, вільної від черепашки, міститься *крайова зона мантії*, або *перинотум*.

Передню частину черевної сторони тіла займає голова з ротовим отвором, яка поперечною борозною відокремлена від ноги. Органів чуття, характерних для інших молюсків, на голові немає. Нога займає більшу частину черевної поверхні і має велику пласку підшву. Голова і нога облямовані широкою м'язистою складкою — мантією. Між головою й ногою та мантією розташована глибока *мантійна борозна* (мантійна порожнина). Вона оточує не тільки ногу, а й голову молюска. У мантійній борозні міститься мантійний комплекс органів: зябра (ктенідії), осфрадії, анальний, парні статеві та видільні отвори.

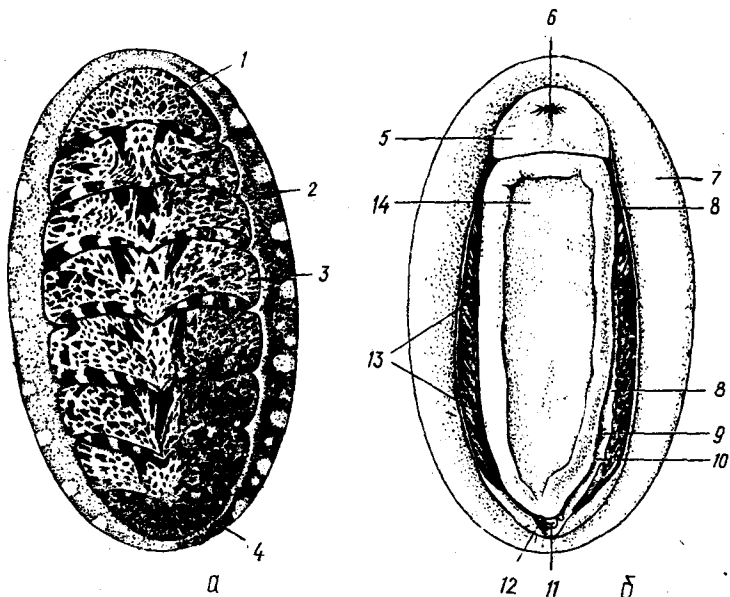


Рис. 11. Зовнішня будова хітона *Topicella marginea*:

а, б — вигляд зі спинної та черевної сторін; 1 — I пластинка черепашки; 2 — крайова зона мантиї; 3, 4 — IV та VIII пластинки черепашки; 5 — голова; 6 — рот; 7 — мантия; 8 — мантийна борозна; 9 — 11 — статевий, видільний та анальний отвори відповідно; 12 — осфрадій; 13 — зябра; 14 — нога

Черепашка хітонів, як уже зазначалося, складається з восьми пластинок, розташованих черепицеподібно в один ряд так, що кожна з них своїм заднім краєм прикриває передній край наступної пластинки. Кожна пластинка складається з чотирьох шарів: зовнішнього, дуже тоненького конхіолінового — *періостракума*; під ним — пігментований шар — *тегментум*; глибше — товстий непігментований — *артикуламентум* і найглибший, внутрішній — *перламутровий гіпостракум*. Тегментум специфічний для хітонів, він складається переважно з хітиноподібної речовини і є потовщеним продовженням кутикули перинотума, який загортається на краї черепашки. Він утворюється відкладанням кутикулярної речовини на поверхні артикуламентума. Останній складається переважно з вуглекислого кальцію. Тегментум не повністю вкриває артикуламентум. На більшості пластинок нижній шар видається спереду і з боків у вигляді плоских крилоподібних виступів. Передні виступи прикриваються задніми краями попередніх пластинок, а бічні — складками мантийної крайової зони.

На поверхні черепашки містяться численні пори, що продовжуються в розгалужені каналці, які пронизують наскрізь

черепашку, доходячи до спинного епітелію. У цих каналцях містяться характерні лише для хітонів спинні органи чуття — естети (див. далі).

У деяких видів черепашка може редукуватися. Наприклад, у *Styrotolax* пластинки її зменшені, віддалені одна від одної, і тварина нагадує черва своїм звуженим і витягнутим у довжину тілом. В інших форм, наприклад криптохітонів (*Styrotichiton*), мантия повністю обростає черепашку, так що ззовні її не видно.

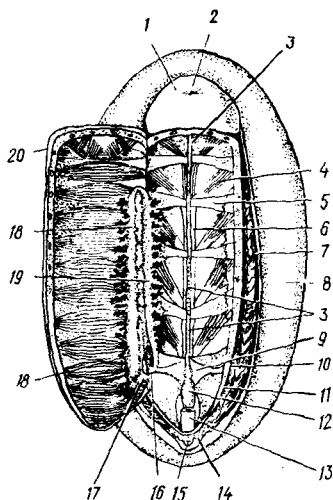


Рис. 12. Будова мускулатури, кровонесної та видільної систем хітона *Tonicella patagoea* (розтин зі спинної сторони; більшість нутрощів видалено):

1 — голова; 2 — рот; 3 — аорта; 4 — косий мускул; 5 — поперечний мускул; 6 — прямий мускул; 7 — зябра; 8 — мантия; 9 — перикардій; 10 — зовнішній статевий отвір; 11 — видільний отвір; 12 — цілуночок; 13 — пряма кишка; 14 — осфрадій; 15 — анус; 16 — внутрішній отвір нирки в перикардій; 17 — сечовід; 18, 19 — зовнішнє та внутрішнє коліна нирки; 20 — нога

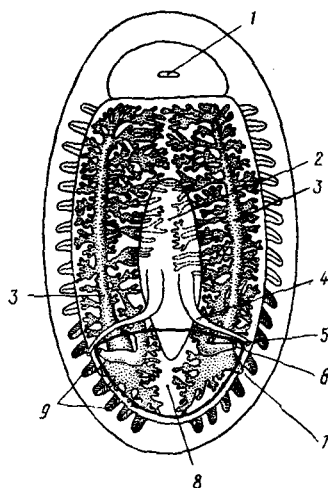


Рис. 13. Схема будови целома та статеві системи *Polyplacophora*:

1 — рот; 2 — гонада; 3 — нирка; 4 — статеві протока; 5 — статевий отвір; 6 — внутрішній отвір нирки в перикардій; 7 — видільний отвір; 8 — перикардій; 9 — зябра

Шкіра хітонів складається з епітелію, вкритого кутикулою, та шару сполучної тканини; її будова в різних ділянках тіла різна. Підшву ноги, мантийну порожнину, зябра й спинну поверхню тіла під черепашкою вкриває звичайний епітелій з тонкою кутикулою; на зябрових пелюстках епітелій частково війчастий. Серед епітеліальних клітин є й залозисті слизові клітини, особливо багато їх на підшві ноги.

Шкіра крайової зони мантиї — перинотума — має своєрідну будову. Вона вкрита товстим шаром кутикули, яка на спинній стороні містить численні вапнякові шипи та хітинові

голки, що утворюються в епітелії, а на черевній — ще й вапнякові пластинки з гострими краями.

Сполучна тканина шкіри має волокнисту будову і пронизана численними м'язовими волокнами.

Крім м'язів шкіри, у хітонів добре розвинена мускулатура пластинок черепашки: це поздовжні, косі й поперечні м'язи, які з'єднують суміжні пластинки. Завдяки роботі м'язів черепашки хітон може при небезпеці згортагися на черевну сторону, захищаючи м'які частини тіла. Міцна мускулатура ноги наскрізь пронизана м'язовими волокнами, що йдуть у різних напрямках: поздовжніми, поперечними, косими та дорзо-вентральними (рис. 12). Останні дорзальними кінцями прикріплюються до пластинок черепашки і, з обох боків обминаючи внутрішні органи, віялоподібно розходяться по нозі. Нога хітона є органом руху та присмоктування до субстрату. Край мантії також у всіх напрямках пронизані м'язовими волокнами, завдяки чому при присмоктуванні тварини до субстрату мантія здатна щільно прилягати до найдрібніших нерівностей. Є ще й спеціалізована мускулатура ротової порожнини, глотки, радули тощо.

Целом хітонів складається з двох незалежних утворень: статевого целома, що міститься посередині тіла і є порожниною гонади, та перикардіального, який розташований ближче до заднього кінця тіла і в якому лежить серце (рис. 13). Кожен із відділів целома має свою пару целомодуктів; целомодукти статевого целома функціонують як статеві протоки, а заднього, перикардіального, — як нирки. Велика порожнина тіла, в якій містяться нутрощі, є первинною порожниною — сізоцелем. Паренхіма розвинена переважно в черевній стінці голови, крайовій зоні мантії та особливо в нозі.

Травна система починається ротом на нижній стороні голови і складається з ротової порожнини, глотки з придатковими залозами, стравоходу, шлунка з печінкою, середньої та задньої кишок (рис. 14). Глотка має добре розвинені м'язи. Із дна глотки в її порожнину видається поздовжній мускулястий валок — язик. Його поверхня вкрита товстою роговою кутикулою, на якій розташовані поперечні ряди зубців. Це — тертка, або радула. Передній кінець язика з радулою може висуватися з глотки, а задній занурений у довгу *радулярну піхву*, на дні якої є група епітеліальних клітин (*одонтобластів*), що утворюють рогові зубці радули. Радула росте, як ніготь: передні зубці її поступово стираються, а на дні радулярної піхви постійно утворюються нові, що висувуються з піхви на поверхню язика. Зубці радули дуже міцні, до їх складу входить залізо у вигляді магнетиту. Язик із

радулою має добре розвинену мускулатуру; він рухається вперед і назад, як тертка, зішкрібаючи з каміння та скель водорості.

У глотку відкривається пара невеличких слинних та пара великих, так званих *цукрових залоз*, секрет яких сприяє перетворенню крохмалю їжі на цукор. Глотка переходить у вузький стравохід, який продовжується в середню кишку. Передня її частина утворює мішкоподібне розширення — шлунок, у який відкриваються протоки великої дволопатевої печінки. Решта середньої кишки (тонка кишка) дуже довга, вона утворює кілька петель і переходить в ектодермальну задню кишку, яка міститься під перикардієм і закінчується анальним отвором у задній частині мантийної борозни.

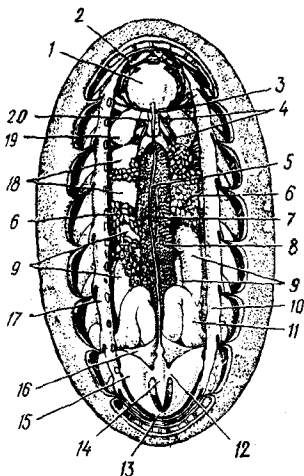


Рис. 14. Внутрішня будова самки *Tonicella patmoea* (розтин зі спинної сторони):

1 — глотка; 2 — слинна залоза; 3 — діафрагма; 4 — м'язи-ретрактори глотки; 5 — аорта; 6 — печінка; 7 — статеві артерії; 8 — яєчник; 9 — кишка; 10 — перерізани сліпі вирости нирки; 11 — яйцепровід; 12 — отвір між передсердям та шлуночком; 13 — канал, що з'єднує два передсердя; 14 — шлуночок; 15 — передсердя; 16 — перикардій; 17 — стінка тіла; 18 — шлунок; 19 — цукрова залоза; 20 — стравохід

Видільна система складається з пари досить великих нирок (целомодуктів), які лежать по боках тіла (див. рис. 12, 13). Кожна нирка має форму U-подібного, дуже розгалуженого каналу, кінець якого спрямований назад. Один кінець нирки закінчується лійкою, що відкривається в перикардії (цей отвір називається *рено-перикардіальним*); другий — відкривається видільним отвором на дні мантийної борозни попереду ануса.

Кровоносна система хітонів незамкнена; до її складу входять серце, кровonosні судини, лакуни та синуси (див. рис. 12, 14). Серце міститься на спинній стороні тіла в перикардії; воно складається з одного шлуночка та двох передсердь, що лежать обабіч шлуночка. Шлуночок — видовжений мускулистий мішечок; передсердя також мають м'язові стінки, але тонші, ніж у шлуночка; передсердя сполучаються зі шлуночком отворами з клапанами, які перешкоджають зворотному рухові крові. Позаду шлуночка передсердя сполучаються одне з одним вузьким каналом. Задній кінець шлуночка замкнений сліпо, а передній продовжується в аорту, яка проходить посередині тіла до голови, де широким

отвором відкривається в синус голови. Аорта утворює численні розгалуження (артерії), які проникають у товщу статевої залози. Решта кровоносної системи — це вузькі щілини в сполучній тканині — лакуну та великі оформлені порожнини — синуси. Із головного синуса кров надходить до кишечника й печінки, далі потрапляє в систему лакун, які зливаються в три поздовжні синуси ноги (рис. 15). З них

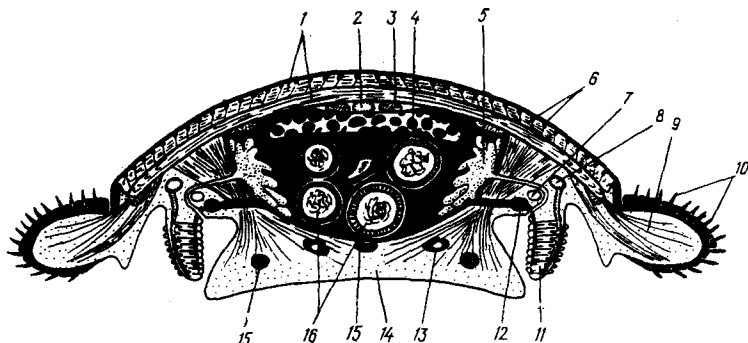


Рис. 15. Схема поперечного зрізу хітона:

1 — черепашка; 2 — аорта; 3 — поздовжній м'яз; 4 — яєчник; 5 — нирка; 6 — естети; 7 — плевровісцеральний стовбур; 8 — приносна зяброва судина; 9 — м'язи перинотума; 10 — кутикулярні шипи; 11 — зябра; 12 — виносна зяброва судина; 13 — педальний стовбур; 14 — нога; 15 — кровоносна лакуна; 16 — кишка

венозна кров прямує до приносних зябрових синусів і, насичена киснем, виносними синусами потрапляє до передсердь, які перекачують її в шлуночок.

Органами дихання в хітонів є ктенідії, які залягають на дні мантийної борозни в один ряд із кожного боку (див. рис. 11). Кількість їх, на відміну від більшості моллюсків, коливається від 4 до 80 пар, причому одна пара, яка лежить позаду видільних органів, більша за інші. Кожен ктенідій має двопірчасту будову: він складається із загостреної осі та зябрових пелюсток, які з обох боків відходять від неї. Поверхня пелюсток вкрита війчастим епітелієм, завдяки роботі якого навколо зябри циркулює вода, що сприяє газообміну.

Нервова система хітонів складається з нервового кільця, яке оточує передній відділ кишечника, і пов'язаних із ним двох пар поздовжніх нервових стовбурів — *педальних* та *плевровісцеральних* (рис. 16). Надглоткова частина нервового кільця називається *церебральною дугою* (мозком) і має вигляд товстого тяжа без гангліїв. Підглоткова частина (*субцеребральна комісура*) значно тонша, з нею пов'язані маленькі парні — *букальний* та *субрадулярний* — ганглії. Педальні стовбури розташовані в товщі мускулатури ноги, яку вони іннервують; плевровісцеральні залягають у тулубі над мантий-

ною борозною; на задньому кінці тіла над анальним отвором вони зливаються. Педальні стовбури з'єднані між собою і з плевровісцеральними стовбурами численними поперечними комісурами, розташованими без певного порядку. Навколوجلоткове кільце і пов'язані з ним ганглії іннервують голову, ротову порожнину та кишечник; плевровісцеральні — зябра, мантию, мускулатуру тулуба, нирки й серце; педальні — ногу.

Органи чуття в хітонів розвинені слабо, що пов'язано з їх малорухомим способом життя. У них немає справжніх очей, головних щупалець, органів рівноваги. Розвинені переважно органи дотику та хімічного чуття. До органів хімічного чуття (нюху) слід віднести валок чутливого епітелію, який залягає на дні мантийної борозни біля основи зябер, та невеличкі осфрадії, що містяться обабіч анального отвору (див. рис.11). Останні мають вигляд групи високих пігменто-

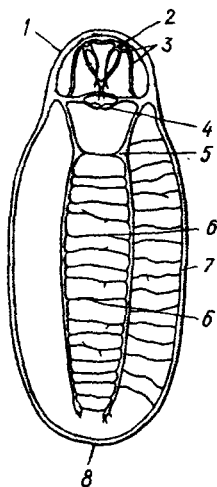


Рис. 16. Центральна нервова система хітона *Acanthochiton discrepans*:

1 — церебральна дуга; 2 — букальний ганглії; 3 — нерви до ротової порожнини та глотки; 4 — субрадулярний ганглії; 5 — педальний стовбур; 6 — педальні комісури; 7 — плевровісцеральний стовбур; 8 — комісура плевровісцеральних стовбурів

ваних чутливих клітин. Органом смаку є так званий *субрадулярний орган* — вгін ротової порожнини, вкритий чутливими клітинами.

Функцію органів дотику виконують так звані *естети*, за допомогою яких тварина здатна сприймати силу течії й тиск води, що омиває її тіло. Естети розташовані на спинній стороні пластинок черепашки в каналцях тегментума. Є два види естетів: великі — *мегалестети* та численні дрібні — *мікрестети*, які відгалужуються від мегалестета (рис. 17). Навколо одного мегалестета міститься понад 20 мікрестетів. Над кожним із естетів утворюється кутикулярний ковпачок, який прикриває чутливі та залозисті клітини. Внутрішні кінці чутливих клітин продовжуються в нервові волокна, які проходять по каналцях у товщі черепашки і з'єднуються з плевровісцеральними стовбурами.

Хітони — роздільностатеві тварини, але відрізнити самицю від самця за зовнішніми ознаками неможливо. Гоната (яєчник або сім'яник) непарна, міститься посередині тіла над кишечником; від неї відходять парні протоки (яйце- або

сім'япроводи), які відкриваються парою статевих отворів на дні мантийної борозни. Копулятивних органів немає.

Хітони відкладають яйця просто у воду поодиноці або в драглистих шнурах, а деякі види — у мантийну борозну, яка перетворюється на виводкову камеру.

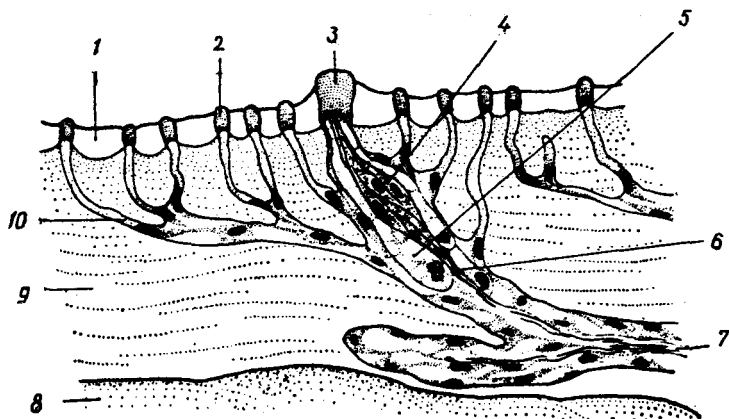


Рис. 17. Фрагмент зрізу через черепашку хітона з естетами:

1 — періостракум; 2 — ковпачок мікрестета; 3 — ковпачок мегалестета; 4 — ниткоподібні клітини мегалестета; 5 — залозиста клітина; 6 — відростки ниткоподібних клітин; 7 — нервові волокна; 8 — артикуламентум; 9 — тегментум; 10 — клітина мікрестета

Дробіння у них спіральне, гастрულляція відбувається шляхом інвагінації. У хітонів закладаються парні мезодермальні смужки, але вони ніколи не сегментуються, і згодом розпадаються на окремі клітини, які розсіюються в первинній порожнині тіла. Обабіч кишки вони утворюють два скупчення, в яких з'являються порожнини; з цих скупчень утворюються перикардій та нирки. Із мезодерми розвиваються також мускулатура та сполучна тканина (паренхіма). Статеві залози відокремлюються пізніше з двох розростань перикардія, які згодом зливаються в непарну гонаду.

З яйця виходить типова трохофора, схожа на трохофору кільчастих черв'яків. Вона має тім'яну пластинку з китицею війок та прототрох (рис. 18). Потім вона набуває деяких ознак панцирних молосків: на майбутній спинній стороні з'являються зачатки восьми пластинок черепашки; одна з них розвивається попереду прототроха, а сім — позаду нього. На черевній стороні з'являється зачаток ноги у вигляді виступа, вкритого війками; під прототрохом утворюються одна-дві пари вічок. Личинка недовго плаває в товщі води, рівномірно росте, потім опускається на дно. Личинкові органи (прототрох, вічка тощо) руйнуються; по боках тіла утво-

рюється поздовжня мантийна борозна, в якій закладаються зябра. Тіло поступово набуває характерної для хітонів форми.

Більшість хітонів мешкає на мілководді, а багато видів населяють зону прибою. Вони міцно прикріплюються до каміння або скель, причому нога і нижня сторона мантиї відіграють роль могутнього присоска. Якщо хвиля все-таки зриває моллюска, він згортається в кульку, захищаючи таким чином м'яку черевну сторону тіла. У такий спосіб хітони захищаються й від ворогів; відомі лише поодинокі випадки знаходження їх у шлунках риб та морських зірок.

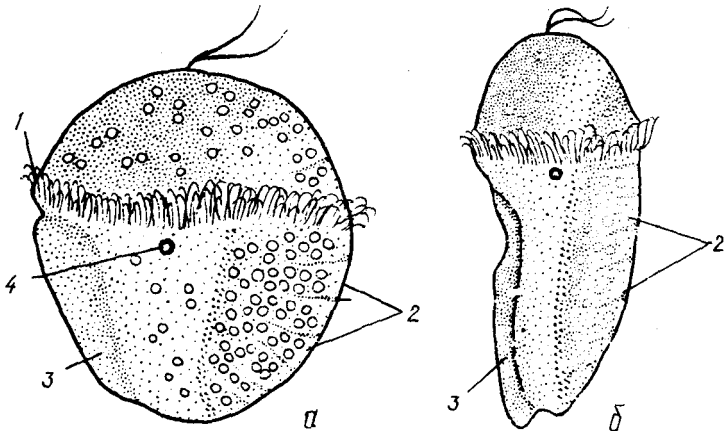


Рис. 18. Розвиток хітона *Ischnochiton magdalensis*:

а — трохофора на початку метаморфозу; б — плинша стадія; 1 — прототрох; 2 — зачаток пластинок черепашки; 3 — зачаток ноги; 4 — вічко

Деяких хітонів вживають в їжу, наприклад *Chiton tuberculatus*, *Cryptochiton stelleri* та інших; їдять м'язисту ногу та в деяких випадках «ікру» цих моллюсків.

У північних морях Східної Європи звичайними є мармуровий хітон *Tonicella marmorea*, білий хітон *Trachydermon albus* та *Lepidopleurus arcticus*. У далекосхідних морях трапляється великий, до 18 см завдовжки, криптохітон Стеллера, в якого мантия вкриває всю верхню сторону, через що спинних пластинок не видно.

Панцирні не витримують сильного опріснення й тому здебільшого населяють моря з океанічною солоністю. У Чорному морі відомо всього три види: найпоширеніший *Middendorffia sarpeagum*, що мешкає на малих глибинах під прибережним камінням і серед черепашника, а також *Acanthochitona fascicularis* і *Lepidochitona cinerea*, які селяться на поверхні підводного каміння й скель.

КЛАС БЕЗПАНЦИРНІ, АБО БОРОЗЕНЧАСТОЧЕРЕВІ (APLACOPHORA, АБО SOLENOGASTRES)

До цього класу належать виключно морські тварини, поширені в усіх морях Земної кулі від Арктики до Антарктиди. Це бентосні тварини, що живуть серед гідроїдних та коралових поліпів, деякі з них зариваються в мул. Вони трапляються на різних глибинах — від літоралі до найбільших глибин Світового океану (близько 9000 м). Усього відомо близько 150 видів.

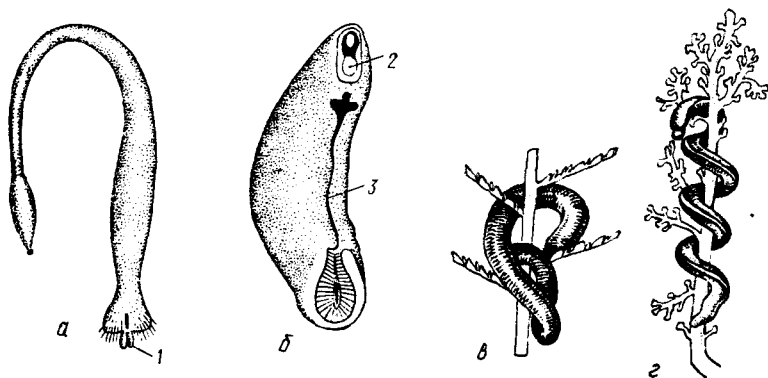


Рис. 19. Безпанцирні:

a — *Chaetoderma nitidulum*; *b* — *Neomenia carinata*; *c*, *d* — *Rhopalomenia aglaopheniae* та *Myzomenia* спр. відповідно на колоніях гідроїдних поліпів; 1 — зябра; 2 — рот; 3 — черевна борозенка

За зовнішнім виглядом безпанцирні дуже відрізняються від інших молосків, тому довгий час цих тварин відносили то до червів, то до голкошкірих, і лише на основі дослідження особливостей внутрішньої будови було виявлено їх належність до молосків.

Безпанцирні — це переважно дрібні червоподібні організми, від 0,3 до 3 см завдовжки, найбільші з них досягають 30 см. Їх білатеральносиметричне тіло циліндричне, дуже витягнуте в довжину, без характерного для молосків поділу на голову, тулуб та ногу. У деяких видів тіло сплюснене з боків і на спинній стороні має невеликий кіль (рис. 19). На черевній стороні, на місці ноги в частини безпанцирних (підклас *Solenogastres*) є поздовжня, встелена війчастим епітелієм, борозенка, яка починається на передньому кінці тіла, позаду рота ямкою і тягнеться до заднього кінця (звідси й їхня назва — борозенчасточереві). У борозенці міститься вузький кіль, також вкритий війчастим епітелієм; це видо-



Рис. 20. Вапнякові шпикики й луски кутикули безпанцирних

змінена нога. В інших (підклас *Caudofoveata*) борозенка вкорочена, вона міститься лише на задньому кінці тіла або її зовсім немає.

Зовні тіло цих молосків вкрите кутикулою з численними вапняковими шпиками та лусочками (рис. 20). Серед них є гострі, як шило чи лезо ножа, або пригуплені, у вигляді лопатки чи

ложки. Звичайно вони спрямовані назад і надають поверхні тіла шовковистого глянце. За будовою шкіра безпанцирних нагадує кільцеву зону мантиї (перинотум) хітонів.

Мускулатура представлена добре розвиненим шкірно-м'язовим мішком, який складається з кільцевих, косих та поздовжніх м'язів, а крім того, є спеціалізовані м'язи глотки та клоаки. Безпанцирні — більш рухливі тварини, ніж хітони, вони повзають серед гілочок колоній кишковопорожнинних, рідше зариваються в мул, спираючись на шипи своєї шкіри.

Целом безпанцирних — єдина порожнина, яка складається з двох частин: передньої — статевої та задньої — перикардальної (рис. 21). У стінках статевої частини целома (парної чи непарної) розвиваються статеві продукти, і вона функціонує як гонада. Задня (непарна) частина целома оточує задню кишку та серце, від целома відходить пара целомодуктів, які не несуть видільної функції, а виконують лише статеву — виводять статеві продукти.

Безпанцирні живляться переважно тваринною їжею: види, що мешкають на колоніях гідроїдних поліпів та восьмипроменевих коралів, об'їдають поліпів та ценосарк; види, що живуть у ґрунті (детритофаги та мікрофаги), їдять форамініфер, радіолярій, дрібних ракоподібних. Їх кишечник короткий, має вигляд прямої трубки зі слабо розвинутою радулою, яка вкриває безпосередньо кутикулу глотки, а не язик, як в інших молосків. У деяких видів радула відсутня. Пе-

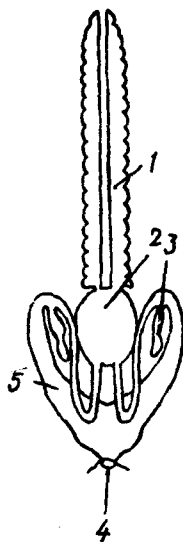


Рис. 21. Схема будови целома *Rhopalomenia acuminata*:

1 — статевий відділ целома; 2 — перикардій; 3 — сім'яприймач; 4 — отвір клоаки; 5 — целомодукт

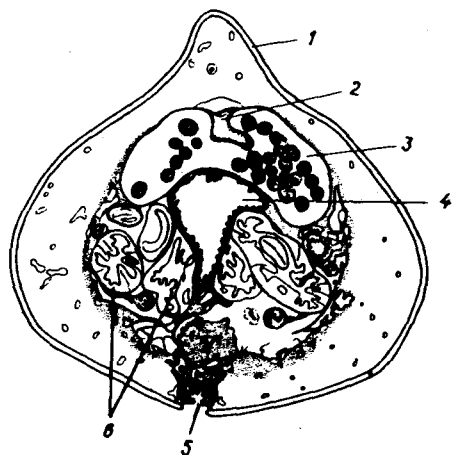


Рис. 22. Поперечний зріз через задню частину тіла *Neomenia*:

1 — кутикула; 2 — серце; 3 — перикардії з яйцеклітинами; 4 — кишка; 5 — черевна борозенка; 6 — петлі яйцепроводу

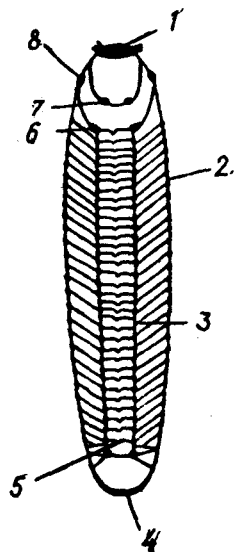
немає, кров тече по синусах та лакунах. Є два поздовжні синуси: спинний та черевний. Із задньої частини спинного синуса утворюється серце (рис. 22); передсердь немає. Через таку недосконалу будову кровоносної системи циркуляція крові дуже слабка.

Дихання в більшості безпанцирних відбувається через покриви тіла, переважно його черевної сторони. У деяких видів у клоаці утворюються складки шкіри, які функціонують як зябра, а в представників родини *Chaetodermatidae* є навіть пара маленьких ктенідіїв.

Нервова система безпанцирних належить до типу будови, подібної до будови хітонів, але на відміну від останніх у соленогастрів добре розвинені церебральні ганглії. Решта центральної нервової системи складається з двох пар нервових

Рис. 23. Центральна нервова система соленогастрів:

1 — церебральний ганглії; 2 — плевровісцеральний стовбур; 3 — педальний стовбур; 4 — задня комісура педальних та плевровісцеральних стовбурів; 5 — педальні комісури; 6 — передній педальний ганглії; 7 — сублінгвальний ганглії; 8 — бічний ганглії



чінка також мало диференційована і здебільшого має вигляд численних бічних, симетрично розташованих кишень — виростів середньої кишки з секреторним епітелієм. Задня кишка відкривається в клоаку, в якій містяться також один або два статевих отвори.

Органів виділення в безпанцирних немає: їх функцію виконує кишечник.

Кровоносна система безпанцирних незамкнена і має дуже просту будову. Справжніх кровоносних судин

стовбурів: педальних та плевровісцеральних, з'єднаних між собою метамерно розташованими комісурами (рис. 23). На стовбурах нервові клітини розташовані не рівномірно, а концентруються в місцях відходження комісур, де утворюють щось подібне до гангліїв, а ділянки стовбурів між ними мають лише поодинокі нервові клітини; проте це ще не повна гангліонізація.

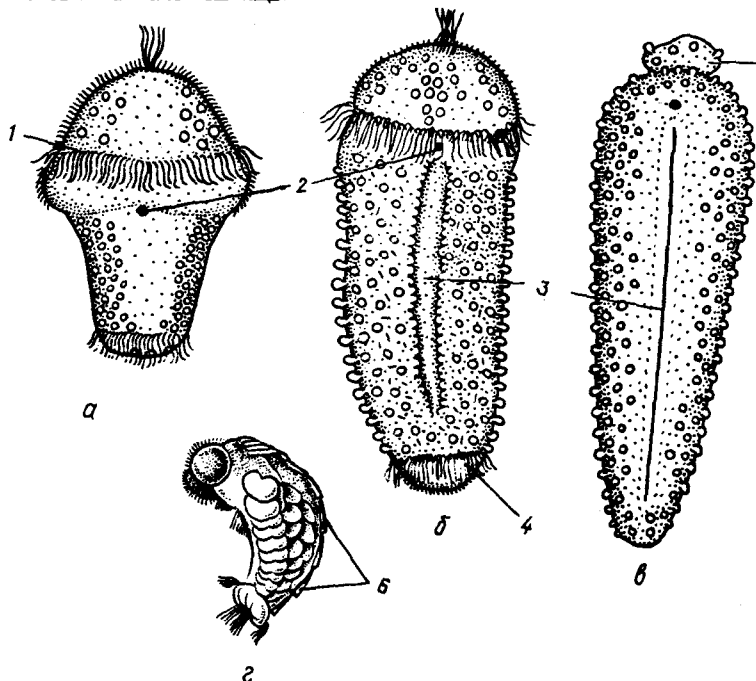


Рис. 24. Метаморфоз безпанцирних:

а, б, в — трохофора та пізні личинкові стадії *Erimenia verrucosa*; 2 — личинка *Myzomenia*; 1 — прототрох; 2 — рот; 3 — червона борозенка; 4 — телотрох; 5 — залишки епісфери; 6 — вапнякові щитки

Спеціалізованих органів чуття немає, є розсіяні по всьому тілу чутливі папіли та окремі чутливі клітини в шкірному епітелії. Останнім часом у деяких видів знайдено орган рівноваги —статоцист.

Більшість безпанцирних гермафродити, хоча трапляються й роздільностатеві види, наприклад роду *Chaetoderma*. Гонади бувають парні або одна непарна; вивідні протоки (яйце-чи сім'япроводи) завжди парні, але в деяких видів їхні кінці можуть зливатися; протоки відкриваються в клоаку на задньому кінці тіла. Копулятивних органів немає. Запліднення зовнішнє.

Яйця відкладаються у воду, у деяких форм (рід *Halomenia*) вони виношуються в порожнині клоаки. Дробіння яйця типово спіральне. З яйця виходить личинка трохофора з тім'яною китицею, прототрохом та телотрохом. На черевній стороні личинки утворюється черевна борозенка, в якій згодом виникає вузький кіль (нога). Личинка рівномірно росте, видовжується й поступово набуває червоподібної форми. При цьому в більшості досліджених видів родів *Nematomenia*, *Neomenia* метаморфоз супроводжується відмиранням личинкового шкірного епітелію і формуванням нового. У деяких видів після редукції в'їмчастого личинкового покриву на спині личинки утворюються сім вапнякових щитків, які черепацеподібно налягають один на одній і дуже схожі на пластинки черепашки хітонів (рис. 24). Пізніше ці щитки відпадають, а замість них утворюються дрібні шипики й лусочки, властиві дорослим тваринам.

Клас *Aplousophora* поділяється на два підкласи: більш багатий на види *Caudofoveata* та власне борозенчасточереві — *Solenogastres*. У *Solenogastres* черевна борозенка добре розвинена, у *Caudofoveata* її або немає, або вона невеличка, міститься на задньому кінці тіла. Є й деякі особливості внутрішньої будови, які відрізняють ці два підкласи.

Безпанцирні — мешканці морів з океанічною солоністю, вони не переносять значного опріснення, тому їх немає в Чорному та Азовському морях.

У північних морях на глибині 30—80 м поширений вид *Chaetoderma autidulum* (див. рис. 19, *a*) завдовжки до 8 см; більш глибоководні *Proneomenia sluiteri*, яка досягає завдовжки 14 см, та *P. thulensis* завдовжки 2 см, трапляються на глибинах від 100 до 150 м.

КЛАС ДВОСТУЛКОВІ (BIVALVIA)

Двостулкові — виключно водяні тварини, що мешкають у морях, океанах та прісних водоймах. Розміри їх тіла — від кількох міліметрів до 1,5 метра (*Tridacna gigas*). Вони ведуть придонний спосіб життя і трапляються на різних глибинах. Більшість із них — повільно повзаючі форми, деякі нерухомо прикріплюються до субстрату. До цього класу належить близько 20000 видів. У прісних водоймах України їх налічують близько 150 видів, у Чорному та Азовському морях — понад 100 видів.

Двостулкові — це білатеральносиметричні моллюски з двостулковою черепашкою, яка вкриває тіло з боків. Тіло їх здебільшого видовжене, більш-менш сплюснене з боків і

складається з тулуба, що заповнює верхню частину черепашки, і ноги, яка міститься на черевній стороні. Характерна особливість двостулкових — редукція голови. На передньому кінці тулуба розташований рот, на задньому — анальний отвір (рис. 25).

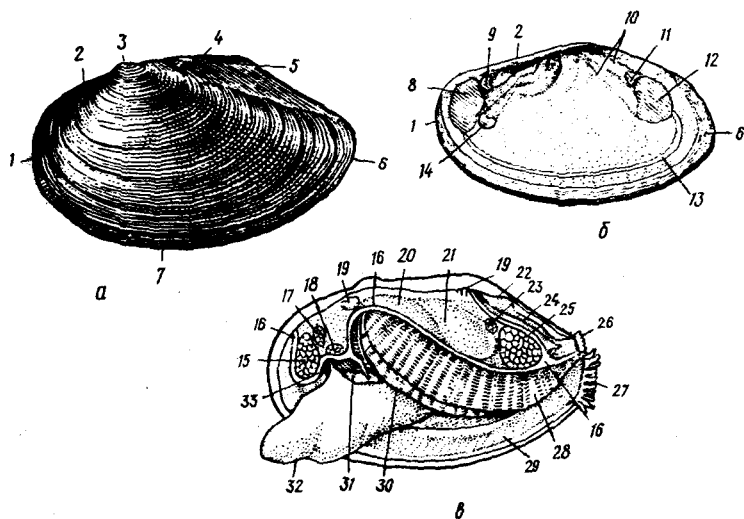


Рис. 25. Зовнішня будова беззубки (*Anodonta cygnea*):

a — зовнішній вигляд черепашки; *б* — внутрішня поверхня правої стулки; *в* — вигляд тіла моллюска зліва, черепашку видалено; 1 — передній край черепашки; 2, 5 — спинний (замковий край); 3 — маківка; 4 — зовнішній лігамент; 6 — задній край; 7 — черевний край; 8 — відбиток переднього м'яза-замкача; 9 — відбиток переднього ретрактора ноги; 10 — слід росту та переміщення м'язів; 11 — відбиток заднього ретрактора ноги; 12 — відбиток заднього м'яза-замкача; 13 — мантийна лінія; 14 — протрактор ноги; 15 — передній м'яз-замкач; 16 — лінія, по якій відрізано лівий мантийний листок; 17 — передній ретрактор ноги; 18 — протрактор ноги; 19 — леватор (м'яз, що піднімає) ноги; 20 — кеберів орган; 21 — перикардій; 22 — спинний мантийний отвір; 23 — задній ретрактор ноги; 24 — спинний мантийний канал; 25 — задній м'яз-замкач; 26 — вивідний (анальний) сифон; 27 — вивідний (дыхальний) сифон; 28 — ліва зовнішня напівзбрана; 29 — мантия; 30 — ліва внутрішня напівзбрана; 31 — ротова лопатка; 32 — нога; 33 — рот

Ліва і права стулки черепашки рухомо з'єднані на спинній стороні еластичною зв'язкою — лігаментом, утвореним органічною речовиною — конхіоліном. Завдяки еластичності лігамента стулки при розслабленні м'язів-замкачів автоматично відкриваються. Крім того, у більшості двостулкових обидві стулки з'єднані між собою за допомогою замка, що складається із зубоподібних відростків внутрішньої поверхні спинного краю однієї стулки, які входять у заглибини протилежної. Деякі види, наприклад прісноводна беззубка (*Anodonta*), не мають замка, і стулки з'єднуються лише за допомогою лігамента.

Черепашки двостулкових мають різноманітну форму. У більшості обидві стулки однакові, проте є види, в яких вони

різні. В устриці, наприклад, ліва стулка, якою вона прикріплюється до субстрату, значно більша й опукліша — у ній міститься все тіло м'якуна, тоді як права є лише покриткою. У деяких форм, наприклад у тередо деревоточця, або «корабельного черва» (*Teredo*) черепашка редукована: вона прикриває лише 1/20 довжини тіла (див. далі).

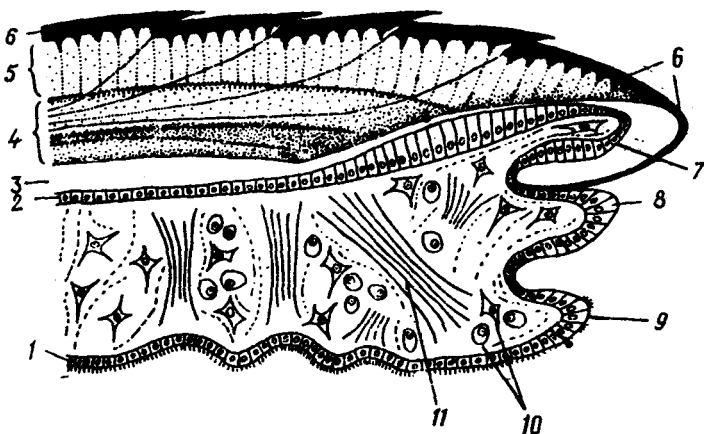


Рис. 26. Схема будови черепашки та мантиї двостулкових моллюсків:

1, 2 — внутрішній вічастий та зовнішній епітелій мантиї; 3 — екстрапаліальна порожнина; 4, 5, 6 — перламутровий, призматичний та роговий (періостракум) шари черепашки; 7, 8, 9 — зовнішня, середня та внутрішня лопаті мантиї; 10 — клітини сполучної тканини; 11 — м'язи сполучнотканинного шару мантиї

Закривається черепашка м'язами-замикачами, яких буває два або один (за рахунок злиття двох м'язів або редукції одного з них). Вони мають вигляд товстих мускульних пучків, що йдуть уперек тіла від однієї стулки до іншої (рис. 25, б, в). У місцях прикріплення м'язів до стулок на них утворюються відбитки, за якими можна зробити висновок про кількість та розташування м'язів-замикачів.

Під черепашкою розташована мантия, яка звішується з боків тіла у вигляді двох великих мантийних складок. Між мантиєю та черепашкою є дуже вузька екстрапаліальна порожнина (рис. 26), а між мантиєю і тілом залишається досить велика мантийна порожнина, в якій міститься мантийний комплекс органів: нога, зябра, осфрадії, ротові лопаті, ротовий, анальний, парні видільні та статеві отвори. На спинній стороні тіла обидві складки мантиї зростаються. Коротенькими мантийними м'язами вільний край мантиї прикріплюється до нижнього краю стулки черепашки, утворюючи на її внутрішній поверхні більш-менш глибокий слід — ман-

тійну лінію (див. рис. 25, б). Край мантиї, розташований нижче лінії прикріплення мантийних м'язів, потовщений і поділений вздовж на три лопаті — зовнішню, середню та внутрішню.

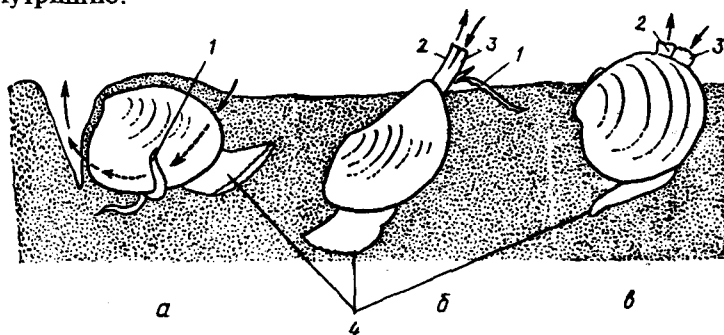


Рис. 27. Двостулкові молоски, які мешкають на поверхні дна та неглибоко закопуються в ґрунт:

a, б — горіховидка-нукула та куспідарія (надряд Protobranchia); *в* — ципрія (надряд Autobranchia); *1* — ротові лопаті та придатки; *2* — вивідний сифон; *3* — ввідний сифон; *4* — нога. Стрілками позначено рух води

Краї мантийних складок у деяких місцях зростаються, залишаючи кілька отворів (2—4), через які мантийна порожнина сполучається з оточуючим середовищем. Через такі отвори відбувається висування ноги, надходження води та їжі, вихід води, екскрементів, екскретів та статевих продуктів. Ввідний та вивідний отвори розташовані здебільшого на кінцях сифонів — порожнистих трубчастих виростів мантиї (див. рис. 25, в). Сифони добре розвинені у форм, що зариваються в мул або пісок, у деяких видів їх довжина навіть перевищує довжину тіла (рис. 27, 28). Сифони можуть висуватися назовні і втягуватися всередину черепашки за допомогою особливих м'язів. У прісноводних перлівницьевих (родина Unionidae) сифони короткі, а в кулькових (родина Sphaeriidae) їхня довжина може становити 0,3—0,5 довжини тіла. По краю

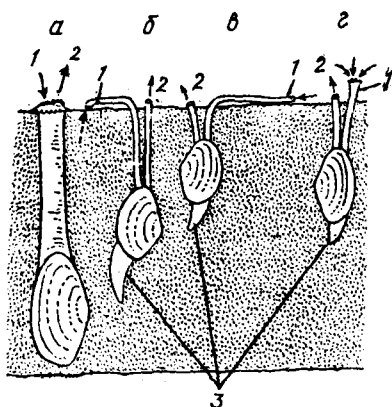


Рис. 28. Двостулкові молоски, які глибоко закопуються в ґрунт:

a — мія; *б* — скробікулярія; *в* — телліна; *г* — донакс (надряд Autobranchia); *1* — ввідний сифон; *2* — вивідний сифон; *3* — нога. Стрілками позначено рух води

по краю

мантії можуть розташовуватись щупальця, очі, залози тощо.

Мантія — це багатошарове утворення (див. рис. 26). Зовні вона вкрита мантійним епітелієм, під яким міститься базальна мембрана, а під нею — потужний шар сполучної тканини (паренхіми), яка пронизана тонкими м'язовими волокнами. Клітини сполучної тканини лежать пухко, між ними залишаються великі міжклітинні простори, а також лакуни, заповнені гемолімфою. Внутрішня поверхня мантії вистелена війчастим епітелієм. У сполучній тканині, поблизу від епітеліальних шарів, залягають численні залозисті клітини.

Встановлено, що всі шари черепашки утворюються виділеннями залозистого епітелію зовнішньої лопаті мантії, причому конхіоліновий шар виділяється її внутрішньою поверхнею, а призматичний — зовнішньою. На решті зовнішньої поверхні всієї мантії виділяються речовини, що використовуються на побудову перламутрового шару черепашки.

Епітелій мантії відіграє важливу роль в адсорбції йонів кальцію із зовнішнього середовища шляхом піноцитозу. Крім того, кальцій переноситься до мантії гемолімфою з органів травлення. Застосуванням міченого Ca^{45} було встановлено, що слиз, який суцільним шаром вкриває зябра, інтенсивно адсорбує кальцій із води. Шматочки слизу, відриваючись від зябер, разом з їжею потрапляють до органів травлення, де кальцій звільнюється і переноситься гемолімфою до мантії. Секрет залозистого епітелію мантії виділяється в екстрапаліальну порожнину. Він містить органічні речовини, що входять до складу *матрикса* (органічної основи) черепашки, а також значну кількість кальцію, який відкладається на цьому матриксі у вигляді CaCO_3 .

Черепашка росте разом з твариною протягом усього її життя, причому вона наростає по вільному краю. Верхівки стулок є найстарішими частинами черепашки, до яких у процесі росту додаються все нові й нові ділянки. Завдяки цьому можна відрізнити щорічний приріст та визначити вік тварин, якщо умови росту в різні сезони року різні. Узимку вповільнення росту помітне на черепашці у вигляді згущення ліній наростання, по яких і визначають вік тварин.

Із секреторною діяльністю мантійного епітелію деяких двостулкових пов'язане утворення перлин. Формування перлів — це захисна реакція організму на потрапляння в нього стороннього тіла: піщинки, уламку черепашки, частинок органічної речовини, паразита. Клітини мантії починають огортати чужорідне тіло зовнішнім шаром мантії з утворенням навколо нього епітеліального, так званого перлинного,

мішечка (рис. 29). Епітелій мішечка продовжує нормально функціонувати, виділяючи всередину спочатку трохи періостракума, потім призматичний шар, і кінець-кінцем — перламутровий шар, тобто в тій самій послідовності, що й при рості черепашки. Так утворюється вільна перлина. Найцінніші перлини здатні утворювати морські перлівниці (*Pinctada margaritifera*) та європейська річкова перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*).

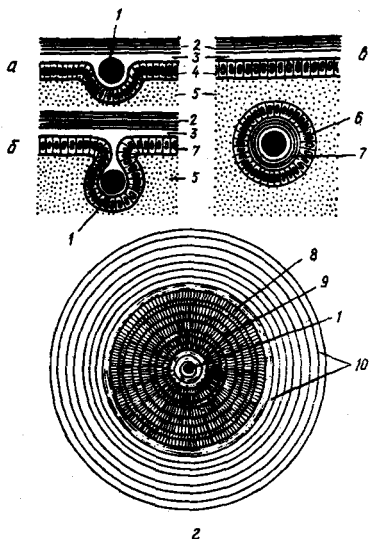


Рис. 29. Схема утворення перлини: а — в — послідовні стадії; 2 — шліф через перлину; 1 — чужорідне тіло — «ядро» перлини; 2 — перламутровий шар черепашки; 3 — екстрапаліальна порожнина; 4 — зовнішній епітелій мантиї; 5 — сполучна тканина мантиї; 6 — мантийний мішечок; 7 — перлина; 8 — призматичні шари; 9 — шари конхіоліну; 10 — шари перламутру

У мантийній порожнині двостулкових міститься орган руху — нога. Залежно від способу життя двостулкових нога може мати різну форму. У деяких найпримітивніших представників (надряд Protobranchia) нога має плоску повзаючу підшву. Здебільшого ж вона клиноподібної форми, дуже сплюснута з боків і загострена на кінці (див. рис. 27, 28). Нога слугує для заривання в ґрунт і повільного повзання. У молосків, що ведуть сидячий спосіб життя, нога значно редується і може зовсім зникнути, як в устриць. У багатьох двостулкових на нижній поверхні ноги в особливій заглибині є так звана *бісусна залоза*, яка виділяє тягучу органічну речовину, що твердне у воді, перетворюючись

на міцні нитки — *бісус*, за допомогою якого моллюск прикріплюється до субстрату. Така бісусна залоза є, наприклад, у мідії (*Mytilus*), дрейсени (*Dreissena*) тощо.

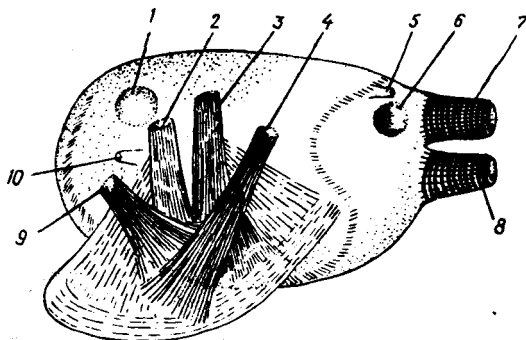
Покриви двостулкових утворені шкірним епітелієм із великою кількістю слизових клітин та сполучною тканиною з окремими м'язовими волокнами й лакунами, заповненими гемолімфою. Епітелій у більшій частині війчастий (епітелій ноги, внутрішньої стінки мантиї, зябер, ротових лопатей).

Мускулатура двостулкових поділяється на дві групи м'язів: одна — пов'язана з ногою, друга — з мантиєю та черепашкою (рис. 30). Нога має здебільшого дві (у Nuculidae — чотири) пари ретракторів, які прикріплюються до черепашки

й при скороченні втягують ногу (див. рис. 25, е). Крім того, у носі є безліч м'язових волокон, які розходяться у різних напрямках і утворюють майже справжній шкірно-м'язовий мішок, що спирається на кров'яний синус усередині ноги. Перед висуванням ноги в її синус нагнітається гемолімфа, яка при втягуванні ноги із синуса перекачується в центральний венозний синус, і об'єм ноги різко скорочується. Про м'язи мантиї та черепашки вже говорилося.

Рис. 30. Мускулатура Bivalvia:

1 — передній м'яз-замікач; 2, 4 — ретрактори ноги; 3 — лямбдор (підіймач) ноги; 5 — акус; 6 — задній м'яз-замікач; 7, 8 — кільцеві та поздовжні м'язи сифонів; 9 — протрактор ноги; 10 — рот



Вторинна порожнина тіла (целом) у двостулкових складається з дуже невеличкого перикардія та порожнин гонад. Решта проміжків між внутрішніми органами заповнені сполучною тканиною — паренхімою, багатою на лакуни.

Травна система починається на передньому кінці тіла ротовим отвором, оточеним з боків двома парами ротових лопатей (ротові щупальця). З редукцією голови в двостулкових пов'язана відсутність у травному тракті глотки, радули, щелеп і слинних залоз.

Рот веде в короткий стравохід (ектодермальна передня кишка), вистелений миготливим епітелієм. Він відкривається в мішкоподібний шлунок, який належить до ентодермальної середньої кишки. Шлунок оточує парна печінкова залоза, яка складається з безлічі дрібних часток, що відкриваються кількома (їх може бути дві, три або багато) протоками в шлунок (рис. 31, а).

У задню частину шлунка відкривається сліпе мішкоподібне вип'ячування, у порожнині якого утворюється склоподібно-прозора драглиста паличка — кришталевий стовпчик (рис. 32). Це неклітинний гіаліновий стрижень, до складу якого входять мукопротеїни та ферменти, що розщеплюють вуглеводи (амілаза, глікогеназа тощо). Вільний кінець кришталевого стовпчика впирається в так званий *гастричний (шлунковий) щит* — невеличку прозору пластинку ущільненого секрету, яка міститься на передній стінці шлунка.

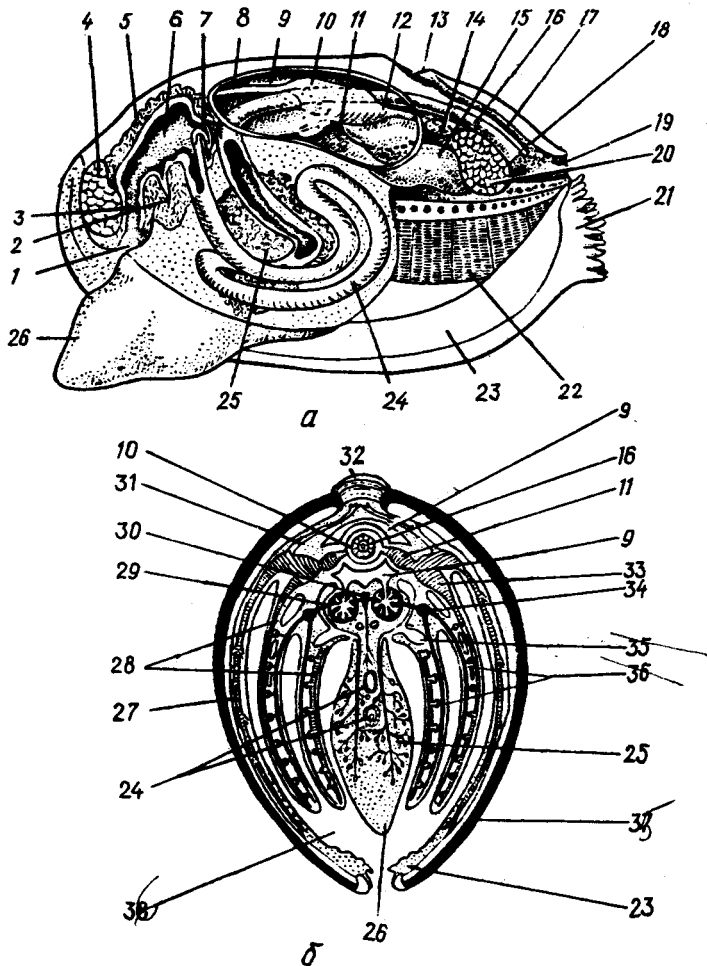


Рис. 31. Схема внутрішньої будови беззубки:

a — поздовжній розріз через тіло, вигляд зліва; 6 — поперечний розріз та схема кровоносної системи; 1 — рот; 2 — мішок кристалового стовпчика; 3 — стравохід; 4 — передній м'яз-замікач; 5 — печінка; 6 — шлунок; 7 — протока печінки; 8 — передня аорта; 9 — перикардія; 10 — шлуночок серця; 11 — передсердя; 12 — задня аорта; 13 — спинний мантийний отвір; 14 — задній ретрактор ноги; 15 — нирка; 16 — задня кишка; 17 — спинний мантийний канал; 18 — анальний отвір; 19 — вивідний сифон; 20 — задній м'яз-замікач; 21 — ввідний сифон; 22 — напівязбра; 23 — мантийний листок; 24 — середня кишка; 25 — гонада; 26 — нога; 27 — мантийна вена; 28 — вивідні зяброві судини; 29 — венозна система нирок; 30 — нутрощева та ножна вени; 31 — судини від кеберового органа; 32 — лігамент; 33 — зяброва вена; 34 — зяброва артерія; 35 — верхня камера мантийної порожнини; 36 — приносні зяброві судини; 37 — стулка черепашки; 38 — нижня камера мантийної порожнини.

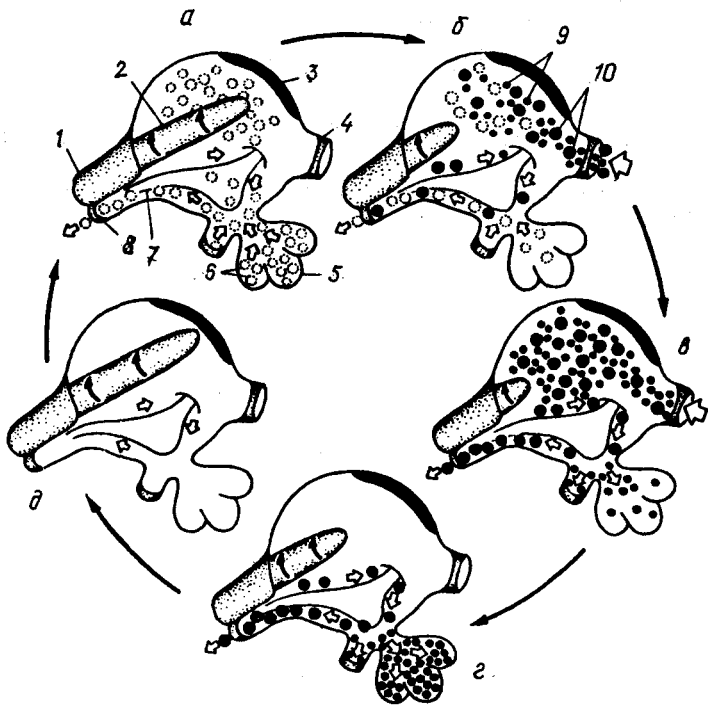


Рис. 32. Цикл травлення в шлунку та травній залозі (печінці) двостулкових моллюсків:

a — шлунок перед прийняттям їжі; *б* — надходження їжі до шлунка та початок травлення і сортування; *в* — сортування харчових частинок у шлунку; *г* — внутрішньоклітинне травлення дрібних частинок у печінці та видалення великих частинок у кишку; *д* — шлунок порожній, підготовка до нового циклу; *1* — мішок кристалевого стовпчика; *2* — кристалева стовпчик; *3* — гастричний щит; *4* — стравохід; *5* — печінка; *6* — фрагменти травних клітин з ферментами; *7* — великий тифлозоль; *8* — початок середньої кишки; *9, 10* — дрібні та великі харчові частинки

Більша частина внутрішньої поверхні шлунка має борозенчасті зони, вкриті війками і розділені вузькими провідними жолобками. Це *сортувальні зони*, де відбувається сортування харчових частинок.

Від шлунка відходить середня кишка, стінки якої утворюють дві довгі внутрішні складки — *тифлозоль*; часто тифлозоль вдаються в порожнину шлунка. Стінки середньої кишки також вистелені війчастим епітелієм. Середня кишка спускається від шлунка до основи ноги, утворює в ній кілька петель і прямує до спинної сторони тулуба, де переходить у задню кишку. Задня кишка звичайно пронизує шлуночок серця і закінчується порошицею на дні вивідного сифона (див. рис. 31, *а*).

Живляться двостулкові рослинним детритом та дрібними організмами, що завжди є в мулі, або придонними планк-

тонними організмами, які моллюски пасивно відфільтровують із води, що проходить через їх мантіяну порожнину. Усе це зліплюється слизом у грудочки і прямує до харчових жолобків на нижніх краях зябер, а по них — до ротових лопатей. Ротові лопаті також вкриті війками і мають борозенки, по яких харчові грудочки просуваються до ротового отвору. Неістинні частинки, так звані псевдофекалії, викидаються назовні.

Лише деякі морські форми є хижаками (переважно з надряду *Septibranchia*). Для моллюсків-деревоточців їжею є, крім того, деревина. Отже, більшість двостулкових живиться дисперсними частинками, які збираються поверхнею зябер і ротових лопатей.

Їжа надходить до шлунка із стравоходу у вигляді стрічкоподібного слизового шнура з харчовими частинками. Завдяки биттю війок мішка, в якому міститься кришталевий стовпчик, він обертається навколо своєї осі й працює як коловерт, витягуючи слизовий шнур із стравоходу. Водночас при обертанні стовпчика, який третью об поверхню гастричного щита, утворюється суспензія із частинок їжі та рідини з ферментами, які вивільнюються при розчиненні кінчика кришталевого стовпчика в слабокислому середовищі шлунка. Далі ця суспензія потрапляє до сортувальних зон, де частинки діляться за розміром та вагою. Дрібні, легкі частинки переносяться до печінкових проток і втягуються в них. У печінці вони фагоцитуються і перетравлюються печінковими клітинами. Більші частинки їжі із шлунка прямують в середню кишку і згодом викидаються з екскрементами. Фагоцитоз відбувається також і в кишечнику. В епітелії кишечника є амебоїдні клітини, здатні виповзати в просвіт середньої кишки, поглинати харчові частинки і потім повертатися до стінки кишки. Вуглеводи перетравлюються позаклітинно, у порожнині шлунка за допомогою ферментів кришталевого стовпчика, а білки й жири — переважно внутрішньоклітинно в печінці й середній кишці.

У хижих *Septibranchia* в шлунку немає кришталевого стовпчика та сортувальних зон; їх шлунок має добре розвинені м'язові стінки, а його епітелій вистелений хітиноїдною кутикулою. Їжа (переважно дрібні ракоподібні) в такому шлунку розчавлюється й перетирається, а перетравлюється в печінці.

Видільна система *Bivalvia* складається з пари нирок, або *боянусових органів*. Вони лежать під перикардієм і мають вигляд мішкоподібних трубок, кожна з яких одним кінцем відкривається в перикардій, а другим — у мантіяну порожнину біля основи ноги (див. рис. 31, *a*). У різних двостулкових форма нирок буває різною: найчастіше нирки складені

вздовж, тому набувають V-подібної форми, у деяких вони S-подібно вигнуті. Отвір нирки в перикардій має клапан — невеличку складку, що перешкоджає зворотній течії рідини. Далі йде лійка — короткий тонкостінний каналець, вистелений миготливим епітелієм. За нею міститься залозистий відділ, внутрішня поверхня якого вистелена залозистим епітелієм і утворює численні складки, які вдаються в порожнину нирки. У них є густа мережа венозних лакун, проходячи якими гемолімфа залишає значну кількість продуктів дисиміляції. Залозистий відділ переходить у тонкостінний каналець, через який екскрети виводяться в мантійну порожнину.

Видільну функцію виконує також так званий *кеберів орган*, що є розростанням передньої стінки перикардія (див. рис. 25, в). Залозисті клітини кеберового органа вилучають із гемолімфи, яка омиває перикардій, продукти метаболізму і виділяють їх у порожнину останнього, звідки через нирки виводять їх назовні.

Кровоносна система в двостулкових незамкнена, складається із серця, кровоносних судин та системи лакун і синусів. Серце міститься на спинній стороні тіла і має здебільшого один шлуночок та два бічних передсердя (див. рис. 31). Воно оточене навколосерцевою сумкою — перикардієм, який утворений целомічним (перитонеальним) епітелієм. Кожне передсердя сполучається із шлуночком отвором, перекритим складчастим клапаном. Завдяки цьому при скороченні передсердь гемолімфа прямує лише від передсердь до шлуночка. Крізь шлуночок серця в більшості двостулкових проходить задня кишка, але порожнини їх не сполучаються. Від шлуночка до переднього і заднього кінців тіла відходять передня та задня аорти, які поділяються на артерії, що галузяться й врешті-решт відкриваються в лакуні.

Циркуляція гемолімфи забезпечується роботою серця й м'язів тіла. Насичена киснем гемолімфа з передсердь надходить у шлуночок серця, звідти виштовхується в судини, далі — в лакуні, де віддає кисень тканинам і насичується вуглекислим газом. З тканин венозна гемолімфа збирається в центральний венозний синус під перикардієм. Потім потрапляє до видільної системи, де звільнюється від продуктів обміну, а звідти переганяється в зябра. Зябровий апарат має складну систему судин і лакун, де гемолімфа збагачується киснем. Із зябер гемолімфа надходить у зяброві вени, які відкриваються в передсердя (див. рис. 31, б). Крім того, значна частина гемолімфи насичується киснем у мантії та ротових лопатях, які відіграють неабияку роль у газообміні; з цих органів по мантійних венах гемолімфа надходить також у зяброві вени.

Як уже згадувалось, у більшості двостулкових крізь шлуночок серця проходить задня кишка, проте в деяких форм серце лежить над кишкою або під нею. Це пояснюється тим, що під час ембріонального розвитку парний мезодермальний зачаток, з якого утворюється перикардій, серце й нирки, спочатку міститься обабіч кишки, а потім обидві його половини з'єднуються над і під кишкою, охоплюючи її у вигляді муфти, але в деяких форм таке злиття відбувається тільки над або під кишкою.

Гемолімфа двостулкових містить багато клітин, серед яких найбільше поширені різні типи амебоцитів; у деяких видів є й еритроцити. Гемолімфа може бути безбарвною (наприклад, у *Anodonta*), або червоною через наявність червоного пігменту гемоглобіну, який міститься в плазмі чи еритроцитах. Гемоглобін виконує функцію запасання кисню, який віддає в періоди, коли в оточуючому середовищі його мало (наприклад, при зариванні молоска в мул).

Гемолімфа двостулкових виконує різноманітні функції. Вона забезпечує сталість іонного складу та осмотичного тиску внутрішнього середовища організму; постачає тканинам кисень і поживні речовини; видаляє продукти обміну та вуглекислий газ. Крім того, амебоцити, зосереджені в лакунах нирок, накопичують у цитоплазмі кристалики екскретів і виносять їх у порожнину нирок. Захисна функція гемолімфи зумовлена тим, що амебоцитам притаманні фагоцитарні властивості. Так, при запальних явищах ці клітини енергійно фагоцитують мертві клітини, бактерій, а при паразитуванні личинок деяких трематод навколо них утворюється капсула з цих клітин. Нарешті, при пораненні клітинні елементи гемолімфи аглютинують, що припиняє кровотечу й призводить до загоєння рани. Гемолімфа двостулкових, як і інших молосків, виконує ще функцію гідроскелета при рухах ноги. Висування ноги відбувається при розслабленні її м'язів і надходженні до лакун гемолімфи, а втягування — при скороченні мускулатури і відтіканим гемолімфи в черевний венозний синус.

Органами дихання двостулкових є пара зябер, які розташовані в мантийній порожнині обабіч ноги. У примітивних форм (надряд *Protobranchia*) — це типові двопірчасті ктенідії, які складаються з осі та двох рядів трикутних зябрових пелюсток, що звисають у порожнину мантиї (рис. 33, *a*). У більшості двостулкових (надряд *Autobranchia*) у зв'язку з переходом до живлення шляхом фільтрації води, зябра перетворилися на органи фільтрації і набули вигляду великих пластин, що займають більшу частину мантийної порожнини. У більшості *Autobranchia*, у тому числі й у прісноводних

перлівниць, кожна із зябер складається з двох пластинчастих півзябер: зовнішньої, оберненої до мантиї, і внутрішньої, оберненої до ноги. Півзябра складаються з численних тонких трубочок — зябрових ниток (*філаментів*), які утворюють низхідне (внутрішнє) та висхідне (зовнішнє) коліна. Філаменти з'єднуються між собою короткими поперечними сполучнотканинними перемичками, а висхідні та низхідні коліна кожного філамента сполучаються численними септами (рис. 33, *в*). Отже, кожна півзябра є двошаровою пластинкою, продірявленою дрібними порами, які ведуть до системи щілин у внутрішньозябровій порожнині. Проте в деяких молюсків (наприклад, у мідій) сусідні зяброві філаменти з'єдну-

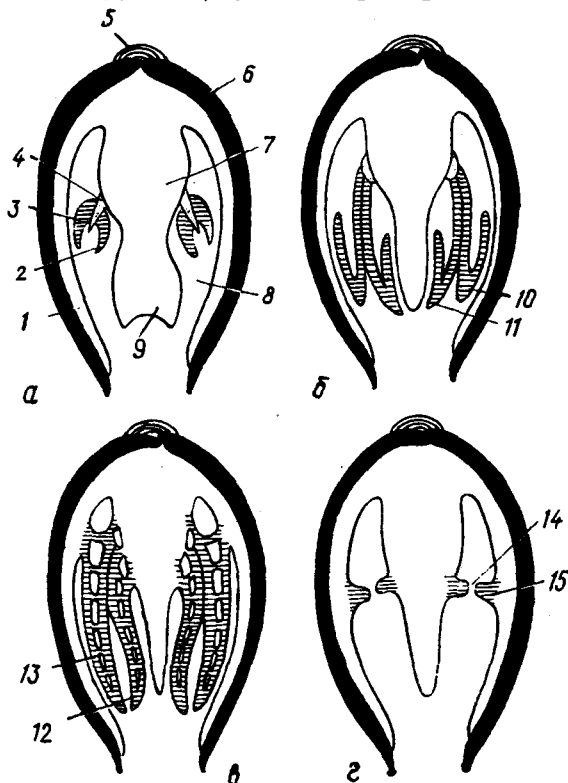


Рис. 33. Будова зябер представників трьох надрядів двостулкових (схематичні поперечні зрізи):

a — Protobranchia; *б-г* — Autobranchia; *г* — Septibranchia; 1 — мантия; 2 — внутрішній листок ктенідія; 3 — зовнішній листок ктенідія; 4 — вісь ктенідія; 5 — лігамент; 6 — черепашка; 7 — тулуб; 8 — мантийна порожнина; 9 — нога; 10 — зовнішня зяброва нитка; 11 — внутрішня зяброва нитка; 12 — внутрішня напівзябра; 13 — зовнішня напівзябра; 14 — пора в зябровій септі; 15 — зяброва септа

ються один із одним лише війками, тому зяброві пластинки легко розтріпуються на окремі нитки (рис. 33, б). Зяброві пластинки зверху і зсередини вкриті війчастим епітелієм, між епітеліальними клітинами містяться залозисті клітини, які виділяють слиз. Зябра зміцнюються сітчастим опорним «скелетом» — у кожному філаменті під епітелієм є потовщення сполучної тканини, тобто тонкі хітиноїдні палички.

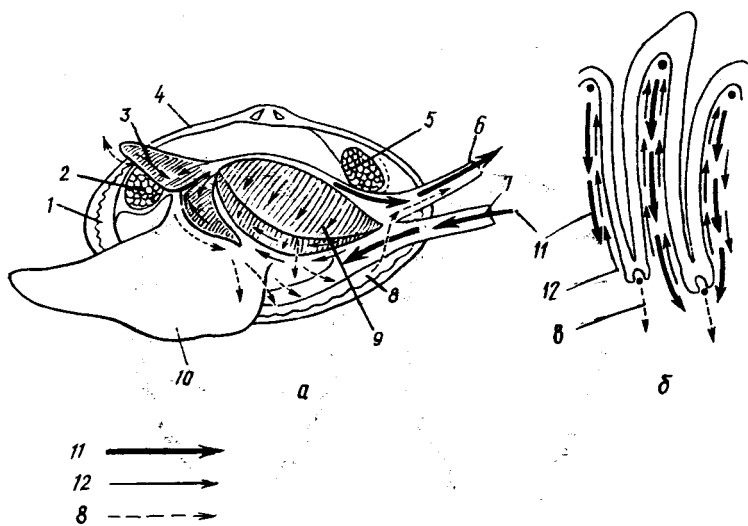


Рис. 34. Фільтрація води справжніми пластинчатозябровими (надряд *Autobranchia*) для дихання та живлення:

a — загальна схема; *б* — струми води на зябрах мідій; 1 — мантія; 2 — передній м'яз-замікач; 3 — ротові лопаті; 4 — черепашка; 5 — задній м'яз-замікач; 6 — вивідний сифон; 7 — ввідний сифон; 8 — шляхи псевдофекалій (неістинних частинок); 9 — зябра; 10 — нога; 11 — напрям основних потоків води, які надходять у мантіяну порожнину та виходять з неї; 12 — фільтраційні та сортувальні струми на зябрах та ротових лопатях

Над кожною півзяброю від переднього кінця тіла до заднього тягнуться надзяброві канали, пов'язані з вивідним сифоном.

Узгоджена дія війок миготливого епітелію зябер, ротових лопатей, мантії й покривів тіла створює різницю гідростатичних тисків у надзябровій та підзябровій порожнинах, а також в останніх та зовнішньому середовищі. Внаслідок цього вода надходить через ввідний сифон або через широкий педальний отвір у мантіяну порожнину, омиває зябра, через пори потрапляє до каналів, розташованих всередині зябер; із них, віддавши кисень і збагатившись вуглекислим газом, вода потрапляє в надзяброві канали і звідти викидається назовні через вивідний сифон (рис. 34).

У деяких двостулкових (підклас *Septibranchia*) ктенідії атрофуються, і в мантійній порожнині утворюється мускульна перетинка, яка поділяє її на дві ділянки — нижню та верхню, в якій і здійснюється газообмін (див. рис. 33, з).

Нервова система двостулкових розкидано-вузлового типу, вона складається з трьох пар нервових гангліїв: *головних (цереброплевральних)*, *ножних (педальних)* і *тулубних (вісцеропарієтальних)*, з'єднаних між собою комісурами й конек-

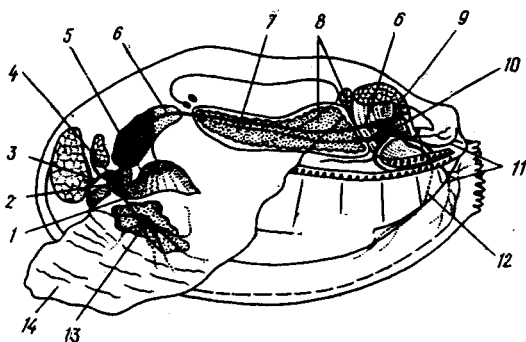


Рис. 35. Нервова система *Anodonta* (вигляд з лівої сторони):

1 — цереброплевропедальна конектива; 2 — церебральна комісура; 3 — нерв переднього м'яза-замкача; 4 — цереброплевральний ганглії; 5 — нерв ротової лопати; 6 — цереброплевровісцеральна конектива; 7 — нирка; 8 — задній ретрактор ноги; 9 — нерв заднього м'яза-замкача; 10 — вісцеропарієтальний ганглії; 11 — нерви сифонів; 12 — мантійний нерв; 13 — педальний ганглії; 14 — нога

ктивами. Цереброплевральні ганглії лежать на передньому кінці тіла, здебільшого по боках від ротового отвору, обидва ганглії з'єднуються над стравоходом церебральною комісурою (рис. 35). Від них відходять нерви до ротових лопатей, передніх м'язів-замкачів та передньої частини мантії. У нозі залягає пара педальних гангліїв, які з'єднуються з цереброплевральними за допомогою двох довгих конектив. Ганглії зближені між собою і зв'язані короткою комісурою; педальні ганглії іннервують ногу. Під заднім м'язом-замкачем залягає пара тісно зближених вісцеропарієтальних гангліїв. Вони іннервують задню частину мантії, задні м'язи-замкачі, зябра, осфрадії та нутрощі. Довгими конективами вони з'єднані з цереброплевральними гангліями, а в деяких видів — і з педальними.

Відсутність голови, спрощення ротового апарату і малорухливий спосіб життя двостулкових зумовили слабкий розвиток у них органів чуття. Органів чуття, пов'язаних в інших молюсків з головою (очі, головні щупальця), у них немає.

Проте досить часто буває, що органи зору вторинно виникають або по всьому краю мантиї (гребінець — *Pecten*), або по краю сифонів (серцевидка — *Cardium*), і навіть на зябрах (арка — *Arca*). Такі вторинні очі мають різну будову — від очних ямок до таких відносно складно побудованих очей з кристаликом та сітківкою, як мантийні очі гребінців або тридакн (рис. 36).

Органи дотику представлені чутливими клітинами, розкиданими по всій поверхні тіла — найбільше їх на ротових лопатях, нозі, краях сифонів та мантиї.

Органи хімічного чуття — осфрадії та пов'язані з ними чутливі валки — є утвореннями, вкритими чутливими нервовими клітинами. Їх функція — контроль якості води, яка надходить до

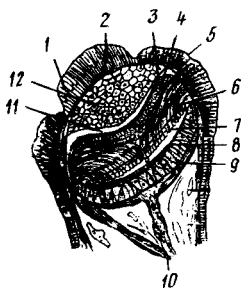


Рис. 36. Розріз мантийного ока *Pecten islandicus*:
 1 — рогівка; 2 — сполучнотканинний шар; 3 — очна септа; 4 — дистальний шар сітківки; 5 — зовнішній епітелій ока; 6 — зорові клітини; 7 — шар світлочутливих паличок; 8 — тапетум; 9 — пігментний шар; 10 — оптичний нерв; 11 — лакунарний простір; 12 — кристалик

мантийної порожнини. Вони є в різних місцях — на нозі, складках мантиї, біля зябер, сифонів.

Органи рівноваги — статокісти — у більшості двостулкових містяться в нозі, іноді — на спинній стороні тіла. Здебільшого їх два. Це пухирці, стінки яких складаються з чутливого епітелію, а всередині, у рідині, що їх заповнює, міститься один масивний статоліт або численні дрібні піщинки — статоконії.

Переважає більшість двостулкових роздільностатеві, лише деякі групи — гермафродити, наприклад прісноводні кулькові (родина *Sphaeriidae*). Деяким двостулковим властива зміна статі протягом життя (морські перлові скойки). Гонادی парні й містяться в основі ноги. Вони мають вигляд гроноподібних, розгалужених органів; порожнина їх є целомічним утворенням. При сильному розвитку гонади її вирости можуть заходити в тканини ноги (наприклад, у беззубки, див. рис. 31), або мантиї (у мідії). У більшості двостулкових від гонад відходять коротенькі статеві протоки, що відкриваються в мантийну порожнину статевими отворами, які лежать поблизу від отворів нирок. Лише в деяких форм (надряд *Protobranchia*, а також роди *Pecten*, *Ostrea*) гонади не мають власних проток і відкриваються у нирки. Копулятивних органів немає, запліднення яєць переважно зовнішнє.

Більшість двостулкових відкладає яйця у воду, де й здійснюється запліднення. Проте багато прісноводних форм (родина Unionidae) відкладають яйця в зябра, де відбувається запліднення й розвиток до виходу личинки. У деяких видів проявляється турбота про нащадків. Самиці *Cardium elegantulum* відкладають яйця в дві виводкові сумки, утворені на стінках мантиї (рис. 37, а); тут проходить розвиток зародка, без планктонної личинки. У дельфінозубої горіховидки (*Nucula delphinodonta*) яйця розвиваються в зовнішній шкірястій

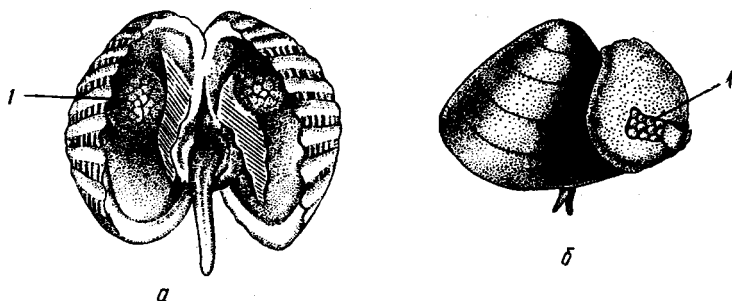


Рис. 37. Виводкові сумки двостулкових:

а — розкрита черепашка *Cardium elegantulum* з двома виводковими сумками, заповненими зародками; б — *Nucula delphinodonta* із зовнішньою виводковою сумкою; 1 — зародки

сумці, яка прикріплена до черепашки і сполучається з мантийною порожниною (рис. 37, б). Деякі двостулкові є живородними (наприклад, прісноводні Sphaeriidae та Pisidiidae).

У результаті спірального дробіння яйцеклітини утворюється личинка трохофорного типу (рис. 38, а). У багатьох видів трохофора має зачаток ноги й первинну черепашку, яка спочатку закладається у вигляді однієї пластинки на спинній стороні. Згодом трохофора перетворюється на *велігера* — личинку, яка має вкритий війками диск — *парус (велум)*, двостулкову черепашку, зачатки внутрішніх органів (рис. 38, б). За допомогою цих личинок, що ведуть планктонний спосіб життя і переносяться течіями, малорухливі моллюски розселюються. У прісноводних уніонід з яєць, відкладених у зяброві порожнини самиць, виходять своєрідні личинки — *глохидії* (рис. 39), які деякий час паразитують на рибі (див. с. 56).

Двостулкові моллюски відіграють важливу роль у морських та прісноводних біоценозах. Як дорослі м'якуни, так і їхні личинки є важливими ланками в ланцюгах живлення. Дорослих двостулкових споживають морські зірки, хижі черевоногі та головоногі моллюски, риби, птахи, ссавці. Личинками двостулкових живляться всі планктонні фільтруючі орга-

нізми. Двостулкові є найефективнішими фільтраторами, які очищають воду.

Практичне значення двостулкових зумовлене тим, що багато їх видів людина здавна споживає як висококалорійну та смачну їжу (устриці, мідії, морські гребінці тощо); крім

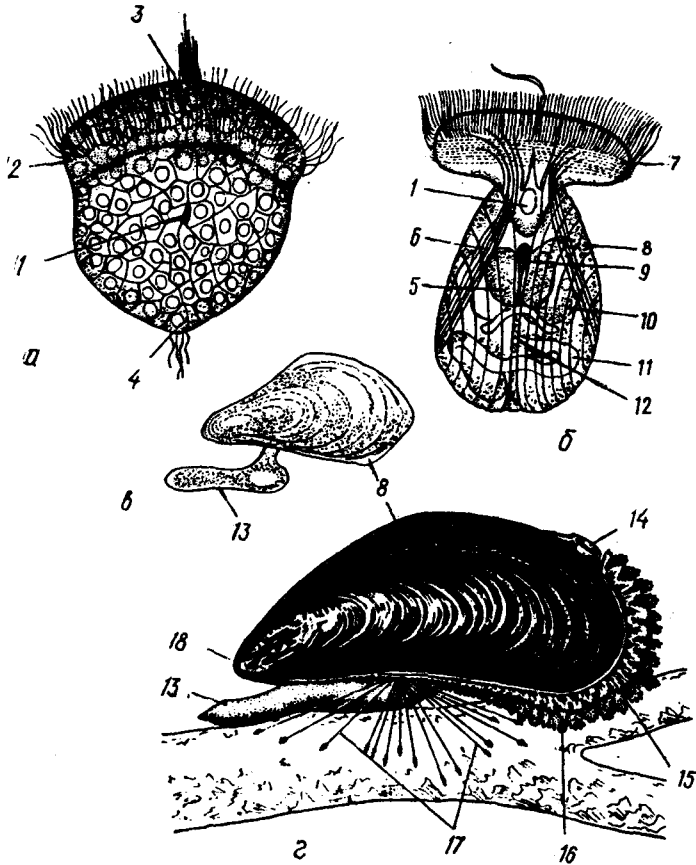


Рис. 38. Метаморфоз мідії:

a — трохофора; *б* — велігер; *в* — повзюча личинка; *г* — доросла мідія; 1 — рот; 2 — прототрох; 3 — тім'яна пластинка; 4 — телотрох; 5 — педальний ганглії; 6 — ретрактор прототроха; 7 — парус; 8 — черепашка; 9 — вхід до мантийної порожнини; 10 — печінка; 11 — кишечник; 12 — анальний отвір; 13 — нога; 14 — вивідний сифон; 15 — ввідний сифон; 16 — фестоначастий край мантиї; 17 — нитки бісусу; 18 — передній кінець черепашки

того, черепашки деяких молосків використовують для виготовлення прикрас і гудзиків, для інкрустаційних робіт. Перлові скойки дають цінні перла. Проте деякі види молосків приносять шкоду людині, наприклад дрейсена, якою обростають днища суден і тим уповільнюється їх хід; вона оселя-

ється в турбінних решітках електростанцій, у трубах водопроводів тощо, перешкоджаючи їх роботі.

В основі системи класу Двостулкові лежить будова черепашки, особливо її замка, та зябер. Останнім часом до діагностичних ознак відносять і деякі риси внутрішньої будови, зокрема будову шлунка. Клас *Bivalvia* поділяється на три надряди — Первиннозяброві (*Protobranchia*), Пластинчастозяброві (*Autobranchia*) та Перетинчастозяброві (*Septibranchia*):

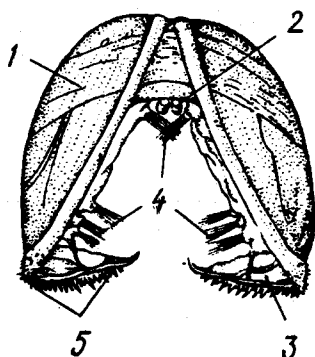
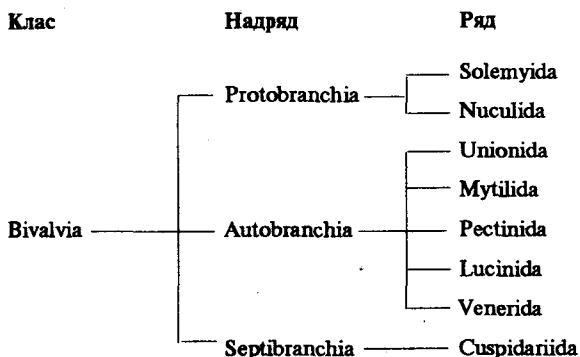


Рис. 39. Глохідій *Anodonta*:
1 — черепашка; 2 — личинкова бісусна залоза; 3 — крайовий зубець; 4 — пучки чугливих щетинок; 5 — зубчики на крайовому зубі



НАДРЯД ПЕРВИННОЗЯБРОВІ (PROTOBRANCHIA)

Первиннозяброві — виключно морські форми, поширені по всьому Світовому океану. У закритих морях із низькою солоністю, наприклад в Азовському, Аральському, Каспійському, їх немає. Вони живуть практично на всіх глибинах — від літоралі до глибоководних западин (глибше 8 км), причому на великих глибинах це одна з основних груп молосків.

Цей надряд об'єднує молосків, які мають примітивні риси будови. Замок черепашки складається з однакових загострених зубів, розташованих перпендикулярно замковому краю, у деяких видів зуби редуковані; зябра мають вигляд двопірчастих ктенідіїв. Шлунок первиннозябрових має від-

носно просту будову з однією—трьома протоками печінки; тифлозолі кишки не вдаються в його порожнину (див. с. 43). Нога з широкою плоскою повзальною підшовою. При втягванні в черепашку підшова згортається вздовж по середній

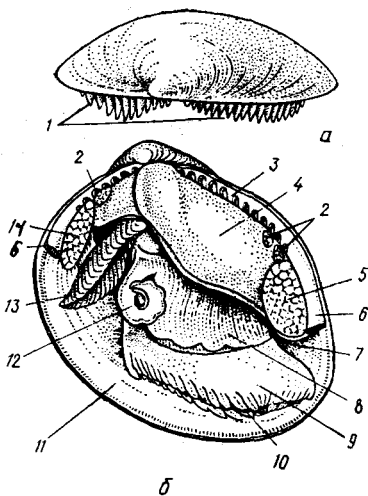


Рис. 40. Надряд Protobranchia: будова тонкої горіховидки (*Leionucula tenuis*):

a — права ступка зі спинної сторони; *b* — вигляд тіла збоку, праву ступку та листок мантиї видалено; 1 — гребінчасті замкові зуби; 2 — м'язи ноги; 3 — вирости краю мантиї між зубами; 4 — внутрішній мішок; 5 — передній м'яз-замкач; 6 — ділянка правого листка мантиї; 7 — рот; 8 — ротова лопать; 9 — нога; 10 — підшова ноги; 11 — лівий листок мантиї; 12 — придаток ротової лопаті; 13 — правий ктенідій; 14 — задній м'яз-замкач

лінії. Нирки та статеві залози відкриваються в мантийну порожнину єдиною порою. Ротові лопаті здебільшого добре розвинені й складаються з пари листочків та довгого щупальцеподібного придатка, за допомогою якого моллюск збирає детрит. Ці моллюски ніколи не утворюють бісус і не прикріплюються до субстрату. За способом живлення вони — збирачі детриту.

Надряд Protobranchia об'єднує два ряди: Солеміїди (*Solemyida*) та Нукуліди (*Nuculida*); останній — найбільш багатий видами, поширеними переважно в морях північної півкулі. Тут дуже часто трапляються представники родини Nuculidae, наприклад горіховидки (*Nucula*). У цих моллюсків замок складається з великої кількості гострих зубів, що нагадують зубці

гребінки. У прибережній смузі північних морів Європи мешкає тонка горіховидка (*Leionucula tenuis*, рис. 40).

У північних морях поширені також представники родини Nucularidae, серед яких численними є види родів *Yoldia*, *Portlandia*, *Nuculana*; останні утворюють щільні поселення і тому відіграють неабияку роль у бентосних біоценозах.

Значно менший ряд *Solemyida* включає види, що живуть у товщі мулу без зв'язку з відкритою водою — дуже рідкісний випадок серед моллюсків. Наприклад, *Solemya borealis*, довжина черепашки якої досягає 5 см, має великі зябра і редукований кишечник; цих моллюсків ще недостатньо вивчено.

НАДРЯД ПЛАСТИНЧАСТОЗЯБРОВІ (АУТОВРАНЧІА)

До цього надряду належить більшість двостулкових. Вони заселяють усі моря та океани, а також прісні водойми, тряпляються на різних глибинах: від урізу води до найглибших западин.

Для *Autobranchia* характерні черепашки із замком, зуби якого розташовані по радіусах від верхівки, і лише вторинно вони можуть займати інше положення або зовсім зникати. Зябра в них збільшені, з дуже витягнутими листками (*філаментами*); кожен із філаментів напрямлений від нерухомої осі ктенідія вентрально (низхідне коліно), потім після перегину — дорзально (висхідне коліно, див. рис. 33). У порожнину шлунка з кишки вдається великий тифлозоль. Печінка відкривається в шлунок численними отворами. Нога клиноподібна, позбавлена плоскої підошви, у молодих особин завжди з бісусом, іноді редукується.

На відміну від первиннозябрових, які збирають харчові частинки придатками ротових лопатей з поверхні ґрунту, основна маса пластинчастозябрових живиться шляхом фільтрації води та відціджування з неї харчових частинок. Їхні зябра перетворені на фільтр-сито з в'їчастим водорухоаючим епітелієм.

Ця група двостулкових надзвичайно різноманітна за розмірами, формою черепашки, способом життя; серед них є й повзаючі, й плаваючі, й стрибаючі, й прикріплені форми.

До надряду *Autobranchia* відносять сім—дев'ять (за даними різних авторів) рядів та більше 120 родин. Наведемо найважливіші з них.

Ряд Уніоніди (*Unionida*). До цього ряду належать великі прісноводні молоски. Для них характерні більш-менш добре виражений перламутровий шар черепашки, наявність розвиненої сокироподібної ноги та зовнішнього лігамента черепашки. Краї мантії не зрощені, сифони дуже короткі. Замкові зуби здебільшого поділяються на дві групи: горбкоподібні центральні, які розташовані біля маківки черепашки, та пластинчасті бічні, витягнуті вздовж задньоспинного краю черепашки. Іноді замкових зубів немає, наприклад у беззубки (*Anodonta*).

Яйця уніоніди виношують усередині зябрових порожнин материнських особин. Ці порожнини відіграють роль інкубатора, де з яєць виходять личинки — глохідії (див. рис. 39). Глохідій має двостулкову черепашку з одним м'язом-замкачем. На черевному краю кожної стулки є гострий зубець, у середній частині тіла міститься личинкова бісусна залоза. Молоск виштовхує глохідіїв через вивідний сифон у воду,

коли повз нього пропливає риба. Личинка прикріплюється до зябер чи плавців риби за допомогою клейкої нитки бісуса та краєвих зубців черепашки. Занурюючись потім у тканини риби, глохідій оточується цистою і веде деякий час паразитичний спосіб життя; через один-два місяці сформований молоск залишає рибу й переходить до самостійного життя. За допомогою риб уніоніди розселюються, проникаючи у верхів'я річок.

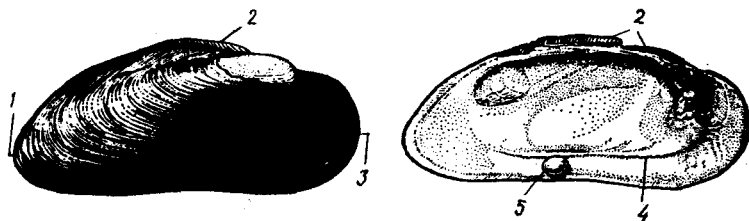


Рис. 41. Ряд Unionida: європейська річкова перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*) з перлиною:

1 — задній кінець черепашки; 2 — зовнішній лігамент; 3 — передній кінець черепашки; 4 — мантійна лінія; 5 — перлина

Серед уніонід широко відома родина Прісноводних перлових скойок (*Margaritiferae*), поширена в Євразії та Північній Америці. Саме ці молоски здатні утворювати перлини, які здавна цінували як прикраси. На півночі Європи відома європейська річкова, або перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*), з довжиною черепашки до 12 см (рис. 41). Оскільки ці молоски живуть лише в дуже чистих річках із швидкою течією, то через забруднення європейських річок стічними водами вони майже зникли. У річках України перлових скойок немає, в Росії вони залишилися тільки в річках Кольського півострова, проте популяції їх дуже нечисленні.

У річках України найпоширенішими є представники родини перлівницевих (*Unionidae*), яка представлена видами родів беззубок (*Anodonta*, див. рис. 25), перлівниць (*Unio*) та красіан (*Crassiana*). Черепашки беззубки переважно тонкостінні, з тонким перламутровим шаром. В Україні найпоширеніший вид — беззубка лебедина (*A. cygnea*), завдовжки до 20 см, яка трапляється переважно в річках із повільною течією та замуленим піщаним дном. Перлівниці мають товсту черепашку з добре розвиненим перламутровим шаром. Особливо товстостінна черепашка в товстої скойки (*Crassiana crassa*), саме її черепашки використовують для виготовлення перламутрових прикрас та гудзиків.

Ряд Мігиліди (*Mytilida*). Це виключно морські двостулкові, переважно прикріплені бісусом до субстрату. У біль-

шості з них спостерігається редукція і навіть втрата одного із м'язів-замикачів.

До цього ряду належать важливі промислові моллюски: істинні устриці та мідії (підряд *Mutulenina*), а також Справжні перлові скойки (підряд *Pteriina*), які утворюють цінні перли.

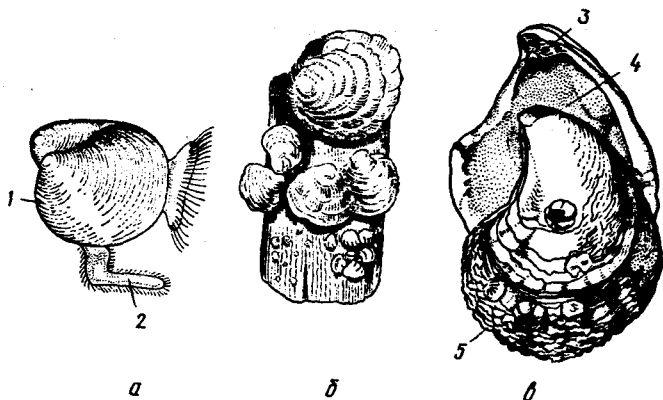


Рис. 42. Ряд *Mutilida*: чорноморська устриця (*Ostrea taurica*):

a — повзачка личинка; *б* — молоді устриці, що приросли стулками до субстрату; *в* — черепашка дорослого моллюска; 1 — черепашка; 2 — нога; 3 — лігамент; 4 — нижня (ліва) стулка, що приростає до субстрату; 5 — верхня (права) стулка з морськими жолудами на поверхні

Устриці (родини *Ostreidae* та *Crassostreidae*) мають нерівну, ребристу черепашку з неоднаковими стулками: ліва (нижня) стулка опукліша, глибша, з більш виступаючою маківкою. Моллюск цементується лівою стулкою до субстрату, набуваючи його рельєфу і повторюючи його нерівності. М'яз-замикач один, займає середину стулки. Мантия відкрита, не утворює сифонів; вода входить через передній край черепашки та виходить через черевний та задній краї. У дорослих форм ноги немає, хоча в молоді вона є (рис. 42). Довжина черепашки 8—12 см, але велетенська устриця (*Crassostrea gigas*) може досягати 38 см.

Відомо близько 50 видів устриць, які майже всі тепловодні. Живуть вони переважно на кам'янистих ґрунтах на глибинах від 1 до 50—70 м як поодинокі, так і великими скупченнями, утворюючи берегові поселення та банки, де щільність їх така висока, що окремі особини зростаються разом, утворюючи великі зрощення.

Устриць вважають смачним делікатесним продуктом, їх здавна виловлювали у великих кількостях. Один із основних промислових видів — *Ostrea edulis* — мешкає біля берегів Європи, у тому числі в Середземному та Чорному морях.

Деякі вчені вважають, що чорноморська устриця — це окремих вид *O. taugica*.

З давніх часів людина використовувала в їжу також мідії (родина *Mytilidae*). Вони мають гладеньку черепашку, маківка якої дуже зсунута до звуженого переднього краю, і добре розвинену бісусну залозу. Задній м'яз-замикач значно більший, ніж передній. Довжина черепашки може досягати 10 см. Вони населяють літораль і глибини до 80 м, утворюючи щільні поселення.

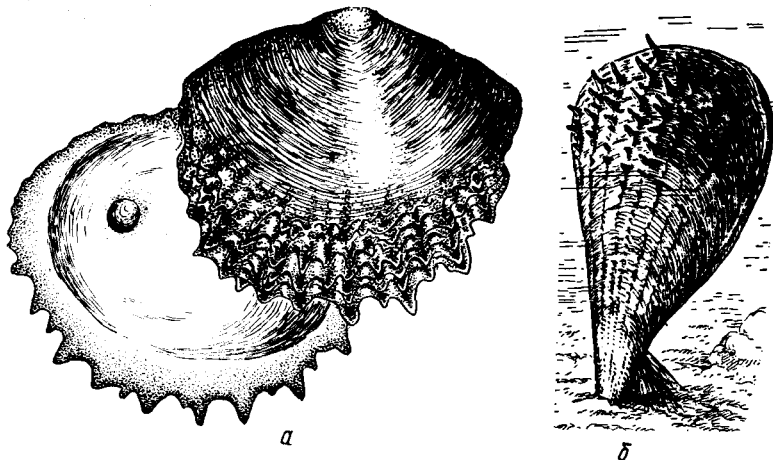


Рис. 43. Ряд *Mytilida*:

a — перлова скойка *Pinctada margaritifera*; *б* — *Pinna* sp.

Найбільш відомим та поширеним видом є їстівна мідія (*Mytilus edulis*, див. рис. 38), яка мешкає вздовж Атлантичного узбережжя Європи, біля берегів Ісландії, південної частини Гренландії, берегів Північної Америки, у Баренцевому, Білому, Балтійському, а також далекосхідних морях. У Чорному морі мешкає близький вид — чорноморська мідія (*M. galloprovincialis*).

Представники підряду *Pteriina* мають лише один м'яз-замикач, ногу із добре розвиненою бісусною залозою і могутній перламутровий шар. Ці моллюски здатні утворювати досить великі перли. Найкращі та найцінніші перли продукують види роду *Pinctada* та *Pteria*. Саме їх називають справжніми перловими скойками. У них велика черепашка здебільшого округлої форми, з прямим замковим краєм, витягнутим ззаду у вухоподібний виріст.

Найбільша з перлових скойок — *Pinctada margaritifera* (рис. 43, *a*) — досягає 30 см в діаметрі черепашки та маси 10 кг, хоча такі великі екземпляри трапляються рідко. Цей

вид живе в Тихому та Індійському океанах, утворює щільні поселення — банки.

Основні промисли морських перлів зосереджені в Перській затоці, біля острова Шри-Ланка, у Червоному морі, біля берегів Австралії, Японії, уздовж узбережжя Венесуели, Панами, Мексики та в деяких інших місцях.

Близькою до перлових скоюк є родина пін (Pinnidae), які мають велику, до 30 см, клиноподібної форми черепашку без замкових зубів, із радіальними ребрами та зігнутими лусками (рис. 43, б). Піни мешкають на невеликих глибинах у Середземному морі, Атлантичному та Індійському океанах, вони закопуються в ґрунт звуженим переднім кінцем і закріплюються бісусом, а заднім піднімаються над поверхнею дна.

Ряд Пектиніди (Pectinida). З цього ряду найбільш відомими є морські гребінці (родини Pectinidae та Proreamussidae), поширені майже в усіх морях та океанах на різних глибинах, включаючи найглибші западини. Особливо численні й різноманітні вони на прибережних мілководдях субтропічної та помірної зон Світового океану.

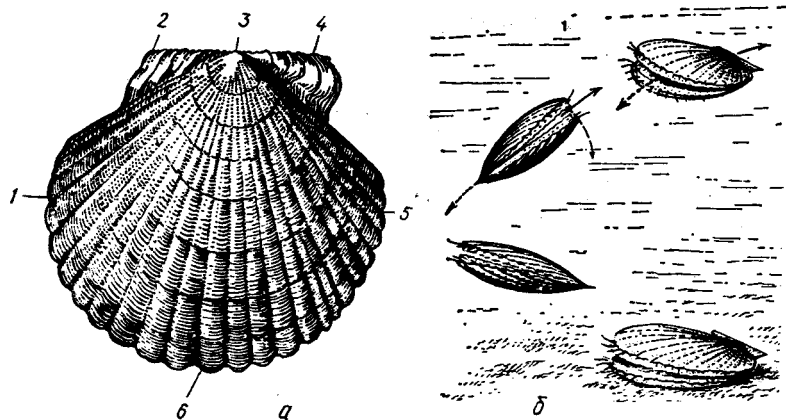


Рис. 44. Ряд Pectinida: приморський гребінець (*Patinopecten yessoensis*): а — права ступка ззовні; б — послідовні рухи гребінця; 1 — задній край черепашки; 2 — заднє вушко; 3 — маківка; 4 — переднє вушко; 5, 6 — передній та черевний краї черепашки

Гребінці мають округлу черепашку з прямим замковим краєм, який видається спереду та ззаду у вигляді виступів — вушок (рис. 44, а). Верхня (ліва) ступка плоскіша, нижня (права) — опукліша. Поверхня черепашки має радіальні або концентричні ребра, часто з шипами або лусками. У мілководних гребінців (*Pecten*, *Chlamys* та ін.) черепашка переважно велика, товстостінна; у глибоководних (*Amussium*, *Proreamussium*, *Delectopecten*) ступки крихкі, напівпрозорі.

Нога гребінців слабо розвинена, рудиментарна і має вигляд пальцеподібного вироста. Молодь прикріплюється до субстрату біусом, а дорослі втрачають цю здатність, хоча відомі й винятки. З усіх двостулкових молюсків гребінці найбільш рухливі. Вони можуть плавати та підстрибувати, періодично хлопаючи стулками і виштовхуючи з-під них воду (рис. 44, б). Цьому сприяє особлива будова єдиного м'язо-замикача та мантиї, краї якої звисають з-під черепашки. Край мантиї облямовують численні щупальця (органи дотику) та очі, які сприяють орієнтації тварини при плаванні.

У Баренцевому, Білому й далекосхідних морях, біля берегів Скандинавії та Атлантичного узбережжя Північної Америки на глибинах до 100 м мешкає досить великий (діаметр черепашки 8 см) ісландський гребінець (*Chlamys islandicus*). Його м'ясо дуже смачне, тому він є об'єктом промислу. У далекосхідних морях є ще й приморський гребінець (*Patinopecten yessoensis*). У Чорному морі трапляється лише один вид — чорноморський гребінець (*Flethorpecten ponticus*), який має яскраву черепашку діаметром 5 см з відтінками жовтого, оранжевого, рожевого, червоного кольорів.

Ряд Люциніди (*Lucinida*). Це дуже різноманітна й багата видами група, вона включає близько 30 родин; її представники мешкають як у морях, так і в прісних водоймах.

Серед морських форм найбільш відомими є представники родини *Astartidae*, які дуже поширені в морях північної півкулі і складають там звичайний компонент донних біоценозів, наприклад зубчаста астарта (*Astarte crenata*) та північна астарта (*A. borealis*).

До цього самого ряду належать прісноводні молюски родин горошинкових (*Pisidiidae*) та кулькових (*Sphaeriidae*). Це дрібні молюски (найменші види до 2 мм), найбільші серед них види роду *Sphaerium*, наприклад кулька рогова (*S. pivicola*, рис. 45) досягає 2,5 см. Кульки живородні: їх яйця розвиваються у виводкових камерах, розташованих на внутрішніх напівзбрах; із камер виходить повністю сформована молодь.

Кулькові поширені в прісних водоймах усіх материків, крім Антарктиди. При пересиханні водойм вони можуть навіть до шести місяців перебувати без води, зарившись у мул.

Деякі види роду горошинки (*Pisidium*) опанували незвичайний для двостулкових тип біотопу: вони живуть у заболочених ґрунтах, і їм для дихання та живлення вистачає тієї незначної кількості води, що є між частинками ґрунту.

Серед невеликих (до 5 см), але дуже гарних морських люцинід слід назвати представників родини *Dopacidae*, які

мають витягнуту округло-трикутну черепашку зі зсунутою до заднього кінця маківкою. Для них характерні яскраві кольорові промені, що йдуть радіально від маківки до черевного краю, а також плями на внутрішній поверхні черепашки. Види роду *Dopax* зуть через це морськими метеликами. Ці молоски добре закопуються в ґрунт і навіть пересуваються в його товщі за допомогою великої ноги.

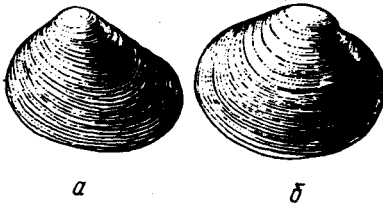


Рис. 45. Ряд *Lucinida*:
a — горошинка (*Pisidium amnicum*); *б* — кулька рогова (*Sphaerium rivicola*)

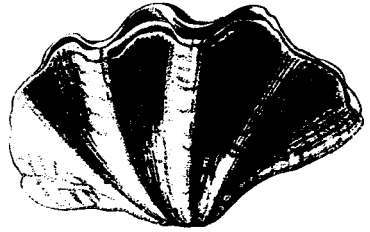


Рис. 46. Ряд *Venerida*: тридакна (*Tridacna stosea*) — тіло орієнтовано так, як воно розташоване у ґрунті (черевною стороною догори)

Ряд Венериди (*Venerida*). Це найбільший за об'ємом ряд двостулкових, що об'єднує близько 40 родин. Представники ряду живуть як у морях, так і в прісних водоймах.

Найзнаменитішою та найпопулярнішою родиною є тридакніди (*Tridacnidae*), що об'єднує найбільших двостулкових молосків. Серед них найбільш відомі тридакни (рід *Tridacna*). Велетенська тридакна (*T. gigas*) досягає майже 1,5 м у довжину і маси 250 кг, причому основна маса припадає на черепашку.

Тридакни — мешканці тропічних мілководь. Вони трапляються в Індійському та Тихому океанах у зонах коралових рифів, де нерухомо лежать на ґрунті спинною стороною, при цьому черевна сторона обернена догори (рис. 46). Нога, яка виділяє бісус, міститься на спинній стороні, і бісус виходить із черепашки біля її маківки. Відповідно зсунуті й сифони: ввідний (спинний) змістився в передньочеревний відділ, а вивідний напрямлений догори і лежить посередині черевного краю. Краї мантиї зрослися по всій довжині, крім місць виходу сифонів та бісусу. У потовщеному краї мантиї живе безліч одноклітинних джгутикових — зооксантел (*Symbiodinium microadriaticum*, ряд *Dinoflagellida*). Тридакни мають ряд пристосувань для покращення умов існування симбіонтів. По краях мантиї у *T. stosea* та *T. elongata* виявлено так звані *гіалінові органи*. Це глецикоподібні утворення розміром

близько 1 мм, заповнені прозорими клітинами. Навколо таких органів розташовані скупчення зооксантел. Припускають, що гіалінові органи концентрують світло, яке падає на мантию, і розсіюють його в прилеглих тканинах, покращуючи умови фотосинтезу водоростей. Крім того, краї мантиї три-

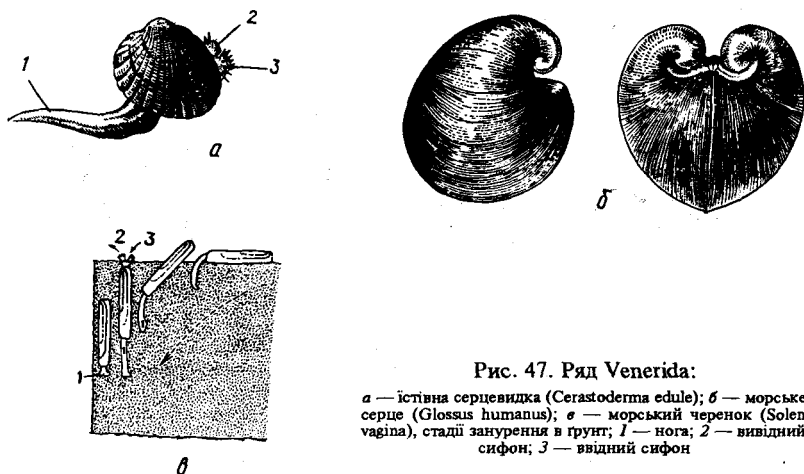


Рис. 47. Ряд Venerida:

a — істівна серцевидка (*Cerastoderma edule*); *б* — морське серце (*Glossus humanus*); *в* — морський черенок (*Solen vagina*), стадії занурення в ґрунт; 1 — нога; 2 — вивідний сифон; 3 — ввідний сифон

дакн мають дуже яскраве забарвлення. Вважають, що рясна пігментація краю мантиї тридакни також має адаптивне значення: захист хлорофілу симбіонтів від надмірної дії сонячного проміння в денні часи. Скорочуючи та розправляючи пігментні клітини мантиї, молоски можуть ефективно регулювати рівень сонячної радіації, яка досягає симбіонтів. Тридакни дістають від симбіонтів продукти їх фотосинтезу (глюкозу, глюкозофосфат, ліпіди), а симбіонти споживають продукти азотистого обміну хазяїна (аміак, солі амонію), амінокислоти, вуглекислий газ.

Родина серцевидок, або кардіїд (*Cardiidae*) — це величезна група м'яководних форм, що мешкають переважно в теплих морях. Їхня черепашка з радіальними ребрами нагадує серце (рис. 47, *a*). У Чорному морі поширена істівна серцевидка Ламарка (*Cerastoderma lamarckii*) та кілька інших видів.

Заслуговує на увагу родина *Glossidae*. У Середземному морі та Атлантичному океані живе молоск, що називається морське серце (*Glossus humanus*). Його тонкостінна черепашка довжиною до 5 см має опуклі, сильно закручені маківки (рис. 47, *б*).

Велика родина венерид (*Veneridae*) поширена в помірних і тропічних морях на піщаних ґрунтах м'яководдя. Чере-

пашки венерид дуже гарні, різноманітних розмірів та форм. Багато з них є об'єктами промислу. У Чорному морі вздовж берегів мешкає кілька видів венерид. Один із найбільш поширених видів — венус-півник (*Chamelea gallina*).

У Чорному морі часто трапляється представник родини морські черенки (*Solenidae*) — звичайний морський черенок (*Solen vagina*) з довгою, до 12 см, черепашкою майже прямокутної форми (рис. 47, в). Вони живуть на глибинах до 10 м і можуть дуже швидко закопуватись у ґрунт, виставляючи назовні пару сифонів, а також стрибати реактивним способом за допомогою струменя води, що викидається з сифонів.

У прісних водоймах дуже поширені сидячі моллюски родини дрейсеніди (*Dreissenidae*). Найпоширенішим у водоймах Європи видом є річкова дрейсена (*Dreissena polymorpha*), трикутна черепашка якої має довжину 4—5 см і смугастий малюнок (рис. 48). Цей вид проникає в лимани Чорного моря, а також опріснені ділянки Азовського моря. На півдні України трапляється ще й бугська дрейсена (*D. bugensis*), яка в наш час активно розселюється. Річкова дрейсена бісусом прикріплюється до субстрату і утворює величезні скупчення, обростаючи каміння, сваї, різні гідротехнічні споруди, а також водостоки, труби, по яких вода тече до турбін, захисні ґрати тощо. Це призводить до великих затрат на очищення зазначених споруд.

До ряду венерид належать також дві родини, представники яких пристосувалися до життя в ходах, проточених ними в скелях, вапняках, деревині. Представники родини свердлунових (*Pholadidae*) свердлять тверді породи за допомогою своєї черепашки. Черепашка фоладід позбавлена лігамента, що різко підвищує взаємну рухливість стулок. Особливе розташування м'язів-замикачів призводить до того, що стулки черепашки поперемінно розсуваються то в передній, то в задній частині. Завдяки таким рухам стулок, озброєних ребрами з шипами та горбками, відбувається свердління субстрату. У Чорному морі поширений свердлун звичайний (*Pholas dactylus*).

Представники родини деревоточців (*Teredinidae*) пристосувалися до свердління деревини. До цієї родини належать два роди: *Bankia* й *Teredo*; вони мають видовжене червоподібне тіло, тому їх називають «корабельними червами». На

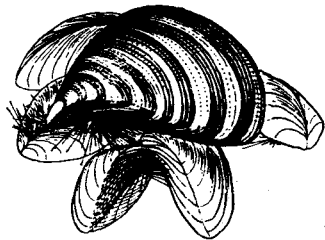


Рис. 48. Ряд Венерид: гроно прісноводних дрейсен (*Dreissena polymorpha*), скріплених нитками бісусу

передньому кінці тіла міститься дуже маленька (1/30 — 1/40 частина загальної довжини тіла) черепашка, озброєна гострими гребенями (рис. 49). При розсуванні стулок черепашки гострі зубці, що є на ребрах стулок, здирають шар деревини.

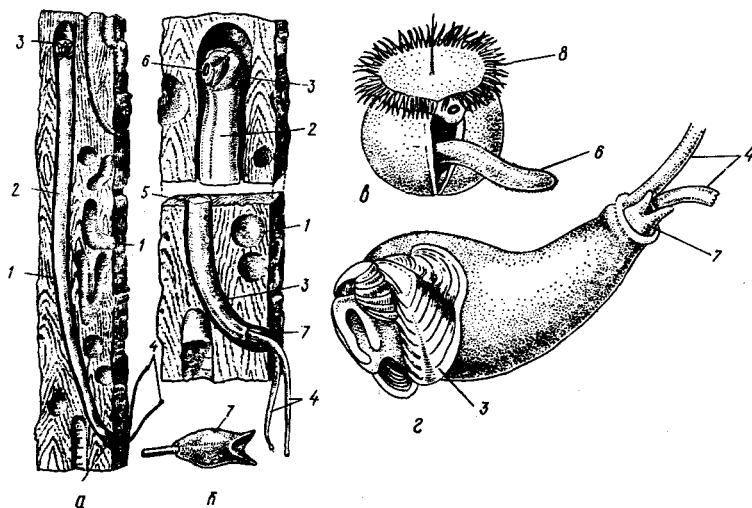


Рис. 49. Ряд Venerida: корабельний черв Teredo:

а, б — дорослий моллюск у проточених ним ходях; в — личинка велігер; г — молода стадія; 1 — ходи, які просвердлив тередо; 2 — тіло моллюска; 3 — черепашка; 4 — сифони; 5 — вапнякова вистилка ходів; 6 — нога; 7 — палетка; 8 — парус

На задньому кінці тіла містяться два тонких сифони, а також пара вапнякових пластинок — *палеток*, які захищають тіло моллюска, закриваючи вхідний отвір у хід. Стінки ходу моллюск покриває зсередини тонким шаром вапнякових відкладів. Тередові використовують деревину не тільки як сховище, а й як їжу. Дрібні частинки деревини перетравлюються внутрішньоклітинно амебоцитами печінки. Крім деревини, в їжу використовуються планктонні організми, які втягуються через ввідний сифон.

Деревоточці пошкоджують деревину. Особливо велику небезпеку вони становлять для дерев'яних споруд причалів, а також для дерев'яних суден. У Чорному морі відомі три види деревоточців: *Teredo navalis*, *T. pedicellatus* та *T. utriculus*; перші два види проникли в Азовське море.

НАДРЯД ПЕРЕТИНЧАСТОЗЯБРОВІ (SEPTIBRANCHIA)

Перетинчastoзязьбові — це морські, переважно глибоководні моллюски. Вони трапляються лише в морях з океа-

нічною солоністю, тому в Чорному морі їх немає. Цей надряд включає чотири ряди та кілька родин.

У перетинчастозябрових зябра маленькі, редуковані або перетворені на мускулясту перетинку (септу), яка проходить уздовж черепашки і поділяє мантийну порожнину на верхній та нижній відділи. Зяброву септу пронизують кілька отворів, через які сполучаються верхня та нижня камери мантийної порожнини. Черепашка — з редукованим замком. Шлунок повністю вкритий хітиноїдною вистилкою, яка закриває навіть сортувальне поле. Тифлозоли розвинені слабо. Печінка складається з невеликої кількості часток та відкривається в шлунок двома отворами. Нога клиноподібна, з поздовжньою борозною, іноді частково редукована. За способом живлення це хижачи.

Найчисленнішою родиною цього наряду є родина Cuspidariidae (ряд Cuspidarida), що мають витягнену у вигляді трубки задню частину черепашки, в якій залягають сифони (рис. 50). Їхні зябра редуковані. Водообмін у зябровій порожнині здійснюється шляхом почергового скорочення та розслаблення зябрової септи. Різке скорочення зябрової септи забезпечує різке втягування води через ввідний сифон — «вдих». Потім

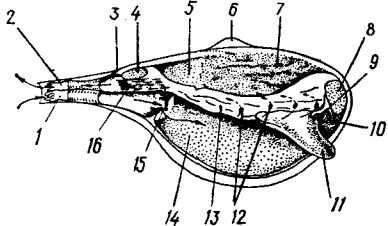


Рис. 50. Схема будови перетинчастозябрового моллюска *Cuspidaria*:

1 — ввідний сифон; 2 — вивідний сифон; 3 — анальний отвір; 4 — задній м'яз-замкач; 5 — верхня (надзяброва) камера мантийної порожнини; 6 — шлунок; 7 — печінка; 8 — передній м'яз-замкач; 9 — рот; 10 — ротові лопаті; 11 — нога; 12 — пори в зябровій септі; 13 — зяброва септа; 14 — нижня (підзяброва) камера мантийної порожнини; 15 — перетинка; 16 — сифональний ретрактор

вода переганяється через отвори з нижньої камери у верхню, отвори замикаються, вода викидається через анальний сифон — відбувається «видих». Ці моллюски — хижачи, різкими «вдихами» вони затягують у мантийну порожнину дрібних планктонних тварин. Хітиноїдна вистилка шлунка та його м'язові стінки сприяють розчавлюванню та перетинанню здобичі — переважно дрібних ракоподібних. Функцію дихання виконує внутрішня поверхня мантийної порожнини, яка пронизана кровоносними судинами.

КЛАС МОНОПЛАКОФОРИ (MONOPLACOPHORA)

Представники класу Monoplacophora тривалий час були відомі лише у викопному стані, їхні черепашки знаходили у морських відкладах кембрія, силура та девона (описано

близько 185 видів), і тільки в 1952 р. датська зоологічна експедиція на судні «Галатея» в районі Перуано-Чилійської западини добула з глибини 3570 м кілька екземплярів сучасних представників цього класу. Їх описав датський вчений Лемке і назвав *Neopilina galathea* на честь корабля експедиції. Зараз відомо 14 сучасних видів моноплакофор, проте детальний опис існує лише для неопілін, що й покладено в основу характеристики цього класу.

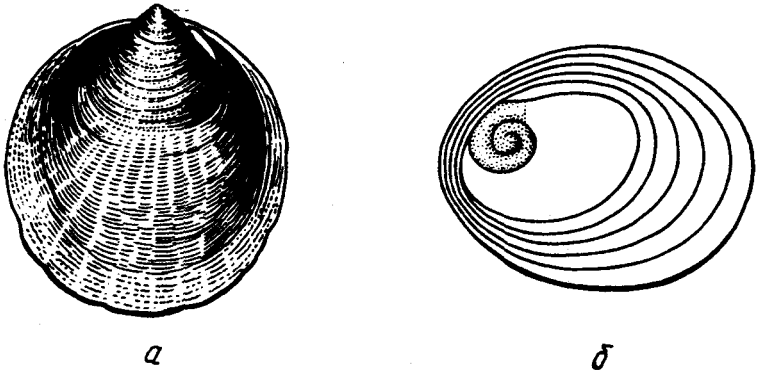


Рис. 51. Черепашка *Neopilina galathea*:

a — вигляд зі спинної сторони; *b* — вигляд черепашки з личинковою закруткою (при сильному збільшенні)

Моноплакофори покриті черепашкою у вигляді ковпачка, блюдця або спірально закрученою. Черепашка *Neopilina* діаметром близько 3 см, має вигляд ковпачка з круглим нижнім краєм та зсунутою вперед верхівкою, на якій є малесенький закруток (рис. 51). Його наявність свідчить про те, що у молоді черепашка закручена спіраллю.

Тіло *Neopilina* білатерально-симетричне, складається з невеликої голови, досить високого тулуба та дископодібної ноги (рис. 52). Голова міститься на черевній стороні тіла і майже не відокремлена від тулуба. На голові розташований рот, перед ним — пара щупалець та особлива шкірна складка — *велум*; біля кінців велума позаду ротового отвору є пара кушцеподібних щупалець; очей немає.

Покриви нижнього краю тулуба переходять у кільцеву шкірну складку — мантию, яка оточує голову й ногу та прилягає до краю черепашки. Між мантиєю, головою та ногою міститься широка мантийна борозна, у ній по обидва боки ноги розташовані п'ять-шість пар зябер та шість пар видільних отворів. Анальний отвір міститься на задньому кінці тіла позаду ноги.

Мускулатура неопіліни складається з кільцевих, косих та поздовжніх м'язів ноги та мантиї; крім того, є вісім пар м'язів-ретракторів, які йдуть від ноги до спинної сторони черепашки, де й прикріплюються. Ці м'язи розташовані метамерно і пронизують усе тіло молоска (рис. 53).

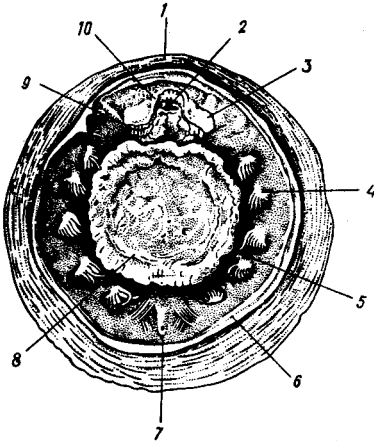


Рис. 52. *Neopilina galatheaе* з черевної сторони:

1 — край черепашки; 2 — рот; 3 — велум; 4 — зябра; 5 — мантийна борозна; 6 — край мантиї; 7 — анус; 8 — нога; 9 — орган хімічного чуття; 10 — голова

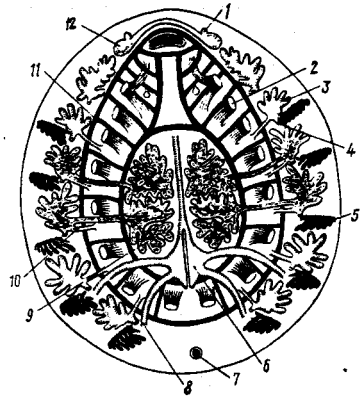


Рис. 53. Схема будови *Neopilina*:

1 — головне шупальце; 2 — ножні м'язи; 3 — нирка; 4 — видільний отвір; 5 — зябра; 6 — шлуночок серця; 7 — анус; 8 — передсердя; 9 — статева залоза; 10 — протока, що з'єднує нирку з целомом; 11 — плевровісцеральний нервовий стовбур; 12 — велум

Целом *Neopilina* складається з перикардія, який оточує серце, та двох великих спинних целомічних мішків (рис. 54). Целомодуктів шість пар: дві пари відходять від перикардія, решта — від спинних целомічних мішків.

Травна система складається з глотки, стравоходу, шлунка, середньої та задньої кишок. У глотці є розвинена радула з численними роговими зубцями. У шлунку міститься кришталевий стовпчик; печінка добре розвинена і складається з двох симетричних часток, які самостійними протоками відкриваються в шлунок. Середня кишка довга, утворює кілька петель і переходить у широку задню кишку, яка закінчується анальним отвором на задньому кінці тіла.

Видільна система представлена шістьма парами нирок, або целомодуктів, з яких дві задні пари відкриваються внутрішніми кінцями в перикардій, а решта — у парний спинний целом; зовнішні кінці нирок відкриваються в мантийну борозну біля основи зябер (див. рис. 53).

Кровоносна система незамкнена, представлена серцем, кровоносними судинами, синусами та лакунами. Серце ле-

жить у перикардії і складається з двох шлуночків та чотирьох передсердь. Передні відтягнуті кінці шлуночків об'єднуються й утворюють аорту, яка несе кров до переднього кінця тіла. З аорти кров виливається в систему синусів, які оточують кишечник, печінку, гонади й інші внутрішні органи, постачаючи їм кисень та поживні речовини. Венозна кров із лакун усього тіла надходить до зябер. Окислена в зябрах кров із зябрових лакун і синусів виливається в передсердя, причому кров із задньої пари зябер надходить безпосередньо в задню пару передсердь, а з інших зябер — у поздовжні венозні синуси, які несуть її до передньої пари передсердь. Із передсердь кров перекачується до шлуночків.

Органами дихання моноплакофор є парні зябра, або ктенідії, розташовані в мантийній борозні обабіч ноги. Вони мають гребінчасту, а не пірчасту, як у більшості моллюс-

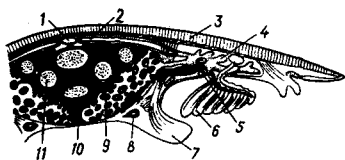


Рис. 54. Схема поперечного зрізу *Neopilina*:

1 — аорта; 2 — дорзальний целом; 3 — черепашка; 4 — нирка; 5 — плевровісцеральний нервовий стовбур; 6 — зябра; 7 — нога; 8 — педальний стовбур; 9 — статева залоза; 10 — схізоцель; 11 — кишка

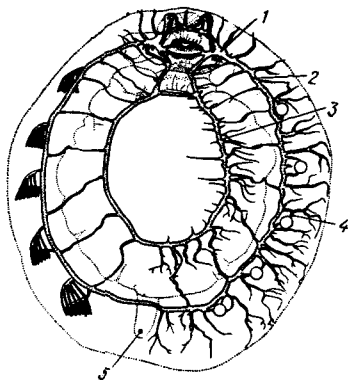


Рис. 55. Нервова система *Neopilina galathea*:

1 — церебральний ганглії; 2 — плевровісцеральний стовбур; 3 — педальний стовбур; 4 — зяброві нерви; 5 — анус

ків, форму (див. рис. 53). *Neopilina galathea* має п'ять пар ктенідіїв, інший описаний вид *Vema ewingii* — шість пар, а *Micropilina* — три.

Нервова система моноплакофор близька до нервової системи хітонів, але, на відміну від останніх, має чітко виражені церебральні ганглії, з'єднані між собою довгою комісурою. Церебральні ганглії пов'язані з двома парами стовбурів: парою педальних та парою плевровісцеральних (рис. 55). Педальні стовбури мають лише дві комісури: одну передню та одну задню, яка з'єднує їх попереду від анального отвору. Плевровісцеральні стовбури з'єднуються між собою на задньому кінці також перед анальним отвором і з педальними — десятьма парами комісур.

Органи чуття розвинені слабо, очей немає. Є пара коротеньких головних щупалець та пара розгалужених придатків

позаду рота — органів хімічного чуття. Крім того, є пара органів рівноваги —статоцистів, які містяться позаду голови і пов'язані з другою парою комісур між педальними та плевровісцеральними стовбурами. Це невеличкі мішечки, встелені чутливим епітелієм, які сполучаються із зовнішнім середовищем.

Моноплакофори роздільностатеві. Вони мають дві пари лопатевих гонад, які розташовані поза целомом, вентрально під кишечником. Власних вивідних проток вони не мають, а сполучаються протоками з третьою-четвертою парами нирок (див. рис. 53), через які статеві продукти виводяться назовні. Копулятивних органів немає, запліднення зовнішнє. Ембріональний розвиток моноплакофор не досліджено. Невідомо також, чи є в них личинки.

Про спосіб життя моноплакофор відомо небагато. Це мешканці океанічних глибин. *Neopilina galatheaе* живе на мулистих ґрунтах на глибинах від 2500 до 3500 м; *Vema* — на глибині 5000 м. Живляться вони детритом, який збирають із поверхні донних осадів. В їх кишечнику було знайдено діатомові водорості, форамініфери та велетенські корененіжки — ксенофіофорії.

Серед сучасних молосків моноплакофори — це група, яка зберегла досить багато архаїчних ознак, зокрема, великі целомічні порожнини, метамерне розташування ряду органів (ктенідії, нирки, комісури нервової системи) та деякі інші риси організації.

КЛАС ЧЕРЕВОНОГІ (GASTROPODA)

Черевоніги — найбагатший за кількістю видів клас молосків: їх близько 90 тис. В Україні відомо понад 500 видів. Черевоніги мешкають у різних біотопах Світового океану — від берегової зони до глибин більше 10 тис. м; у прісних водоймах та на суходолі; від полярних широт до тропіків; від рівнин до гірських вершин (понад 5 тис. м над рівнем моря). Дуже невелика кількість видів веде паразитичний спосіб життя.

Розміри черевонігих варіюють від 2—3 мм до кількох десятків сантиметрів. Найкрупніші з них: *Nemifusus probosciferus* з черепашкою завдовжки 60 см; морський заєць — *Aplysia depilans* — розміром 40 см; деякі африканські види наземних слимаків роду *Achatina* завдовжки до 25 см; червоподібний ендопаразит голотурій *Parenteroxenos dogeli* завдовжки 128 см.

Характерною рисою класу *Gastropoda* є асиметричність будови, яка виражається у формі черепашки, редукції органів мантийного комплексу однієї сторони (здебільшого правої) та посиленим розвитком таких самих органів іншої сторони (здебільшого лівої).

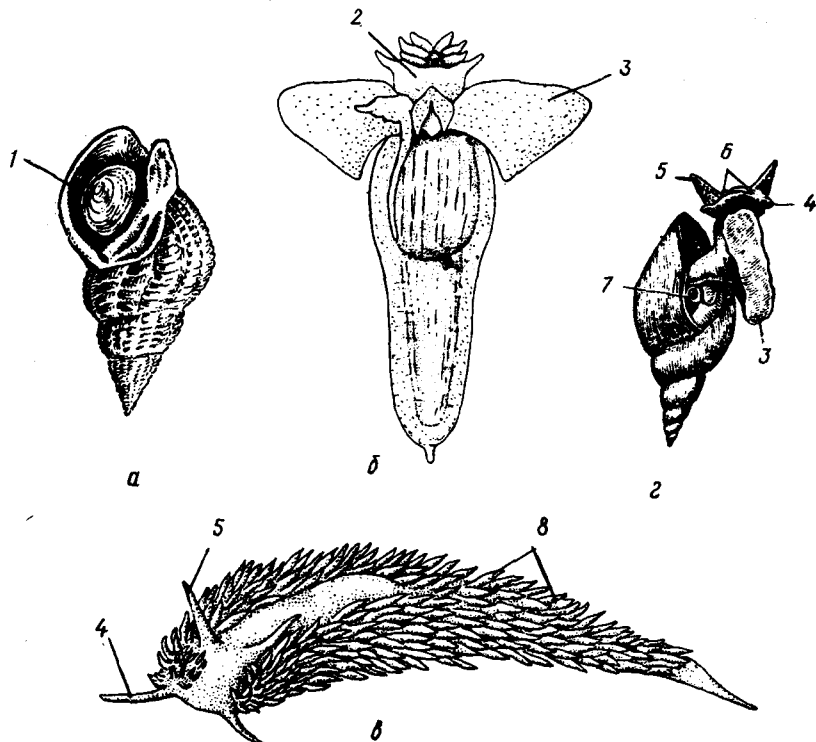


Рис. 56. Черевоногі моллюски:

a — *Vissicium undatum* (підклас *Prosobranchia*); *б* — морський ангел (*Clione limacina*, підклас *Opisthobranchia*, ряд *Pteropoda*); *в* — *Aeolidia papillosa* (підклас *Opisthobranchia*, ряд *Nudibranchia*); *г* — звичайний ставковик (*Limnaea stagnalis*, підклас *Pulmonata*, ряд *Basommatophora*); 1 — кришечка; 2 — голова; 3 — нога; 4 — ротова лопать; 5 — щупальце; 6 — очі; 7 — дихальний отвір; 8 — адаптивні зябра

Тіло черевоногих складається з голови, ноги та тулуба, який утворює виріст — нутрощевий мішок, вкритий суцільною ковпачкоподібною або спіральню закрученою черепашкою (рис. 56).

Голова чітко відокремлена від тіла, на ній розташовані рот, одна або дві пари щупалець та пара очей (рис. 57, *a*). У деяких форм голова витягується і утворює так зване рило, а в деяких хижих та паразитичних *Prosobranchia* перетворюється на мускулястий хоботок, який може вгортатись або викидатись назовні при захопленні здобичі.

Нога добре розвинена і здебільшого має підошву, пристосовану для повзання. У плаваючих форм бічні краї підошви розростаються, утворюючи широкі лопаті (наприклад, у *Arlysia*, ряд *Tectibranchia*) або плавці, як у *Clione limacina* (ряд *Pteropoda*), за допомогою яких ці тварини плавають (див. рис. 56). У деяких паразитичних форм нога редукується. Над ногою міститься мішкоподібний тулуб, або нутрошевий мішок, вкритий черепашкою.

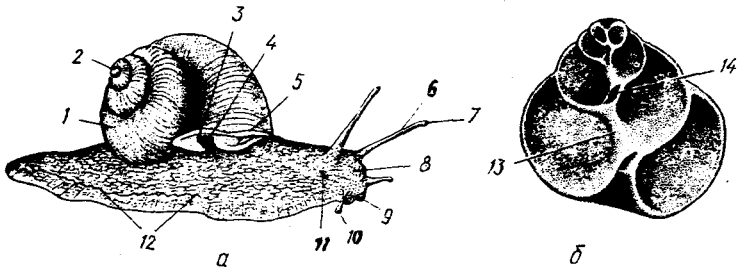


Рис. 57. Виноградний слизяк (*Helix pomatia*):

а — зовнішній вигляд з правої сторони; *б* — поздовжній розпил черепашки; 1 — черепашка; 2 — верхівка черепашки; 3, 4 — анальний та дихальний отвори; 5 — край мантиї; 6 — очне шупальце; 7 — око; 8 — голова; 9 — рот; 10 — губне шупальце; 11 — статевий отвір; 12 — нога; 13, 14 — стовпчик та його порожнина

Тулуб, або нутрошевий мішок, у нижчих черевонігих (наприклад, деяких передньозябрових), голозябрових підкласу задньозяброві та деяких легеневих симетричний і нечітко відділений від ноги. У більшості ж черевонігих тулуб, навпаки, видається над ногою у вигляді великого, більш-менш закрученого спірального мішка.

Черепашка суцільна, ковпачкоподібна або здебільшого закручена спіраллю за годинниковою стрілкою, тобто праворуч, якщо дивитись на неї із загостреного кінця (*дексіотронні* черепашки), рідше трапляються лівозакручені (*леотронні*) черепашки. Закрутки черепашки, щільно прилягаючи один до одного, можуть зростатися своїми внутрішніми стінками, утворюючи суцільний стовпчик, який називається *колонкою* (рис. 57, б), а іноді можуть відставати один від одного. Тоді по осі черепашки утворюється щілина — так званий пупок.

На одному кінці (*верхівці*) черепашка сліпо замкнена, а на протилежному є отвір (*вустя*), через який висуваються назовні голова й нога тварини. Лише у виняткових випадках закрутки спіралі черепашки лежать в одній площині (*планоспіраль*), як, наприклад, у прісноводних котушок (рід *Planorbis*); у більшості ж спіраль конічна (*турбоспіраль*). Висота турбоспіралі в різних видів різна, діаметр закруток збільшується від верхівки до вустя. В *інволютних черепашках* кожний новий, більший, закруток охоплює всі попередні, роб-

лячи їх непомітними (наприклад, Сургаєа). В еволютних черепашок останній закруток лише прилягає до попередніх, не закриваючи їх (*Helix*).

Черепашка може мати й вигляд конічного ковпачка, або блюдечка, як, наприклад, у морських блюдечок (*Patella* та *Astea*, див. далі) та річкових чашечок (*Ancylus*). Проте їхні личинки спочатку мають більш-менш закручену черепашку, яка лише пізніше набуває вигляду ковпачка.

У більшості випадків черепашка настільки велика, що в неї ховається все тіло молоска. У деяких форм, переважно з підкласу *Prosobranchia*, на спинній стороні ноги утворюється вапнякова або рогова пластинка — *кришечка*, якою при втягуванні тіла в черепашку замикається вустя (див. рис. 56, а).

У черевонігих часто спостерігається редукція черепашки, а іноді й повне її зникнення. В одних випадках черепашка зменшується в розмірах і прикривається мантиєю або бічними ділянками ноги і стає внутрішньою (*Aplysia*, слизун *Limax*), в інших — розпадається на окремі вапнякові тільця, що лежать у покривах спинної сторони (слизун *Apion* — ряд *Nudibranchia*, див. рис. 56). Інколи навіть сліди черепашки зникають (*Pteropoda*). Редукція черепашки спостерігається в плаваючих і наземних форм, що полегшує їх тіло, а також у паразитичних черевонігих.

Черепашка черевонігих, як і інших м'якунів, складається з тонкого органічного зовнішнього шару (періостракума), під яким залягає порцеляноподібний шар (остракум), у деяких черевонігих (*Haliotis*, *Turbo* та ін.), є ще внутрішній перламутровий шар (гіпостракум).

На тулубі утворюється складка покривів, мантия, під якою міститься мантийна порожнина з розташованим у ній мантийним комплексом органів (зябра, анальний отвір, видільний та статевий отвори). Як мантия, так і мантийна порожнина звичайно розвинені на передній і правій сторонах тулуба. Мантия виділяє черепашку. Ріст черепашки протягом життя тварини відбувається по її потовщеному вільному краю, який містить безліч залозистих клітин.

Шкіра черевонігих складається з одношарового покривного епітелію, або епідермісу, підстеленого базальною мембраною, і сполучної тканини (кутиса), яка лежить під ним. Епітеліальні клітини зовні виділяють тонку кутикулу, і тільки на підшви ноги й навколо дихального отвору в *Pulmonata* кутикули немає; у цих ділянках епітелій в'їчастий (рис. 58).

Шкіра багата на залозисті клітини, які занурені під епідерміс у сполучну тканину. Їх протоки відкриваються назовні між клітинами епідермісу. Залози бувають слизовими, білко-

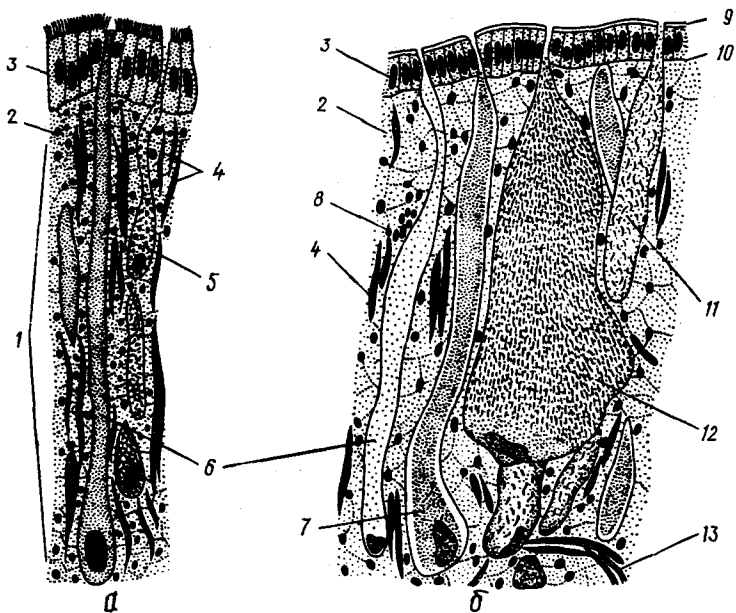


Рис. 58. Зріз через шкіру підшви ноги (а) та краю мантиї (б) *Helix pomatia* :

1 — кутику; 2 — сполучна тканина; 3 — покривний епітелій; 4 — дорзовентральні м'язові волокна; 5, 6, 7 — пігментна, слизова та білкова залози; 8 — поздовжні м'язові волокна; 9 — кутикула; 10 — базальна мембрана; 11, 12 — слизова мантийна та вапнякова залози; 13 — поперечні м'язові волокна

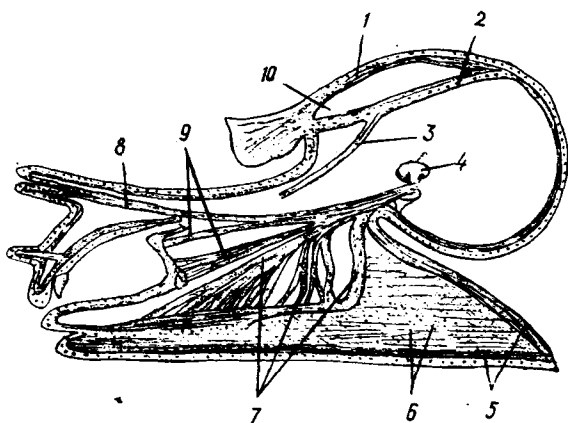


Рис. 59. Схема будови мускулатури *Helix pomatia*:

1 — поздовжні та 2 — кільцеві м'язи шкіри; 3 — ретрактор копулятивного органа; 4 — стовпчик; 5 — поздовжні та 6 — косі м'язи ноги; 7—9 — ретрактори ноги, задніх щупалець та глотки відповідно; 10 — легенева порожнина

вими та пігментними. Слизових залоз особливо багато на підшві ноги й по краю мантії, де вони досягають величезних розмірів. Слиз змащує тіло м'якуна, зволожуючи і захищаючи його, а на нозі він сприяє повзанню. Шкіра моллюска завжди зволожена слизом. Білкові залози містяться в шкірі тулуба та по краю мантії. Особливою різновидністю білкових залоз є вапнякові залози, які досягають великих розмірів на краю мантії. Їх секрет використовується для побудови *епіфрагми* — плівки, якою затягується вуста черепашки при несприятливих умовах. Пігментні залози містяться в шкірі мантії та інших частин тіла, особливо щупалець.

Сполучна тканина складається із зірчастих клітин паренхіми, міжклітинної речовини та нижніх волокнистих тяжів, що переплітаються в різних напрямках з мускульними пучками. Особливо багата на мускулатуру сполучна тканина ноги. Тут містяться численні лакуни.

Крім уже зазначених м'язів шкіри, у черевоногих добре розвинена мускулатура ноги, яка складається з поздовжніх, кільцевих, діагональних та дорзовентральних м'язів. Є також спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинений *колумелярний м'яз*, що втягує тварину в черепашку. Верхній кінець його прикріплюється до стовпчика (*columella*) черепашки, а нижній розпадається на окремі пучки, які втягують у черепашку голову, щупальця та ногу моллюска (рис. 59). Якщо черепашка редукується, цей м'яз також редукується, або в плаваючих форм виконує локомоторну функцію. У черевоногих є також складно диференційована мускулатура ротових органів та копулятивного апарату.

Целом у черевоногих невеликий, складається з двох самостійних утворень — порожнини гонади та перикардія. Порожнина тіла, в якій міститься передня частина травної та статева системи — це великий венозний синус, який є ділянкою первинної порожнини тіла (схізоцелем). Паренхіма, на відміну від двостулкових, у черевоногих розвинена слабо. Вона утворює сполучнотканинний шар покривів та оточує печінку й нирки.

Більшість черевоногих живляться перифітоном, який зішкрябають із підводних предметів, а наземні — м'якою тканиною з живого або гниючого листа. Є серед них і хижаки.

Рот міститься на нижній стороні переднього кінця голови і часто оточений шкірними складками, або губами. Він веде в ротову порожнину, яка переходить у мускулясту глотку (рис. 60). На межі глотки й ротової порожнини дорзально лежать одна або дві щелепи. У виноградного слимака щелепа має вигляд вигнутої півмісяцем пластинки з поперечними

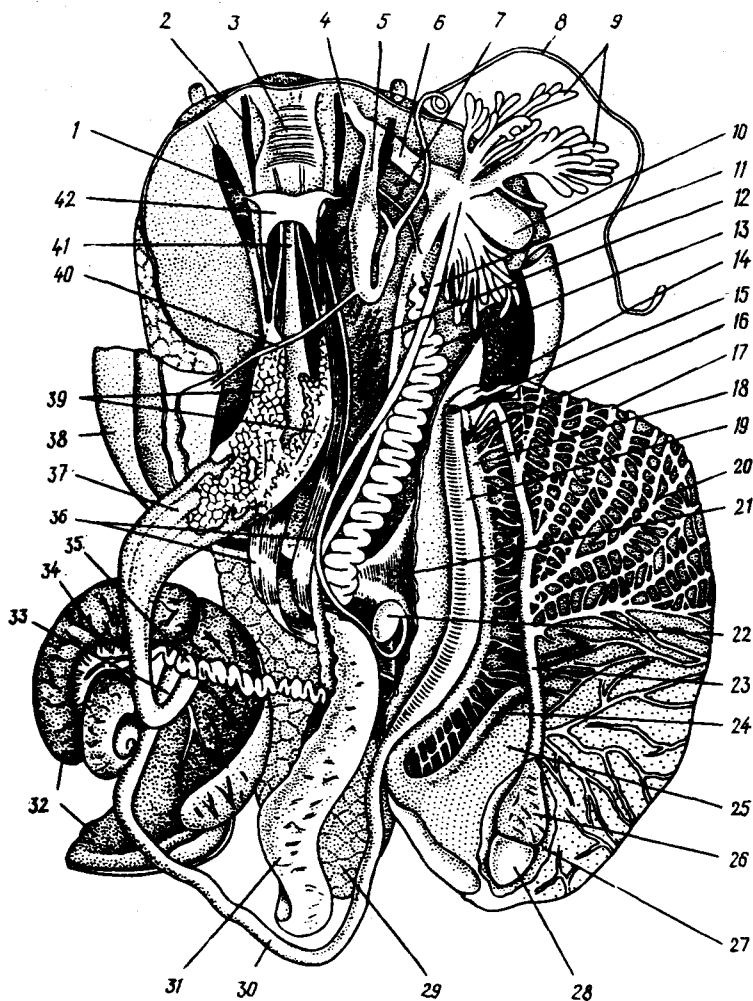


Рис. 60. Внутрішня будова *Helix pomatia*:

1, 2 — очне та губне щупальця, втягнуті всередину; 3 — глотка; 4 — статевий клоака; 5 — мішок копулятивного органа; 6 — піхва; 7 — сім'япровід; 8 — бич; 9 — пальцеподібні залози; 10 — мішок любовної стріли; 11 — канал сім'яприймача; 12 — ретрактори ноги; 13 — сім'ящепровід; 14 — край дихального отвору; 15 — анус; 16 — видільний отвір; 17 — приносна легенева судина; 18 — вторинний сечовід; 19 — пряма кишка; 20 — виносна легенева судина; 21 — колумеларний м'яз; 22 — сім'яприймач; 23 — легенева вена; 24 — первинний сечовід; 25 — нирка; 26 — передсердя; 27 — перикардія; 28 — шлуночок; 29 — задній кінець ноги; 30 — тонка кишка; 31 — білкова залоза; 32 — печінка; 33 — шлунок; 34 — гермафродитна залоза; 35 — гермафродитна протока; 36 — ретрактори голови, глотки та щупалець; 37 — воло; 38 — мантія; 39 — слинні залози; 40 — ретрактор копулятивного органа; 41 — стравохід; 42 — церебральний ганглія

реберцями, яка вдається в ротову порожнину (рис. 61). Щелепи рогові, іноді просякнуті вуглекислим кальцієм. Стінки глотки тверді й м'якулясті з твердою кутикулярною вистилкою всередині. Ззаду глотка сполучається з радулярною піхвою. Із дна глотки вип'ячується язик, на поверхні якого є тертка (радула). Радула складається з основної кутикулярної пластинки, поверхня якої вкрита численними поперечними рядами рогових зубців, спрямованих вістрями назад (рис. 62). Ближче до переднього кінця язика зубці тверді й гострі, а на задньому кінці, біля основи язика — ніжні й м'які. Зубці радули на передньому краї стираються, а на задньому весь час відновлюються. Як і в хітонів, у червоногих до складу зубців радули входить залізо.

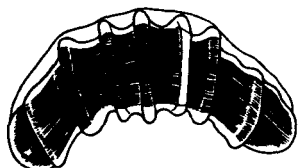


Рис. 61. Щелепа *Helix pomatia*

кінця язика зубці тверді й гострі, а на задньому кінці, біля основи язика — ніжні й м'які. Зубці радули на передньому краї стираються, а на задньому весь час відновлюються. Як і в хітонів, у червоногих до складу зубців радули входить залізо.

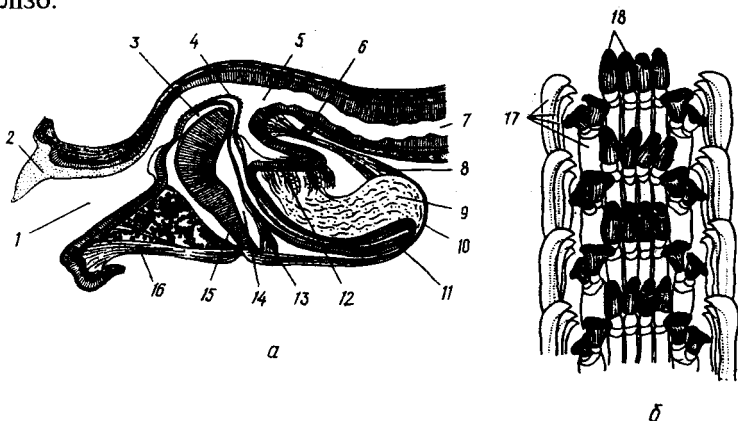


Рис. 62. Будова глотки та радули червоногих:

a — медіальний зріз глотки *Helix pomatia*; *б* — частина радули *Patella pontica*; 1 — ротова порожнина; 2 — щелепа; 3 — язик; 4 — радула; 5 — порожнина глотки; 6 — букальна комісура; 7 — стравохід; 8, 9 — м'яз, що підтримує радулярну піхву та сполучна тканина піхви; 10 — радулярна піхва; 11 — епітелій, що утворює радулу; 12 — складка епітелію глотки; 13 — внутрішній глотковий м'яз; 14 — кровоносні лакуни язика; 15 — радулярний хрящ; 16 — мускульна спінка глотки; 17 — бічні зуби; 18 — середні зуби

У глотку відкриваються протоки однієї пари слинних залоз, а в деяких слимаків — протоки інших залоз, наприклад отруйних, або залоз, які виділяють кислоти. Секрет слинних залоз містить слиз, який зволожує і зм'якшує харчову масу, та ферменти, що розщеплюють крохмаль, а в хижих форм — білки.

Глотка переходить у стравохід, який у деяких м'якунів утворює розширення — воло. Усі зазначені органи належать до ектодермальної передньої кишки.

Ентодермальна середня кишка складається з мішкоподібного шлунка та довгої тонкої кишки. Травна залоза, або печінка, складається з численних часток, протоки яких з'єднуються і впадають у шлунок (див. рис. 60).

Шлунок моллюсків має різну будову залежно від характеру живлення. У мікрофагів, тобто тих, що живляться дрібнодисперсною їжею (мікроорганізмами, детритом), шлунок має найскладнішу будову. Наприклад, у *Fissurella* (*Prosobranchia*) у шлунку розрізняють три функціональні зони: *сортувальне поле*, *кутикулярний щит* та *мішок протостіля*. Сортувальне поле вкрите війками і утворює складну систему складок і борозен. Харчові частинки ще в стравоході огортаються слизом і в шлунок потрапляють у складі слизового шнура, від якого там відлипають. Більші частинки, які потрапляють на сортувальне поле, заганяються в передкишкову борозну шлунка, а звідти — у кишку. Дрібні частинки залишаються в завислому стані в шлунку. Під дією травних ферментів слини вони частково перетравлюються, а далі потрапляють у печінку, де фагоцитуються клітинами її епітелію; тут відбувається внутрішньоклітинне травлення. На сортувальному полі, крім того, у просвіт шлунка проникає безліч амебоцитів гемолімфи, які також фагоцитують дрібні харчові частинки. Кутикулярний щит покриває одну із стінок шлунка. Мішок протостіля лежить у задній частині шлунка біля початку тонкої кишки. У ньому міститься паличка з ущільненого слизу (*протостиль*), обліплена великими частинками їжі та неперетравленими рештками, що повертаються з печінки. Протостиль обертається завдяки роботі війок свого мішка і втягує в шлунок зі стравоходу з'єднаний з ним слизовий шнур з їжею.

У деяких мікрофагів підкласу *Prosobranchia* протостиль перетворився на щільний, прозорий кришталевий стовпчик, як і в двостулкових (див. с. 41), до якого прилипають харчові частинки. Кінець його під впливом лужного середовища шлунка поступово розчиняється і звільнює ферменти, які розщеплюють вуглеводи їжі та клітинні оболонки водоростей.

Деякі з *Prosobranchia* (в основному хижі), а також більшість *Pulmonata* та *Opisthobranchia* мають простіший за будовою шлунок, у стінках якого залягають м'язи; слизово-війчастий механізм руху їжі по кишечнику змінився в них на перистальтику мускулатури стінок кишкового тракту. У деяких з них (наприклад, у ставковика *Limnaea*) ще залишаються рудименти сортувального поля та кришталевого стовпчика. У виноградного слимака подрібнена та змішана з секретом слинних залоз їжа надходить до вола, де піддається дії

секрету печінки, який розщеплює крохмаль та клітковину і омилує жири. Далі харчова маса проходить у шлунок і звідти по печінкових протоках — у печінку. Розчинені поживні речовини всмоктуються печінкою, а білкові частинки фагоцитуються клітинами печінки, піддаючись внутрішньоклітинному травленню.

У м'ясоїдних форм (*Muricidae*, *Buccinidae* та ін.) протеолітичні ферменти виділяються слинними залозами, травлення проходить у волі та порожнині шлунка. Отже, у черевоногих є всі переходи від внутрішньоклітинного травлення до порожнинного.

Печінка закладається у вигляді парного вип'ячування кишечника, але в дорослих черевоногих у зв'язку з їх асиметрією вона непарна — одна її половина (права) недорозвинена.

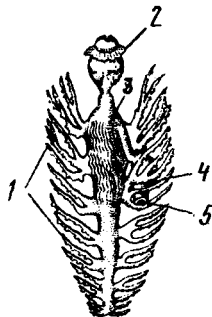


Рис. 63. Кишечник *Aeolis* (ряд *Nudibranchia*):
1 — розгалужена печінка; 2 — глотка; 3 — шлунок; 4 — задня кишка;
5 — анус

Отже, печінка черевоногих виконує складні функції: крім фагоцитозу дрібних частинок їжі, у хижих форм вона виділяє ферменти, які надходять у шлунок і навіть у воло; її епітелій всмоктує продукти травлення; вона є місцем відкладання та накопичення поживних та деяких інших речовин (глікоген, жири, фосфорнокислий кальцій). Жири, крім того, відкладаються в сполучній тканині, що оточує печінку.

Своєрідних змін зазнає печінка в голозязбрових, де вона розбивається на систему залозистих каналів, гілочки яких заходять у щупальцеподібні вирости, які вкривають спину — вторинні зябра, і можуть навіть відкриватися назовні (рис. 63). У таких щупальцеподібних відростках містяться жалкі капсули (наприклад, у представників родини *Aeolididae*). Спеціальні дослідження показали, що жалкі капсули гідроїдів, якими живиться моллюск, не перетравлюються, а надходять до печінкових виростів, зберігаючи свої захисні функції.

Від шлунка відходить довга тонка кишка, яка в багатьох черевоногих має внутрішній поздовжній виріст — тифлозоль. У тонку кишку із шлунка та печінки надходять неперетравлені рештки їжі. Травлення та всмоктування тут не відбуваються. Основна функція тонкої кишки — формування екскрементів та огортання їх слизом, що дуже важливо для слимаків, в яких анус відкривається в мантийну порожнину,

де містяться зябра, або поруч із дихальним отвором (у легене-
невих). Кишка утворює одну або кілька петель, а потім
повертає вперед і переходить в ектодермальну задню кишку;
остання відкривається порошицею на передньому кінці тула-
ба над головою або на правому боці тіла. У деяких нижчих
червевоногих задня кишка проходить крізь шлуночок серця.

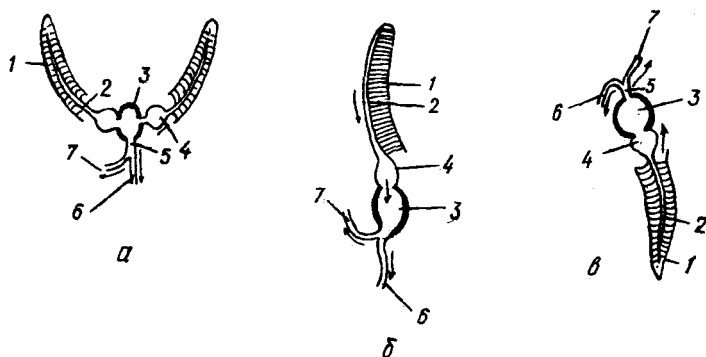


Рис. 64. Схема розташування ктенідій, серця та аорти в різних червевоногих:
а, б — види підкласу Prosobranchia з двома та одним ктенідіями відповідно; в — види підкласу
Opisthobranchia; 1 — ктенідій; 2 — виносна зяброва судина; 3 — шлуночок серця; 4 — передсердя;
5 — аорта; 6 — внутрішня аорта; 7 — головна аорта

Видільна система складається з пари нирок, що є ви-
дозміненими целомодуктами. У примітивних форм збері-
гаються права та ліва нирки, а в більшості залишається лише
ліва. Нирка має вигляд великого мішка (див. рис. 60), один
кінець якого відкривається в перикардій (ділянка целома),
від її другого кінця відходить довгий сечовід, який відкри-
вається видільним отвором у мантийну порожнину. Внут-
рішня порожнина нирки вкрита складками, які збільшують
її поверхню, а стінки обплетені численними кровоносними
судинами.

Кровоносна система червевоногих має складну будову.
Серце в різних систематичних групах відрізняється будовою
та положенням, що пов'язано з розташуванням та будовою
органів дихання. Найпримітивніші форми підкласу Proso-
branchia з двома симетричними зябрами мають симетричне
серце, яке складається з шлуночка та двох передсердь і міс-
титься по серединній лінії тіла на передньому кінці за голо-
вою; через шлуночок проходить задня кишка. У форм з
більш-менш редукованою правою зябрюю редукується й пра-
ве передсердя. У деяких видів праве передсердя зменшене і
сліпо замкнене, що пов'язано з редукацією правої зябри та

зябрової вени, яка впадає в це передсердя. У всіх інших слимаків (вищі представники підкласу *Oristhobranchia* та *Pulmonata*) зберігається лише ліве передсердя, тоді як праве повністю зникає. Положення передсердя, що залишилося, залежить від розташування зябри або легені (рис. 64). У передньозябрових та легеневих воно залишається попереду шлуночка, а в задньозябрових опиняється позаду нього, оскільки зябра зміщується далеко назад. Здебільшого серце лежить над задньою кишкою, у деяких примітивних *Prosobranchia* (*Rhipidoglossa*) шлуночок пронизує задня кишка. Серце оточене перикардієм (ділянка целома).

Від серця бере початок одна передня аорта, яка потім поділяється на головну аорту, що несе кров до переднього кінця тіла, та нутрощеву аорту, від якої відходять багато гілок (артерій) до різних органів (кишечника, печінки, статевої залози тощо). Вищі червононогі мають дуже розгалужену артеріальну систему. Дрібні гілочки артерій переходять у дрібні капіляри, які розгалужуються в усіх органах. З них кров потрапляє в лакуни (щілини в паренхімі), особливо розвинені в нозі та по краю мантиї, а потім збирається в більш-менш великі венозні синуси, що оточують кишечник, печінку та статеву залозу. Синуси є ділянками первинної порожнини тіла (схізоцеля), відмежованими сполучнотканинними мембранами, і з'єднані між собою через пори в цих мембранах. Найбільший з венозних синусів — це тулубний, в якому лежить передній відділ травної системи; крім того, є великий вісцеральний синус, ниркові та ректальний синуси.

Із синусів венозна кров надходить у вени, проходячи при цьому крізь нирку, де звільнюється від екскретів, а також через зябру, де насичується киснем, і врешті-решт потрапляє до передсердя, а звідти — у шлуночок. Отже, серце наповнюється переважно артеріальною кров'ю, лише незначна її частина надходить у передсердя, минаючи органи дихання.

У *Pulmonata* кров із великих синусів надходить у кільцевий синус, який оточує легеню, а звідти — у сітку судин, які пронизують стінку легені. Окиснена кров збирається в легеневу вену, яка впадає у передсердя.

Кров здебільшого безбарвна, містить пігмент гемоціанін, до складу якого входить мідь, через що на повітрі кров синіє. У деяких видів, наприклад роду *Planorbis*, кров містить червоний гемоглобін. У крові є амебоїдні клітини.

Органи дихання червононогих надзвичайно різноманітні. Більшість червононогих живе у воді й дихає зябрами. Первинними органами дихання є одна пара ктенідіїв, які лежать у мантийній порожнині. Характерною особливістю ктенідіїв є

те, що біля основи кожного з них розташований орган хімічного чуття — осфрадій. Ктенідій має вигляд видовженого двопірчастого придатка, який складається з осьового стрижня з двома рядами зябрових пелюсток.

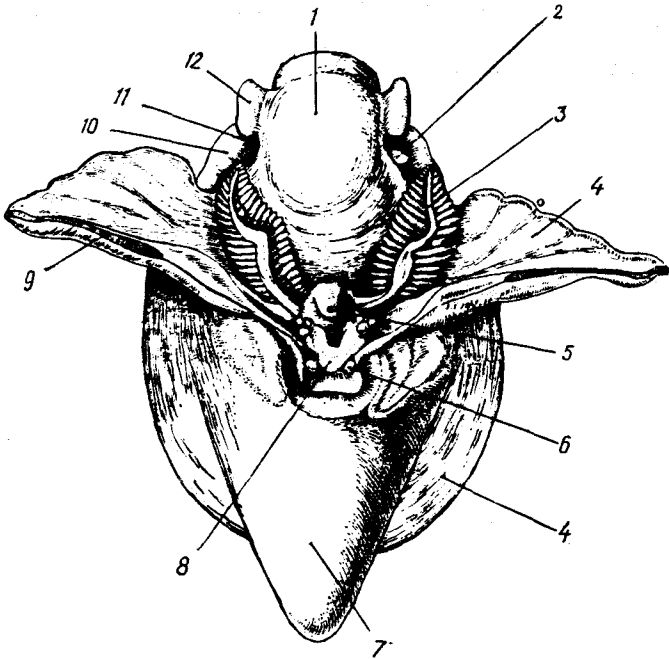
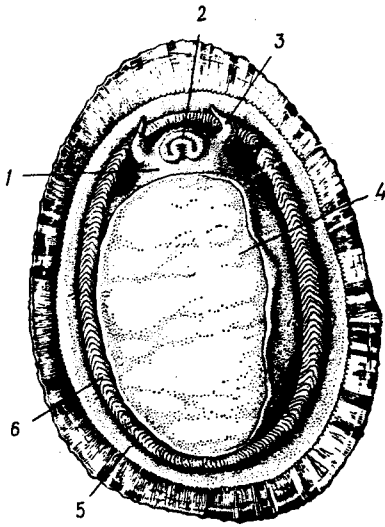


Рис. 65. Ктенідії в мантийній порожнині *Puncturella poachina* (підклас Prosobranchia, черепашку видалено, мантийну порожнину розтягнуто). Вигляд зі спинної сторони:

- 1 — голова; 2 — копулятивний орган; 3 — ктенідій; 4 — мантия; 5 — анус; 6 — мантийне шупальце;
- 7 — нутрощевий мішок; 8 — сифональна лопать мантиї; 9 — лінія, по якій розрізано мантию; 10 — передній край ноги; 11 — око; 12 — головне шупальце

У найбільш примітивних Prosobranchia (наприклад, *Puncturella* з родини Fissurellidae), два однаково розвинених ктенідія лежать у мантийній порожнині симетрично на передньому кінці тіла, над головою, і кінцями спрямовані вперед (рис. 65). У деяких Prosobranchia (*Haliotis*) правий ктенідій менший, ніж лівий, і, крім того, ктенідій по всій довжині приростає до стінки мантийної порожнини. В інших Gastropoda зберігається лише один лівий ктенідій, і він теж може видозмінюватись або редукуватись. У багатьох моллюсків з двопірчастого він стає однопірчастим, приростаючи одним краєм до стінки мантиї. Задньозяброві (Opisthobranchia) мають лише один ктенідій, зміщений назад по правій стороні

Рис. 66. *Patella pontica* (підклас Prosobranchia) з черевної сторони:
 1 — голова; 2 — рот; 3 — щупальце; 4 —
 нога; 5 — мантия; 6 — адаптивні зябра



тіла і обернений кінцем назад, а не вперед, як у Prosobranchia (див. рис. 64, а, б).

У кожному підкласі Gastropoda є форми, в яких справжні зябра зникли і вторинно замінилися іншими органами дихання. Наприклад, у чорноморських морських блюдечок (рід *Patella* підкласу Prosobranchia) по всьому краю мантиї розвиваються численні скла-

дочки, які фізіологічно відповідають ктенідіям, а морфологічно є новоутвореннями, що називаються адаптивними зябрами (рис. 66). У голозябрових (ряд Nudibranchia підкласу Opisthobranchia) адаптивні зябра також розташовані по краю мантиї або утворюють віночок пірчастих виростів навколо ануса. У деяких з них (родина Aeolididae) зябрами є щупальцеподібні вирости спинної сторони тіла (див. рис. 56, в), про які вже згадувалося. Деякі Opisthobranchia зовсім не мають органів дихання і дихають всією поверхнею тіла (наприклад, *Sluane* з ряду Pteropoda).

Наземні молюски підкласу легеневих (Pulmonata) перейшли до повітряного дихання, їхня мантийна порожнина перетворилася на легеню, заповнену повітрям. Край мантиї в них зростається майже по всій довжині зі стінкою тіла, залишаючи лише невеличкий дихальний отвір, а на внутрішній стінці легені розвивається сітка численних кровеносних судин (рис. 67), через які відбувається газообмін. Деякі Pulmonata повернулися до життя в прісних водоймах, але в переважній більшості з них збереглося легеневе дихання. Відомі випадки, коли молюски мають подвійне дихання, наприклад прісноводна катушка (*Planorbis corneus*), в якій поряд із легенею є адаптивна зябра.

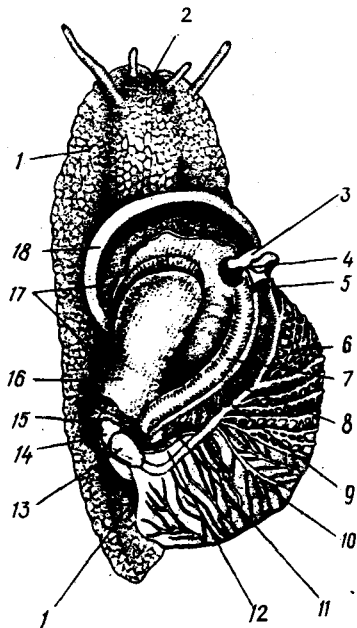
Нервова система в різних груп червононогих має різну будову. У нижчих форм гангліїв або немає, або вони слабо виражені, і нервова система складається зі стовбурів, на яких рівномірно розташовані нервові клітини, чим нагадує нервову систему хітонів. Наприклад, у *Haliotis* (Prosobranchia) є

широкий слабо диференційований церебральний тяж, від якого відходять нерви до органів чуття голови, уздовж ноги тягнуться два педальні стовбури, але вже є відокремлені парні парієтальні та один вісцеральний ганглії.

У більшості червононогих замість стовбурів утворюються парні ганглії. Такий тип нервової системи називається розкидано-вузловим.

Рис. 67. *Helix pomatia* з розтятою мантийною порожниною (вигляд зі спинної сторони):

1 — нога; 2 — голова; 3, 4, 5 — дихальний, анальний та видільний отвори; 6 — легеневі судини; 7 — пряма кишка; 8 — вторинний сечовід; 9 — легенева вена; 10 — мантия; 11 — первинний сечовід; 12 — нирка; 13 — передсердя; 14 — шлуночок; 15 — перикардій; 16 — дно мантийної порожнини; 17, 18 — лінія розрізу мантиї та її край



Загальний план будови нервової системи червононогих наведено на рис. 68. У голові над глоткою розташовані *церебральні* ганглії, з'єднані між собою церебральною комісурою. У передній частині ноги лежать *педальні* ганглії, з'єднані між собою під глоткою педальною комісурою, а з церебральними гангліями — конективами. Від церебральних гангліїв відходять довгі стовбури — плевровісцеральні конективи з трьома парами гангліїв: *плевральними*, *парієтальними* та *вісцеральними*; останні можуть з'єднуватися в один непарний. Крім названих, є ще додаткові ганглії, які іннервують окремі органи, наприклад *букальний*, що іннервує глотку. У всіх Prosobranchia та деяких нижчих представників інших класів плевровісцеральні конективи перехрещуються так, що лівий парієтальний ганглії переміщується на правий бік тіла, а правий — на лівий. Таке явище зветься *хиастонервією* (перехрестом). У більшості легеневих та задньозябрових молосків перехрест конектив зникає, але права плевровісцеральна конектива буває коротша за ліву. У вищих червононогих (більшість Pulmonata) усі ганглії концентруються навколо глотки, і плевровісцеральні конективи майже не виражені, ніякого перехресту між ними не існує. Так, у виноградного слимака *Helix pomatia* (Pulmonata) центральна нервова система складається з кільця, яке оточує стравохід (рис. 69); над страво-

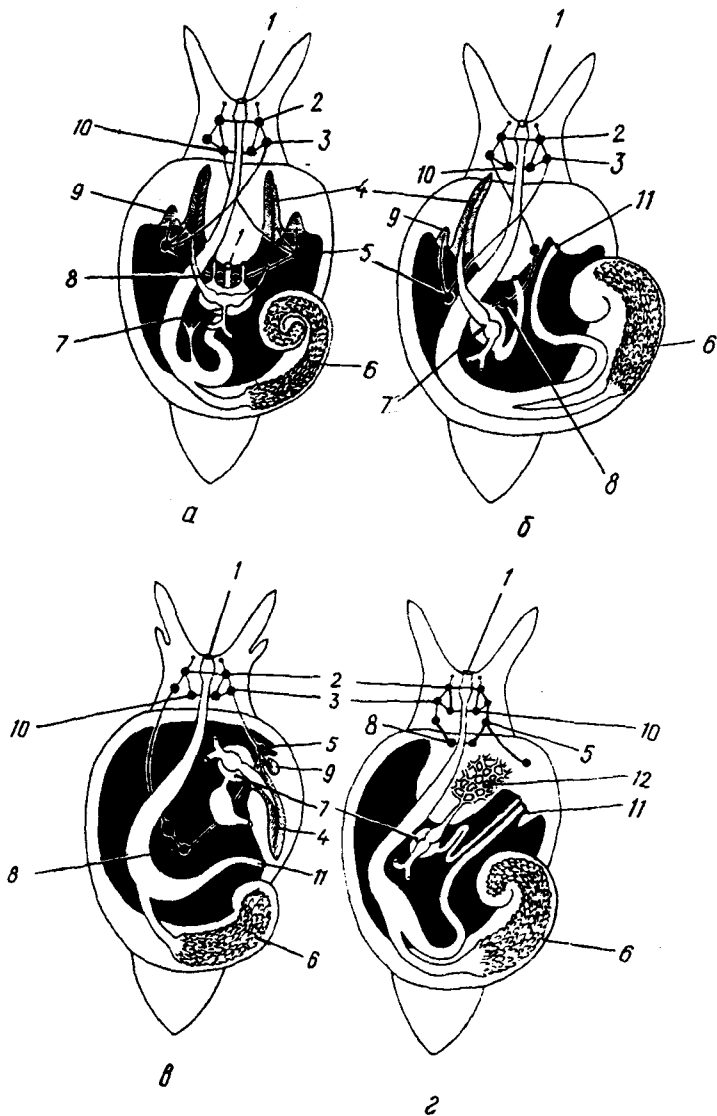


Рис. 68. Схема планів будови черевоногих:

a, б — Prosobranchia з двома та одним ктенідіями відповідно; *в* — Opisthobranchia;
г — Pulmonata; 1 — рот; 2, 3 — церебральний та плевральний ганглії; 4 — ктенідій;
 5 — парієтальний ганглій; 6 — печінка; 7 — перикардій; 8 — вісцеральний ганглій;
 9 — осфрадій; 10 — педальний ганглій; 11 — анус; 12 — легена

ходом розташовані церебральні ганглії, а під ним — сім тісно зближених гангліїв: пари педальних і плевральних, а також паліальний, парієтальний та абдомінальний. Від них відходять довгі нерви до різних частин тіла.

Крім центральної нервової системи, у носі черевonoгих залишається периферичне дифузне нерве сплетення, яке міститься в шкірі, а також нерве сплетення у внутрішніх органах (ентодермальне за походженням).

До складу центральної нервової системи *Gastropoda* входять також *нейросекреторні клітини*, які виділяють гормони. Вони розташовані в різних гангліях, але найбільше їх у церебральних. Ендокринні механізми молосків вивчено значно менше, ніж членистоногих. Відомо, що гормони, які виділяють нейросекреторні клітини, регулюють дозрівання статевих продуктів, водний обмін тощо.

Черевonoгі мають різноманітні, добре розвинені органи чуття. Чуття дотику зосереджено переважно на щупальцях, бічних губах, краях мантиї, меншою мірою — на ділянках шкіри, які не прикриті черепашкою.

Органами хімічного чуття є осфрадії та губні щупальця. Осфрадії розташовані біля основи ктенідій; якщо є один ктенідій, то відповідно буває один осфрадій.

За будовою він схожий на зябру, тільки менших розмірів, і має форму видовженого валка, по обидва боки якого лежать 90—150 листочків. Поверхня кожного листочка вкрита епітелієм, більша частина якого чутлива. В середині валка міститься скупчення нервових клітин, від якого відходять нерви до листочків, де утворюють вільні нервові закінчення. Осфрадії іннервуються від парієтальних гангліїв; вони визначають придатність води, що надходить до мантийної порожнини, для дихання. У легеневих молосків осфрадіїв немає.

Органами смаку та нюху також є передня пара головних щупалець. Спеціальними дослідженнями доведено, що хімічне чуття мають не тільки щупальця, а й шкіра голови та

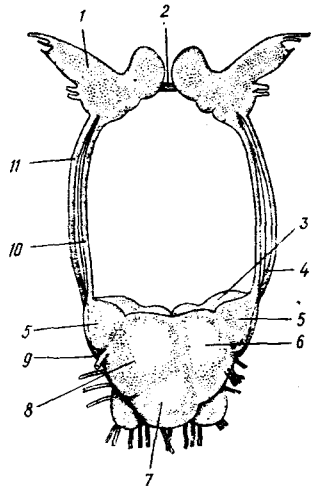


Рис. 69. Центральна нервова система *Helix pomatia*:

1 — церебральний ганглії; 2 — церебральна комісура; 3 — педальний ганглії; 4 — нерв статостиста; 5, 6, 7, 8 — плевральний, парієтальний, абдомінальний та паліальний ганглії; 9 — статостист; 10, 11 — цереброплевральна та церебропедальна конективи

ноги, але найбільшою мірою — це ділянка шкіри, що вистилає вхід до мантійної порожнини.

Усі Gastropoda мають органи рівноваги —статоцисти. Вони лежать на поверхні педальних гангліїв, але іннервуються від церебральних. Звичайно це пара замкнених пухирців, епітелій яких складається з війчастих і чутливих клітин, останні іноді утворюють на стінці пухирця особливе скупчення — слухову пляму. Пухирець заповнює рідина, в якій плавають 1—100 конкрецій (слухові камінці). Різне положення їх у статоцистах та натискання то на одну, то на іншу чутливі клітини дає змогу тварині орієнтуватись у просторі.

Органами зору червононогих є пара очей, розташованих на голові біля основи або на кінчиках задньої пари щупалець. Будова очей різноманітна. У малорухливих видів, наприклад морських блюдечок (Patella), очі найпримітивніші серед червононогих. Це широко відкритий вгін покривів, дно якого утворює сітківку, або ретину. Остання складається із зорових та опорних клітин. Зовнішня частина ретинального шару утворює темну пігментовану зону, над якою розташований шар світлочутливих паличок, пов'язаних із зоровими (ретинальними) клітинами. Опорні клітини виділяють на поверхні сітківки шар кутикули. Від базальних кінців зорових клітин відходять нервові відростки, що утворюють зоровий нерв, який пов'язаний із церебральним ганглієм. Значно складнішу будову має око виноградного слимака. Воно побудоване за типом очного пухиря (рис. 70). Порожнина його зайнята сферичною лінзою — кристаликом; між ним і стінкою пухиря є шар склоподібного тіла. Око прилягає до епітелію щупальця, який у цьому місці прозорий і зветься зовнішньою рогівкою. Передня стінка очного пухиря пігментована й прозора — це внутрішня рогівка. Задня й бічні стінки ока пігментовані — це сітківка (ретина). Вона складається з двох типів високих клітин, які чергуються одна з одною. Одні з них — пігментні, інші — зорові. Останні на зовнішніх кінцях мають чутливі палички, а базальних — відростки, які утворюють зоровий нерв.

Статева система у червононогих має різну будову. Prosobranchia здебільшого роздільностатеві, а Pulmonata і Opisthobranchia — гермафродити. Статева залоза майже завжди одна: у роздільностатевих — це яєчник або сім'яник, а в гермафродитів — гермафродитна залоза, в якій утворюються і яйцеклітини, і сперматозоїди. Нижчі червононогі не мають спеціальних статевих проток, і статеві залози відкриваються в них у праву нирку. Так, у роздільностатевих морських блюдечок (Patella) непарний сім'яник або яєчник у період розмноження розростається і заповнюється статевими продук-

тами, які виводяться в порожнину правої нирки через тимчасовий прорив її стінки, а звідти через видільну протоку викидаються назовні; запліднення в них зовнішне.

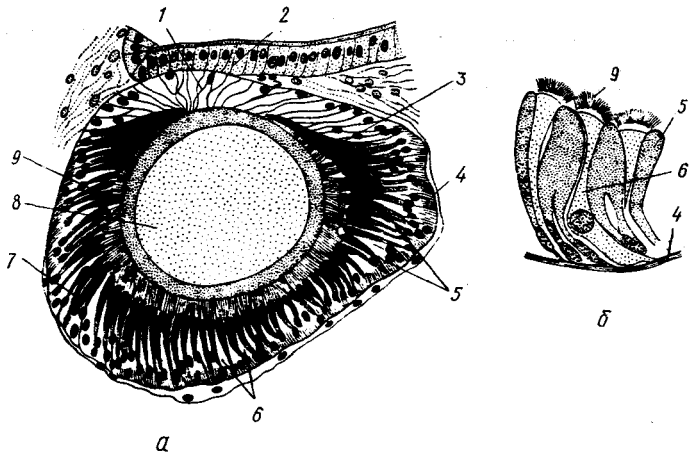


Рис. 70. Око *Helix pomatia*:

a — зріз через око; *б* — ділянка сітківки при великому збільшенні; 1, 2 — внутрішня та зовнішня рогівки; 3 — склоподібне тіло; 4 — сполучнотканинний базальний шар; 5, 6 — пігментні та зорові клітини; 7 — сітківка; 8 — кришталик; 9 — світлочутливі палички

Гонади деяких *Prosobranchia* мають власні вивідні протоки простої будови: у самця — це сім'япровід та копулятивний орган, розташований поблизу від статевого отвору; у самиці — яйцепровід, який може утворювати місцеве розширення — матку, а також бічний виріст — сім'яприймач.

Статеві протоки гермафродитних *Pulmonata* та *Opisthobranchia* набагато складніші. Наприклад, у виноградного слимака (див. рис. 60) є одна гермафродитна залоза, яка розташована між частками печінки. Вона продукує і яйцеклітини, і сперматозоїди. Від гермафродитної залози відходить *гермафродитна протока*, в яку впадає канал особливої *білкової залози*. Далі вона розширюється і перетворюється на широку складчасту трубку — *сім'яйцепровід*. На поперечному розрізі через нього видно, що його внутрішня порожнина поділена на широку частину, через яку проходять яйцеклітини, і вузький жолобок, що проводить сперматозоїди. Далі ця спільна протока поділяється на два самостійні канали: *яйцепровід* і тонший *сім'япровід*. Яйцепровід сполучається довгим каналом із круглим мішечком — *сім'яприймачем*. Далі яйцепровід переходить у товстостінну *піхву*, в яку, крім того, відкриваються два пучки *пальцеподібних залоз* та товстий ве-

ликий мішок любовної стріли. Піхва відкривається в статеву клоаку. Сім'япровід переходить у мускулястий чоловічий копулятивний орган, біля основи якого впадає трубчастий придаток — джгут (бич). Копулятивний орган закінчується в статевій клоаці, але при копуляції він випинається назовні.

Гермафродитна залоза виробляє як яйцеклітини, так і сперматозоїди, що надходять спочатку в спільну гермафродитну протоку. Білкова залоза виділяє білок, який обволікає запліднені яйцеклітини і є поживною речовиною для зародка. Джгут виділяє клейку речовину, яка склеює сперматозоїди в сперматофор. Сім'яприймач слугує для зберігання чужої сперми, одержаної при паруванні. Любовна стріла під час копуляції випинається через статеву клоаку і слугує для подразнення партнера, втикаючись у його шкіру.

У виноградного слимака під час копуляції кожна особина виконує роль і самця, і самиці, при цьому вони обмінюються сперматофорами. Після цього сперматофори із сперматозоїдами проникають у сім'яприймачі. Запліднені яйця оточуються секретом білкової залози та захисною оболонкою. Слимак викопує в ґрунті ямку і відкладає туди яйця.

У деяких видів червононогих у гермафродитній залозі розвиваються по черзі то яйцеклітини, то сперматозоїди, і тому такі слимаки в якийсь певний час бувають або самцями, або самицями.

Більшість червононогих відкладають яйця в коконі. Водяні форми іноді оточують яйце драглистою масою у вигляді стрічок, шнурів тощо, а наземні закопують яйця в землю. Бувають випадки піклування про нащадків: яйця виношуються молосками на поверхні тіла або в мантійній порожнині. Нарешті, трапляються і живородні форми, такі, наприклад, як прісноводні живородки *Viviparus*, в яких запліднені яйця розвиваються в яйцепроводі, а назовні виходить уже сформована молодь.

Яйця червононогих найчастіше мають мало жовтка. Дробіння в них проходить за спіральним типом і багато в чому нагадує дробіння поліхет. Гастрюляція відбувається шляхом інвагінації або епіболії, або вrostанням всередину бластули щільного зачатка. Бластопор набуває щілиноподібної форми і замикається ззаду наперед; на місці його переднього краю залишається отвір, який перетворюється на ротовий.

У примітивніших *Gastropoda* (наприклад, у *Patella*) гастрюла перетворюється на личинку трохофору (рис. 71, а), яка має тім'яний орган з китицею війок, прототрох і наскрізний кишечник. Стадія трохофори нетривала і властива не всім червононогим. Вона невдовзі перетворюється на велігера (рис. 71, б, в), характерними ознаками якого є наявність паруса,

зачатків черепашкової залози, ноги та радули. Парус має вигляд 2- або 3-лопатевої шкірної складки, по краю якої проходять прототрохи і метатрохи з харчовою борозенкою поміж ними. Черепашкова залоза закладається як впинання ектодерми на спинній стороні личинки, на дні якого виді-

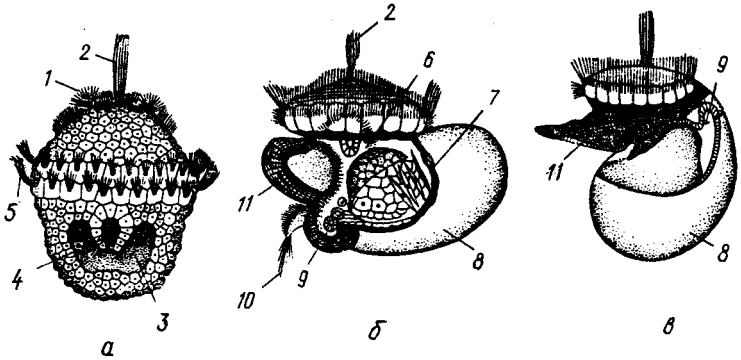


Рис. 71. Розвиток Patella (Prosobranchia):

a — трохофора; *б* — велігер перед закручуванням; *в* — після нього; 1 — війки верхньої півкулі; 2 — тім'яний пучок віюк; 3 — мезодермальні смужки, що просвічують крізь покриви; 4 — рот; 5 — прототрохи; 6 — кишечник; 7 — нутрошневий мішок; 8 — черепашка; 9 — мантия; 10 — війки задньої частини тіла; 11 — зачаток ноги

ляється органічна речовина черепашки (конхіолін), а потім вона вивертається, утворюючи ніжну личинкову черепашку. Згодом на органічній основі черепашки відкладаються вапнякові шари. Краї черепашкової залози перетворюються на край мантиї. У вигляді вип'ячування шкірних покривів на черевній стороні тіла з'являється нога.

Після більш-менш тривалого періоду планктонного життя велігер опускається на дно і завершує метаморфоз; личинкові органи (шкірні покриви, парус тощо) дегенерують. У ході метаморфозу білатеральносиметрична личинка набуває асиметрії, характерної для дорослих форм.

У більшості черевоногих стадія трохофори формується під захистом яйцевих оболонок, з яких виходить вже велігер. В усіх наземних та прісноводних слимаків, а також частини морських з яйця виходить цілком сформований молоск, який значно менший за дорослого і має черепашку всього з одним-двома обертами. Ріст тіла слимаків і збільшення розмірів черепашки відбувається шляхом поступового утворення нових обертів або розростанням в ширину одного чи двох останніх обертів. Саме такий спосіб характерний для видів із широкою ковпачкоподібною черепашкою.

План будови дорослих черевоногих відрізняється від плану будови личинки. У Gastropoda, на відміну від хітонів,

соленогастрів та двостулкових, відбувається посилений ріст спини при малому рості в довжину. Це призводить до відносного зближення рота й ануса та утворення петлі кишечника («анопедальний вигин»). На спині утворюється горб — нутрощевий мішок, в який втягується кишечник (рис. 71, б). Цей горб вкривається черепашкою і для більшої компактності закручується спіраллю.

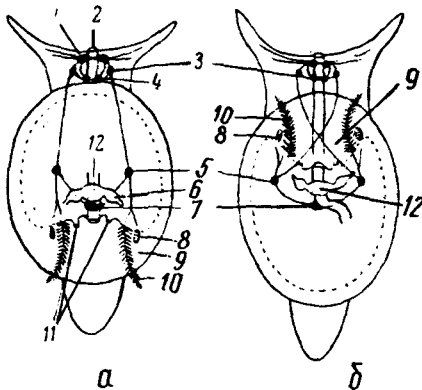


Рис. 72. Схема розташування мантийного комплексу органів червоногого моллюска:

а, б — перед та після його закручування; 1 — церебральний ганглії; 2 — рот; 3, 4, 5 — плевральний, педальний та парієтальний ганглії; 6 — передсерця; 7 — вісцеральний ганглії; 8 — осфрадій; 9 — мантийна порожнина; 10 — ктенідії; 11 — видільні отвори; 12 — шлуночок серця

Друга перебудова полягає в торсійному процесі, який відбувається в усіх червоногих (рис. 72). Це — поворот нутрощевого мішка разом із черепашкою, яка його вкриває, та мантийним комплексом органів відносно голови й ноги проти годинникової стрілки (якщо дивитись зі спини) на 180° . У результаті мантийний комплекс органів опиняється біля переднього кінця тіла; зябра верхівками спрямовані вперед, а закруток черепашки обернений назад. Наслідком торсійного процесу є перехрест плевровісцеральних конективів (хіастоневрія).

Торсійний процес у різних підкласах проходить по-різному. У найпримітивніших Prosobranchia (наприклад, Patella) він відбувається на стадії велігера протягом кількох хвилин, коли личинки крутять свій нутрощевий мішок у різних напрямках, а потім повертають його останній раз, і таке положення фіксується назавжди. У більшості червоногих торсійний процес відбувається під час ембріонального розвитку шляхом нерівномірного росту окремих частин зародка, а з яйця виходить вже стадія з хіастоневрією. У результаті торсійного процесу виникає асиметрія лише в стебельці, тобто тій частині тулуба, яка з'єднує голову й ногу з нутрощевим мішком.

Інші прояви асиметрії пов'язані з асиметрією самого нутрощевого мішка, який повторює оберти турбоспіралі черепашки, та асиметрією вустя черепашки, яка виникає внаслідок зміни способу її носіння (рис. 73). Більшість слимаків із турбоспіральною черепашкою носить її в косому поло-

женні: верхівка черепашки піднята вгору й відведена дещо назад, але розташована не на середній лінії тіла, яка проходить через білатеральносиметричні голову й ногу, а праворуч від неї. Через це вустя черепашки лежить навскіс, і рух води, що надходить до мантийної порожнини для дихання, є

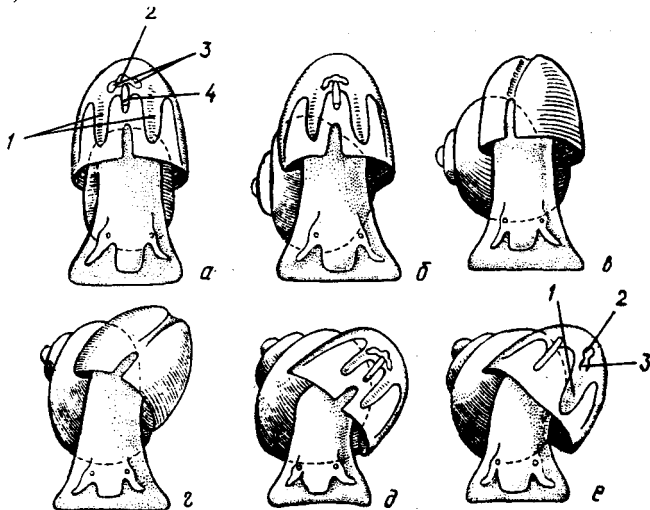


Рис. 73. Схеми зміни способу носіння черепашки при переході її від плоско-спіральної до турбоспіральної форми (вид зверху):

а—в — висування верхівки черепашки вбік і утворення турбоспіралі; г—е — зміна способу носіння черепашки та утворення асиметрії мантийного комплексу; 1 — ктенідій; 2 — шлуночок серця; 3 — передсердя; 4 — задня кишка

нерівномірним: до ширшої лівої частини вода надходить інтенсивніше, ніж до правої. Внаслідок цього у більшості Prosobranchia з турбоспіральною черепашкою правий ктенідій або менший за лівий, або зовсім редукований. Відповідно редукується й праве передсердя, до якого йде кров з цього ктенідія. Описані перетворення відбуваються в індивідуальному розвитку приховано, шляхом нерівномірного росту органів правої і лівої сторін.

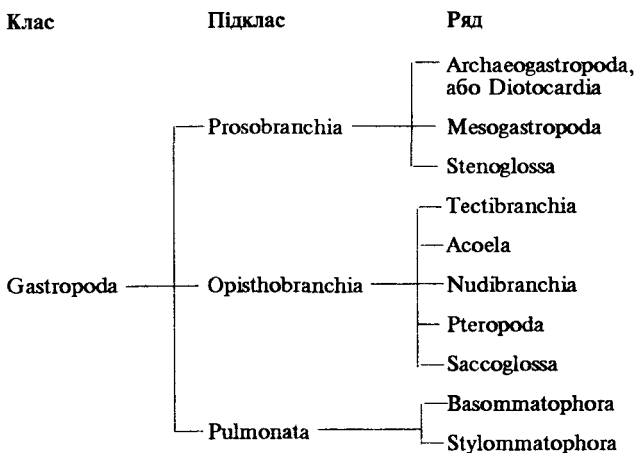
В Opisthobranchia мантийна порожнина напрямлена не вперед, а назад, і лежить на правій стороні тіла, хіастоневрії немає. Вважають, що це є наслідком повороту черепашки в протилежному, ніж при торсійному процесі, напрямку, тобто за годинниковою стрілкою, у результаті чого плевровісцеральні конективи розкручуються. У Pulmonata, хоча мантийний комплекс органів і напрямлений уперед, але хіастоневрії теж немає, проте це пов'язано з укороченням або зникненням конективів і концентрацією всіх гангліїв навколо глотки (див. рис. 68).

Червоногі є складовими багатьох біоценозів морів, океанів, прісних водойм та суходолу. Багато видів червоногих поїдається рибами, амфібіями, рептиліями, птахами та ссавцями. На суходолі ними живляться також комахи. У порожні черепашки водяних слимаків заселяються поліхети, губки, кишковопорожнинні, личинки комах, а черепашки наземних слимаків використовують мух та ос для відкладання яєць.

Багато видів червоногих використовується людиною в їжу (виноградний слимак, галіотіси, букцини, літорини тощо), а також для виготовлення прикрас, гудзиків, амулетів, для інкрустаційних робіт, особливо ціняться черепашки з розвиненим перламутровим шаром.

Негативне значення червоногих полягає в тому, що деякі з них є проміжними хазяями трематод — паразитів людини та свійських тварин (ставковики, бітіні).

Існують різні варіанти системи класу Gastropoda. Традиційно їх поділяють на три підкласи: Передньозяброві (Prosobranchia), Задньозяброві (Opisthobranchia) та Легеневі (Pulmonata), хоча останнім часом Передньозяброві розбивають на кілька самостійних підкласів. Проте нова система ще не є загально визнаною, тому наводимо традиційну систему.



ПІДКЛАС ПЕРЕДНЬОЗЯБРОВІ (PROSOBRANCHIA)

Передньозяброві — найбільша і найрізноманітніша група червоногих. Серед них є морські й прісноводні форми, а деякі з них перейшли до життя на суходолі, але в дуже вологих місцях. Більшість із них має добре розвинену спірально закручену черепашку; у деяких черепашка має форму

ковпачка або блюдця. Мантійна порожнина направлена вперед, у ній містяться справжні зябра, або ктенідії. У деяких груп ктенідії, нирки та передсердя парні, у більшості ж органи правого боку редууються. Для всіх Prosobranchia характерна хіаSTONEВРІЯ (перехрест плевровісцеральних конектив). Нога, як правило, добре розвинена і в більшості видів має кришечку, за допомогою якої щільно закривається вуста черепашки.

Система Prosobranchia дуже складна. Традиційний поділ цього класу на ряди Двопередсердієві, або Стародавні черевоногі (Diotocardia, або Archaeogastropoda) та Однопередсердієві (Monotocardia), та інші варіанти системи є штучними. Сучасний аналіз цих груп показав, що їх потрібно розділити на велику кількість (близько 30) рядів. Розробку нової системи ще не завершено, тому наводимо один із традиційних варіантів (див. схему на с. 92).

Ряд Стародавні черевоногі, або Двопередсердієві (Archaeogastropoda, або Diotocardia). Це найбільш примітивні черевоногі моллюски, які мають два або здебільшого один ктенідій, дві нирки з парою видільних отворів та два передсердя. Замість педальних гангліїв у нозі містяться педальні нервові стовбури, з'єднані між собою комісурами.

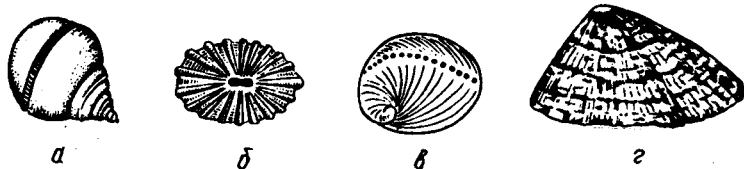


Рис. 74. Ряд Archaeogastropoda:

a — Pleurotomaria; б — Fissurella; в — Haliotis; г — Patella

У представників родин Pleurotomariidae, Haliotidae та Fissurellidae ктенідії парні. У черепашці цих моллюсків є один або кілька отворів, через які виходить вода з мантійної порожнини. Мантійний комплекс органів симетричний лише в представників родини Pleurotomariidae (рис. 74, a). Види роду Pleurotomaria живуть в Індійському океані, особливо багато їх біля берегів Японії. Їх турбоспиральна черепашка досить велика (близько 20 см), з довгою вирізкою вздовж останнього оберта. До наших днів дожили лише кілька видів цього роду, а викопних видів — кілька сотень.

Представники родини Морські вушка (Haliotidae) мають асиметричний мантійний комплекс: правий ктенідій менший, ніж лівий. Haliotis, який мешкає на літоралі та субліторалі тропічних морів, має сплюснену вухоподібну чере-

пашку, пронизану рядом невеличких отворів (рис. 74, в). За допомогою могутньої ноги з широкою подошвою ці молюски так присмоктуються до поверхні каміння, що витримують удари найсильніших хвиль. Основа ноги оточена складкою шкіри — *epinodіумом*, по краю якого містяться численні щупальцеподібні придатки — органи дотику. Черепашки галіотісів мають добре розвинений, переливчастий перламутровий шар; через це їх використовують для інкрустаційних робіт, виготовлення прикрас та гудзиків. У черепашках цих молюсків зрідка трапляються дуже цінні перлини незвичайних зеленувато-синіх відтінків. Біля берегів Японії трапляється *Halіotis gigantea* з черепашкою 10—20 см, на середземноморському узбережжі Європи — *H. tuberculata* дещо менших розмірів.

Парні ктенідії та два передсердя мають численні види родини *Fissurellidae*. Їхня черепашка позбавлена перламутрового шару і має вигляд низького ребристого конуса з отвором на верхівці (рис. 74, б). Представники цієї родини поширені в морях обох півкуль. У Чорному морі, але тільки в районі Босфора, трапляється один вид — *Diodora grasea*.

До представників попередньої родини зовні подібні так звані морські блюдечка, які належать до трьох близьких родин: *Patellidae*, *Tecturidae* та *Lepetidae*. Вони мають ковпачкоподібну черепашку, але без отворів (рис. 74, д). Важливою анатомічною ознакою морських блюдечок є наявність у них не двох, а одного передсердя, що пов'язано зі зміною органів дихання. У представників родини *Patellidae* обидва ктенідії редукуються, а замість них на нижній поверхні мантиї розвиваються вторинні (адаптивні) зябра. Вода, омиваючи зябра, виходить із мантийної порожнини через вустя. Нирки парні, проте права більша за ліву.

Пателіди поширені в різних морях, навіть в опріснених внутрішніх. Поширена в Чорному морі *Patella tarentina* належить до числа типових мешканців морської прибівної смуги; цей вид прониє і в Азовське море. Ці молюски живуть на берегових скелях, щільно присмоктуючись до них своєю ногою; іноді вони заповзають по скелях вище рівня води. Живляться пателіди водоростями, зішкрібаючи їх із поверхні скель радулою з дуже міцними зубами. Доведено, що до їх складу входить залізо. Зуби швидко стираються, тому піхва радули, в якій утворюються нові зуби, надзвичайно довга і закручена спіраллю. Пателіди істівні.

Численні види родини *Trochidae* мають лише один, лівий, ктенідій, але в них зберігаються два передсердя й парні нирки. Черепашка спіралью закручена у вигляді конусоподібної башти, іноді з виступами. Черепашки видів роду

Trichus, що мешкають на невеликих глибинах в Індійському та Тихому океанах, дають високої якості перламутр, який використовують для виготовлення гудзиків та прикрас. У Чорному морі живуть кілька дрібних видів роду *Gibbula*, які не мають промислового значення.

Серед слимаків із двома передсердями, але з одним ктенідієм, є форми, які перейшли до життя в прісних водоймах. Це представники родини *Neritidae*. Більшість видів цієї родини — мешканці морів, деякі з них, наприклад *Theodoxus pallasi*, живуть в опріснених морях (Азовському, Аральському, Каспійському), а *T. fluviatilis* — у річках (Дніпро, Південний Буг тощо) та озерах. Ці невеличкі молоски тримаються звичайно ближче до поверхні води на прибережному камінні та занурених у воду стеблах рослин. Часто їх знаходять і вище урізу води, навіть у спеку. Вустя черепашки щільно закривається кришечкою.

Ряд **Мезогастроподи (Mesogastropoda)**. Представники цього ряду мають лише органи лівої сторони: один (лівий)

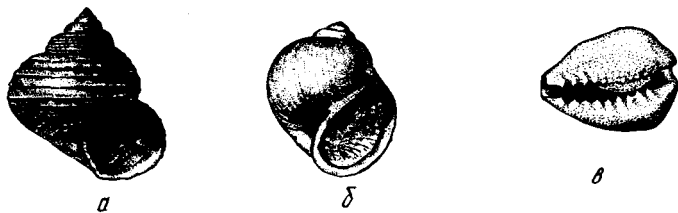


Рис. 75. Ряд Mesogastropoda:

a — *Littorina littorea*; б — *Cryptonatica*; в — *Cypraea moneta*

ктенідій, передсердя та нирку. У деяких форм, особливо в тих, які перейшли до життя в прісних водоймах або на суходолі, ктенідій або зникає зовсім, або замінюється на вторинні зябра. У нозі розвинені педальні ганглії. На нозі є кришечка.

До цього ряду належать як морські, так і прісноводні форми. Деякі з них пристосувалися до життя в дуже вологих місцевостях суходолу — переважно мешканці тропічних та субтропічних лісів.

Типовими мешканцями прибережної смуги морів є види родини *Littorinidae*. Один із видів цієї родини — *Littorina littorea* (рис. 75, a) — належить до найпоширеніших молосків північної півкулі. Літорина тримається на водоростях, палях, камінні; під час відпливу вона опиняється над рівнем води. При цьому вона втягується в черепашку і закриває вустя кришечкою. У країнах Східної Європи *L. littorea* вжи-

вається в їжу, причому доступність та дешевизна цього моллюска зумовлює його масове споживання.

У північних морях Європи та далекосхідних морях поширені представники родини Naticidae. Найбільше поширений рід пупкових слимаків (Cryptonatica). У них товста гладенька куляста черепашка з наростом на пупку (рис. 75, б). Це хижак, які живляться переважно двостулковими моллюсками, виколюючи їх з мулу. Голова пупкових слимаків витягнута в хоботок. Товщу ноги пронизує сітка водоносних каналів, які відкриваються назовні численними дрібними отворами. Після втягування через ці отвори води вони замикаються, загальним стисненням мускулатури вода загнається в порожнини каналів, і нога розбухає так, що огортає жертву. Слинка криптонатік містить кислоту, яка розчиняє вуглекислий кальцій черепашки здобичі; через розм'якшену ділянку черепашки хижак прогризає радулою круглий отвір, просуває крізь нього свій хобот і виїдає м'яке тіло здобичі.

У тропічних морях на невеликих глибинах трапляються численні види невеликих, але надзвичайно гарних моллюсків родини Порцелянкових (Surgaeidae); найбільше відомі серед них види роду *Surgaea* (рис. 75, в). Внутрішня частина їхніх черепашок тонка, як папір, а зовнішня, яка складає останній оберт, дуже товста. Якщо зняти з черепашки периостракум, під ним виявиться дуже гарний порцеляновий шар: він може бути різних відтінків з кольоровими плямами. Черепашки ципрей здавна використовували як прикраси і навіть як монети (*Surgaea moneta*).

Із великих морських моллюсків слід згадати представників родини Strombidae. Види роду *Strombus* мають масивну черепашку, проте ці слимаки досить рухливі внаслідок особливої будови ноги. Опираючись на передній край ноги і на задній, на якому є загострена рогова кришечка, стромбуси можуть стрибати; крім того, загострену кришечку вони використовують як зброю, наносячи здобичі рани, через що вони дістали назву «чортового кігтя».

Види родини Tonnidae — хижак, які полюють на голкошкірих. Слинні залози слимаків роду *Tonna* виробляють секрет, що містить 3—4%-ну сірчану кислоту, що дає змогу їм розчинити навіть панцири морських їжаків. Великий (до 60 мм) хижий моллюск *Chironia tritonis* нападає на морську зірку «терновий вінець» (*Acanthaster planci*), яка живиться кораловими поліпами. На початку 70-х років через зменшення чисельності хіроній мало не загинула екосистема Великого Бар'єрного рифу.

Серед мешканців морів трапляються зовсім нерухомі моллюски, які належать до кількох родин. Серед них слід зупи-

нитися на родині Червоподібних слимаків (Vermetidae). Їхні черепашки за формою нагадують трубки сидячих поліхет. Верхня частина черепашки — звичайна турбоспіраль, а решта обертів ніби розтягнуті, через що черепашка набуває червоподібної форми (рис. 76). Кругле вустя закривається кришечкою. Повзаюча подошва ноги в них редукована. Живляться верметиди переважно детритом, втягуючи його разом із слизом, який виділяється педальною залозою. Типовим представником цієї родини є *Vermetus lumbricalis*, який мешкає в теплих морях.



Рис. 76. *Vermetus lumbricalis* серед коралових та гідроїдних поліпів

Особливу групу становлять пелагічні кіленогі моллюски (Heteropoda). До неї належать три родини: Atlantidae, Carinariidae та Pterotracheidae. Кіленогі — типові планктонні тварини із склоподібним прозорим тілом, через яке просвічує темний нутрошевий мішок. Свою назву вони дістали внаслідок своєрідної будови ноги: середня її частина сплюснена з боків і утворює кілеподібний плавець, за допомогою якого тварини плавають, а задня частина ноги витягується у вигляді хвоста. Кіленогі трапляються переважно в теплих морях. Усі вони — хижаки і живляться дрібними планктонними тваринами, в тому числі й мальками риб.

Представник родини Atlantidae — *Atlanta peronii* — невеличкий (близько 1 см) слимак із прозорою, закрученою в одній площині черепашкою (рис. 77, а). Передня частина

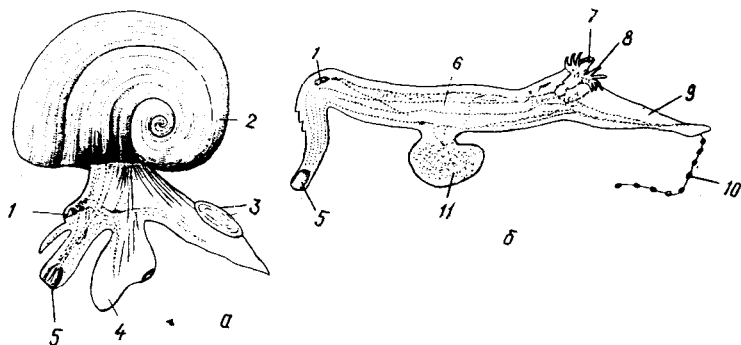


Рис. 77. Кіленогі моллюски (Heteropoda):

а — *Atlanta peronii*; б — *Pterotrachea coronata*; 1 — очі; 2 — черепашка; 3 — кришечка; 4 — нога; 5 — глотка; 6 — кишечник; 7 — анус; 8 — ктєнідій; 9 — задня частина ноги; 10 — хвостовий придаток; 11 — передня частина ноги

ноги перетворилась на плавець; на середній частині міститься присосок, а на відокремленій задній частині — кришечка. Атланта живе у відкритому океані; за допомогою присоска вона може прикріплюватися до будь-якого плаваючого предмета або відриватися від нього і плавати самостійно.

У представників родини Carinagiidae черепашка маленька і не прикриває все тіло, а у видів родини Pterotracheidae — її зовсім немає. Види роду Pterotrachea мають веретеноподібне тіло (рис. 77, б) з добре розвинутою мускулатурою. Вони швидко плавають не тільки за допомогою плавця, а й звиваючись усім тілом. У птеротрахеї добре розвинені органи зору і рівноваги, що важливо при такому рухливому способі життя. Очі дуже великі й складної будови.

До ряду Mesogastropoda належить також своєрідна група передньоязбрових, яка носить назву без'язиких (Aglossa). У них немає ні щелеп, ані радули, а в деяких паразитичних форм редується й черепашка. Найбільших змін зазнали представники родини Entoconchidae, які паразитують у порожнині тіла голотурій.

Представники деяких родин пристосувалися до життя в прісних водоймах, а деякі з них освоїли й суходіл. До таких належить родина Hydrobiidae, представники якої мешкають у солонуватих та прісних водоймах. Серед них в прісних водоймах України поширені дрібні (4—5 мм) *Hydrobia steini* та дещо більші за розміром (10—12 мм) *Bithynia tentaculata* і *B. leachi* (рис. 78, а); останній вид відомий як проміжний хазяїн котячого сисуна *Opisthorchis felineus*. Ці молоски мають високу баштоподібну черепашку з кришечкою. Вони живуть у проточних та замкнених водоймах. Бітінії часто утворюють великі скупчення на прибережному камінні, в мулі та на водяних рослинах. Як і в інших прісноводних молосків, у них втрачена стадія планктонної личинки.

Дуже поширені в прісних водоймах України слимаки родини Живородкові (Viviparidae). У стоячих водоймах у великій кількості трапляється живородка болотяна (*Viviparus contectus*, рис. 78, б). Цей порівняно великий слимак (завишки до 60 мм) має спіральну закручену черепашку з кришечкою. Живородки роздільностатеві, запліднення в них внутрішнє. У самців праве щупальце виконує функцію копулятивного органа. Запліднені в тілі самиці яйця розвиваються в яйцепроводі, і з тіла матері виходять вже сформовані дрібні слимаки, на черепашці яких є торочкуваті конхіолінові вирости, яких немає в дорослих, через що їхня черепашка виглядає мохнатою. Згодом ці торочки відпадають.

У річках, озерах та ставках України мешкають також крихітні представники родини Valvatidae, наприклад *Valvata cristata* (рис. 78, е).

У прісних водоймах тропічної зони мешкають великі ампулярії (родина Ampullariidae), відомі акваріюмістам усіх країн. Їхня мантийна порожнина поділена перетинкою на праву

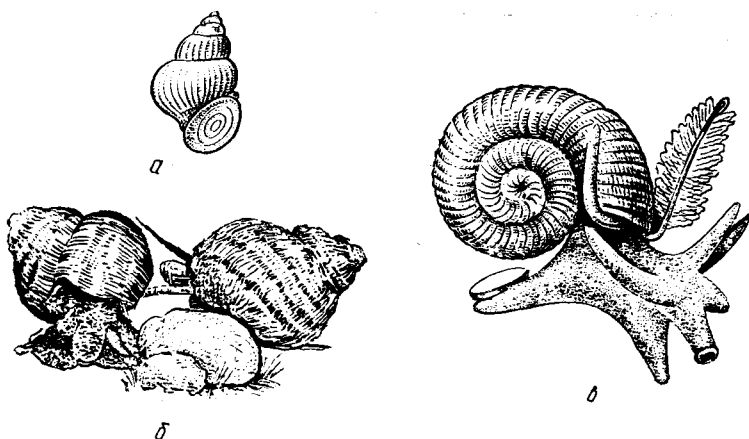


Рис. 78. Прісноводні Prosobranchia:

а — *Bithynia leachi*; б — *Viviparus contectus*; е — *Valvata cristata*

та ліву частини; в одній з них міститься зябра, яка слугує для водного дихання, друга частина функціонує як легень. Знаходячись поблизу від поверхні води, ампулярія виставляє довгу трубку, яка утворюється згорнутим краєм мантиї, і дихає атмосферним повітрям; занурюючись глибше, вона переходить до зябрового дихання.

Ряд Стеноглосо́ві (*Stenoglossa*). До цього ряду належать мешканці морів. Переважна їх більшість — хижаки, деякі види живляться трупами тварин. У їхніх черепашках немає перламутрового шару. Передня частина голови витягнута в хоботок, здатний втягуватись у піхву. У деяких видів є додаткові слинні залози, секрет яких допомагає їм просвердлювати черепашки двостулкових молосків, якими вони живляться. В усіх стеноглосових лівий край мантиї витягується в жолобоподібний або трубчастий сифон, який лежить у сифональному вирості черепашки. При закопуванні цих молосків у ґрунт сифон виставляється назовні. У більшості молосків є рогова кришечка. У стеноглосових — один ктенідій, одне передсердя та нирка. Усі стеноглосові роздільностатеві, їхні личинки мають добре розвинений парус із довгими лопатями.

Сюди належить велика кількість родин, представники яких мають досить великі черепашки, добре відомі колекціонерам.

Великі спіральні закручені черепашки мають представники родини Трубачів (*Buccinidae*), серед них види родів *Buccinum* (див. рис. 56, *a*) та *Neptunea* мешкають на невеликих глибинах у північній частині Атлантичного та Тихого океанів. Їстівний *Buccinum* є об'єктом промислу в Англії, Шотландії, Ірландії.

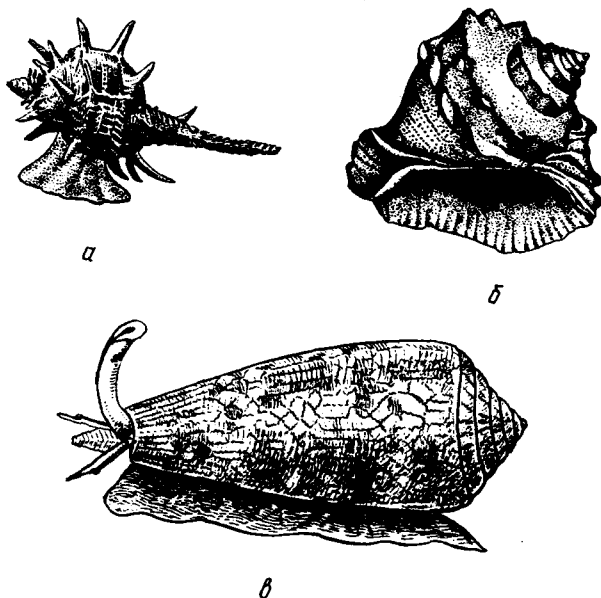


Рис. 79. Ряд *Stenoglossa*:

a — *Murex*; *b* — *Rapana thomasiana*; *c* — *Conus textile*

До родини *Muricidae* належать так звані пурпурні слимаки, черепашка яких вкрита ребрами та шипами, а нижній край вустя часто витягнутий у довгий сифональний виріст (рис. 79, *a*). Види роду *Murex* у стародавні часи добували для одержання цінного барвника — пурпуру, який виробляється їх гілобранхіальною залозою. До цієї родини належить також рапана (*Rapana thomasiana*, рис. 79, *b*) — хижак, який спустошує устричні банки в Японському морі. У 1947 р. рапану вперше знайдено в Чорному морі, куди її яйцекладки було випадково завезено на днищах кораблів. За короткий строк вона розселилася по всьому Чорному морі й тепер шкодить устричним марикультурам.

Серед слимаків, які мають гарні черепашки, можна назвати представників родин Olividae — роди *Oliva* та *Harpa*; Mitridae — єпископська шапка (*Mitra episcopalis*); Conidae — рід *Conus* (рис. 79, в). Це переважно мешканці тропічних морів. Серед них конуси мають отруйні залози, секрет яких заповнює зуби радули. У людини отрута цих молюсків викликає запалення шкіри; відомі випадки смерті від неї.

ПІДКЛАС ЗАДНЬОЗЯБРОВІ (OPISTHOBRANCHIA)

До цього підкласу належать виключно морські червононогі. Черепашка в більшості з них зазнає редукції. Мантийна порожнина невелика, міститься на правому боці тіла, або повністю редукується. Мантийний комплекс органів асиметричний. Ктенідій, осфрадій, передсердя та нирка непарні, а ктенідій та осфрадій часто зовсім зникають. Єдине передсердя міститься позаду шлуночка, а ктенідій — позаду серця, звідки походить назва задньозябрових. У багатьох із них черепашка обростає мантиєю. У деяких форм від черепашки залишається невеличка пластинка, в інших вона зникає повністю. Кришечка є лише в деяких видів.

Значних змін зазнає нога. У деяких форм вона редукується, в інших, навпаки, бічні сторони ноги розростаються в широкі крилоподібні лопаті, так звані параподії, за допомогою яких вона плаває.

Ктенідій часто зникає, а в різних місцях тіла утворюються шкірні вирости — вторинні (адаптивні) зябра, які функціонують замість втрачених ктенідіїв. Зовнішня форма тіла набуває в задньозябрових білатеральної симетрії: вторинні зябра розташовуються симетрично, анус часто лежить на середній лінії спини. Проте внутрішня будова цих молюсків виявляє риси асиметрії (положення мантийної порожнини, печінки, статевої системи, хіаstoneврія, яка зберігається в деяких форм). У більшості задньозябрових добре розвинена радула, а в деяких рот озброєний кільцем шипиків або численними гачками. Задньозяброві — гермафродити, їхня статева система має складнішу будову, ніж у передньозябрових.

Представники підкласу дуже поширені в морях, причому більшість видів тягнє до теплого та помірною поясів.

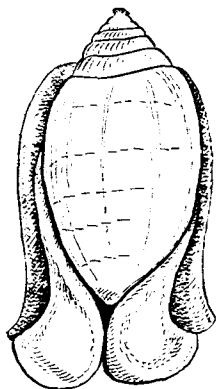
До підкласу Opisthobranchia належать ряди: Покритозяброві (Tectibranchia), Безпорожнинні (Acoela), Голозязброві (Nudibranchia), Крилоногі (Pteropoda) та Мішкозязичні (Saccollosa).

Ряд Покритозяброві (Tectibranchia). Більшість покритозябрових має черепашку і мантийну порожнину на правому боці тіла.

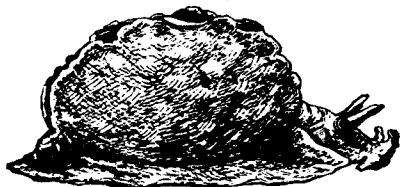
У представників родини Actaeonidae черепашка велика, спірально закручена, баштоподібна, з кришечкою. Найбільше відомий *Actaeon tornalis* (рис. 80, а), який трапляється на Атлантичному узбережжі Європи та в Середземному морі.

Рис. 80. Ряд Tectibranchia:

а — *Actaeon tornalis*; б — морський зайць (*Aplysia depilans*)



а



б

Родина Aseridae характеризується наявністю редукованої тонкої черепашки, яка не прикриває всього тіла, і великої ноги з широкими лопатями по боках, які загортаються на спину. До цієї родини належать найкрупніші з покритоязябрових — морські зайці (рід *Aplysia*). Деякі особини досягають маси 400 г і більше. Численні види цього роду поширені в теплих морях. Черепашка в них тонка, рудиментарна. Бічні розростання ноги — параподії — загортаються на спину і закривають більшу її частину (рис. 80, б). Вузька середня частина ноги слугує для повзання. За допомогою хвилеподібних рухів параподій вони можуть плавати. Морські зайці мають яскраве забарвлення: вони темно-фіалкові або вохряно-жовті з білими плямами. Морські зайці рослиноїдні, живляться червоними та бурими водоростями, захоплюючи та відриваючи їх шматки зубцями радули. Великий мускулястий шлунок вкритий всередині твердими кутикулярними пластинками, за допомогою яких подрібнюється їжа.

Ряд Безпорожнинні (Acoela). Це невелика група тропічних задньозябрових; більшість з них має ковпачкоподібну або вухоподібну черепашку, але в деяких видів вона частково або повністю прикрита покривами спини, які містять вапнякові тільця. У ряду форм черепашка цілком редукована. Мантійна порожнина або дуже маленька, або її немає. Пірчастий ктенідій міститься на правому боці тіла між краєм мантії та ногою.

У великого, до 19 см завдовжки, молоска, який зветься парасолькою (*Umbrella botanicum*), на спині міститься майже плоска округла черепашка з невеличкою загостреною верхівкою, решта поверхні тіла вкрита шкірою з бородавчастими виростами (рис. 81). У іншого представника цього ряду — плеуробранхуса (*Pleurobranchus testudinalis*), який зовні схожий на черепаху, черепашка цілком покрита мантією.

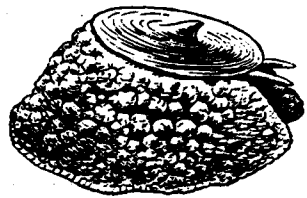


Рис. 81. Ряд Acoela: слимак-парасолька (*Umbrella botanicum*)

Ряд Голозяброві (*Nudibranchia*). У представників цього ряду черепашки немає, ктенідій зник і замінивсь адаптивними зябрами, розташованими симетрично навколо ануса або на спині. Тіло зовні білатерально-симетричне. У деяких форм зябер немає, і дихання відбувається всією поверхнею шкіри. Це переважно донні тварини, деякі з них можуть плавати.

До цього ряду належить близько 40 родин. В одних з них, як наприклад представників родини *Dorididae*, вторинні зябра утворюють віночок навколо ануса, розташованого на середній лінії спини ближче до заднього кінця тіла (рис. 82). Статевий та видільний отвори зміщені на правий бік.

В інших, наприклад представників родини *Aeolidae*, анальний отвір міститься на правому боці, а зябра лежать рядами по боках спини (див. рис. 56, в). Печінка в цих

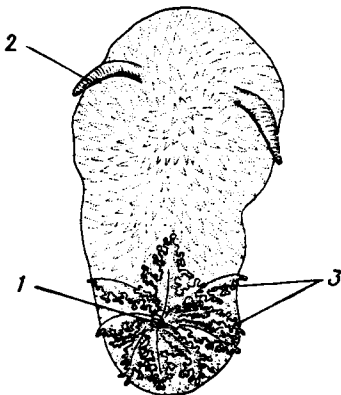
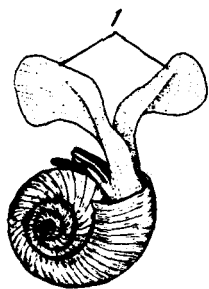


Рис. 82. Ряд *Nudibranchia*: *Acanthodoris pilosa*:

1 — анус; 2 — шупальця; 3 — адаптивні зябра

молосків складається з трьох розгалужених часток, гілки яких заходять всередину зябер. На верхівці кожної зябри міститься особливий мішечок, який сполучається з просвітом печінкового виросту і відкривається назовні маленьким отвором. У цих мішечках накопичуються жалкі клітини гідроїдних поліпів, яких ці тварини поїдають. У представників родини *Dendronotidae* зябра деревоподібно розгалужені. Деякі голозяброві мають яскраве забарвлення; в еолідід це забарвлення застережне, воно відлякує хижаків.

Голозяброві живуть на літоралі як холодних, так і тропічних морів, але найбільше різноманіття видів спостерігається в тропіках. Це переважно невеличкі тварини, найбільші з них — види роду *Tethys* (родина *Dendronotidae*) з Середземного моря, які досягають кількох сантиметрів у довжину. У Чорному морі живе понад 10 видів, в Азовському — один вид *Tenellia adspersa*.



Ряд Крилоногі (*Pteropoda*). До цього ряду належать активно плаваючі задньозяброві. Характерною їхньою ознакою є сильний розвиток пари параподій, які виконують роль плавців. Черепашка є лише в представників підряду *Thecosomata*, які живляться мікропланктоном. Типовим

Рис. 83. Ряд *Pteropoda*: морський чортик (*Limacina helicina*):

1 — параподії

представником цієї групи є лімацина, або морський чортик (*Limacina helicina*, рис. 83), яка поширена в морях Арктики та Антарктиди. Вона має тонку прозору черепашку, спірально закручену на лівий бік, яка може закриватися кришечкою. Пристосуванням до живлення дрібними планктонними організмами є ділянки в'їчастого епітелію, які починаються на задніх краях параподій і тягнуться до рота; рухами в'їлок планктонні організми підганяються до ротового отвору.

До підряду *Gymnosomata* належать види, які не мають черепашки і живляться більшими елементами планктону; вони мають добре розвинені радулу і щелепи з гострими зубцями. Личинки мають спочатку блюдцеподібну, а потім трубкоподібну черепашку, яка пізніше скидається. У холодних водах північної півкулі поширений морський ангел (*Slipe limacina*, див. рис. 56, б). Це ненажерний хижак, основною їжею якого є згадувана вище *Limacina helicina*. Він має ловильний апарат у вигляді розташованих навколо рота шести ротових придатків, які вкриті залозами з клейким секретом, за допомогою якого утримується спіймана здобич.

У Чорному та Азовському морях крилоногих немає.

Ряд Мішкоязичні (*Saccoglossa*). До цього ряду належать всього близько 15 родів із невеликою кількістю видів. Одні з них мають тонку черепашку, інші — без черепашки. Для них характерно значне спрощення радули, передній кінець якої міститься в сліпому мішкоподібному заглибленні, звідки походить назва ряду. Більшість з них — мешканці теплих морів, лише окремі види трапляються на узбережжі Європи.

Становлять інтерес види роду *Berthelinia*, поширені в тропічних морях (рис. 84). Вони мають не суцільну, а двостулкову черепашку, стулки якої з'єднані лігаментом, як у двостулкових; є навіть два м'язи-замикачі. Незважаючи на зов-

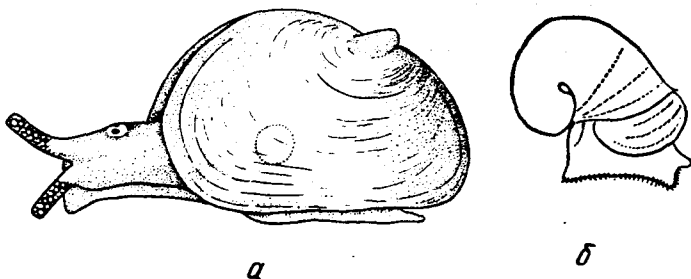


Рис. 84. Ряд Saccoglossa:

а — *Berthelinia limax* із двостулковою черепашкою; б — її личинка

нішню подібність з двостулковими, бертелінії — справжні черевоні: вони мають добре розвинені голову зі щупальцями, типову для черевоніх будову ноги, одну зябру, радулу й інші органи, типові для черевоніх. Личинка має ковпачкоподібну черепашку, яка згодом перетворюється на двостулкову, але на верхівці однієї із стуллок зберігається спіральний ембріональний закруток.

ПІДКЛАС ЛЕГЕНЕВІ (PULMONATA)

Легеневі пристосувалися до життя на суходолі або в прісних водоймах, лише окремі види трапляються в дуже опріснених ділянках морів. Здебільшого вони мають спіральну закручену черепашку, яка в деяких форм рудиментарна або обростає мантиєю. Мантийний комплекс органів асиметричний. Замість зябер органом дихання є легеня, яка утворилася з мантийної порожнини. Мантийний отвір лежить спереду на правому боці тіла. Передсердя й нирка непарні. У найпримітивніших форм нервова система з довгими конективами і хіаstoneврією; у вищих представників нервова система концентрується навколо глотки, і хіаstoneврія зникає. Легеневі моллюски — гермафродити з внутрішнім заплідненням, розвиваються без планктонної личинки.

Підклас Pulmonata включає два ряди: Сидячооки (*Basommatophora*) та Стебельчастооки (*Stylommatophora*).

Ряд Сидячооки (*Basommatophora*). До цього ряду належать переважно прісноводні моллюски, лише деякі види живуть на

суходолі. Характерною ознакою представників цього ряду є розташування очей біля основи головних щупалець.

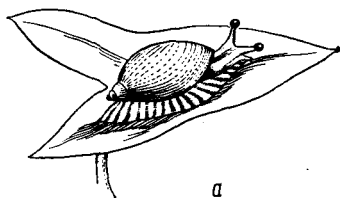
Найпоширенішою в усіх країнах світу є родина ставковиків (*Limnaeidae*) — звичайних мешканців ставків, озер,



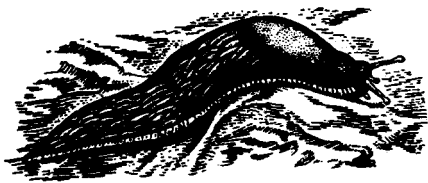
Рис. 85. Ряд *Basommatophora*: котушка рогова (*Planorbis corneus*)

стариць. Найбільш відомий серед них — звичайний ставковик (*Limnaea stagnalis*). Дуже поширені, у тому числі й в Україні, слимаки родин котушок (*Planorbidae*, рис. 85) та *Physidae*; менш численні — представники родини *Ancylidae*.

Ряд *Stylommatophora* (Стебельчастооки (*Stylommatophora*)). До цього ряду належать переважно наземні черевоногі. У них на голові містяться дві пари щупалець, на кінцях верхньої, довшої пари щупалець розташовані очі, щупальця нижньої пари — губні — більш короткі. У більшості видів черепашка добре розвинена і захищає тіло моллюска не тільки від механічних пошкоджень, а й від випаровування води. Широко-відомий великий (до 47 мм) виноградний слимак (див. рис. 57), який в країнах Східної Європи використовують у їжу.



а



б

Рис. 86. Ряд *Stylommatophora*:

а — янтарка (*Succinea putris*); б — слизун *Agriolimax ater*

У деяких видів черепашка редукована або її зовсім немає; цю групу легеневих називають слизунами (рис. 86). Це переважно рослиноїдні тварини, що мешкають в умовах підвищеної вологості; деякі з них шкодять культурним рослинам.

КЛАС ЛОПАТОНОГІ (SCAPHOPODA)

Цей клас об'єднує нечисленну групу морських донних молосків, які поширені у Світовому океані, особливо в його субтропічних та тропічних областях від літоралі до глибини 7000 м. Відомо близько 300 сучасних видів та 700 викопних; у Чорному морі живе один вид — *Dentalium novemcostatum*.

Лопатоногі — переважно дрібні молоски, від 3 мм до 13 см, найбільший з них — слоновий морський зуб (*Dentalium elephantium*), який досягає 15 см у довжину, хоча відомий вимерлий *Antalis raymondi* був завдовжки майже 60 см.

Лопатоногі відрізняються суцільною вузькою трубчастою, відкритою на обох кінцях черепашкою (рис. 87), яка охоплює великий нутрощевий мішок; головою з численними щупальцями; довгою вузькою ногою. Вони мають глотку з радулою, печінку. Кишечник утворює анопедіальний вигин. Кровоносна система редукована, серце без передсердь, ктенідіїв немає. Центральна нервова система розкидано-вузлового типу, органи чуття розвинені слабо. Розвиток з двома личинками — трохофорою та велігером.

Витягнуте вузьке тіло лопатоногих складається з голови, ноги та тулуба, або нутрощевого мішка. Воно повністю вкрито суцільною конічною черепашкою з отворами на обох кінцях. З ширшого переднього отвору висувуються голова й нога; із заднього отвору виступає лише невеличкий придаток краю мантиї. Черепашка дещо зігнута і нагадує слоновий бивень. Вона складається з двох шарів — призматичного (остракум) та перламутрового (гіпостракум). Роговий шар не розвинений, тому черепашка здебільшого буває білою.

Невелика голова має вигляд вироста, на кінці якого міститься рот та два пучки численних довгих, тонких, потовщених на кінцях щупалець, які слугують для збирання їжі та як органи дотику. На ложкоподібних розширеннях щупалець розташовані залозисті клітини, що виділяють слиз, завдяки чому до щупалець прилипають дрібні організми, якими лопатоногі живляться. Нога циліндрична, на кінці має форму конуса з парою лопатей або довга червоподібна, на кінці із зубчастим диском, у центрі якого є ниткоподібний відросток (рис. 87). Нога добре пристосована до копання в ґрунті,

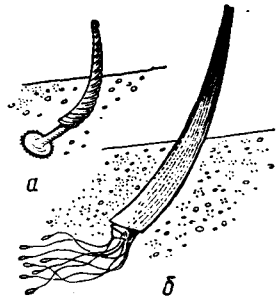


Рис. 87. Клас Scaphopoda:
а — *Siphonodentalium lofotense*; б —
Dentalium vulgaris (морський зуб)

звідси назва класу — лопатоногі. При рухові в ґрунті вона сильно витягується, бічні лопаті складаються, і нога легко проникає в ґрунт. Потім бічні лопаті (або диск) розправляються і, подібно до якоря, закріплюють кінець ноги в ґрунті. При скороченні ноги тіло молоска підтягується вперед.

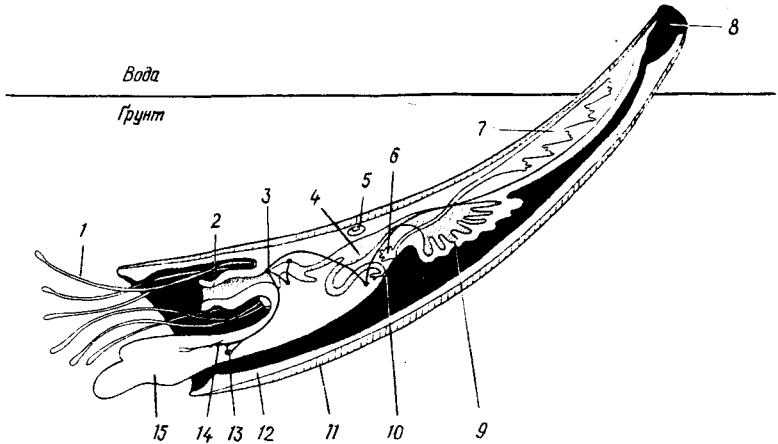


Рис. 88. Схема будови Dentalium:

1 — щупальця; 2 — рот; 3 — церебральний ганглій; 4 — шлунок; 5 — перикардій з серцем; 6 — нирка; 7 — гонада; 8 — верхній мантіїний отвір; 9 — печінка; 10 — анус; 11 — черепашка; 12 — мантія; 13 —статоцист; 14 — педальний ганглій; 15 — нога

Мантія, яка вкриває нутрощевий мішок, зростається навколо нього в суцільну трубку. Мантійна порожнина довга, вона тягнеться вздовж черевної сторони тіла, сполучаючись із зовнішнім середовищем з обох кінців черепашки. У розширеній передній її частині містяться анус та отвори нирок, задня частина вузька й закінчується отвором на кінці черепашки (рис. 88). Вода втягується через задній отвір і, віддавши кисень тканинам, через той же отвір виводиться назовні, виносячи екскременти, екскрети та статеві продукти (у період розмноження). Циркуляція води в мантіїній порожнині забезпечується роботою в'їжчастого епітелію мантії.

Травна система лопатоногих представлена всіма відділами, характерними для молосків. Вони мають глотку з підковоподібною щелепою, радулу, стравохід, шлунок, дволопатову печінку, тонку та задню кишки. Кишечник утворює петлю (анопедальний вигин); анус міститься біля переднього кінця тіла. Лопатоногі живляться дрібними донними безхребетними — форамініферами, остракодами, молодими двостулковими тощо, вибираючи їх клейкими щупальцями з ґрунту.

Органами виділення є пара нирок, які не сполучаються з перикардієм, а мають лише отвори в мантійну порожнину. Вивідні протоки нирок виносять також статеві продукти (див. далі).

Кровоносна система редукована. Судин немає, проте є серце, оточене перикардієм; воно складається з одного шлуночка; кров тече виключно по лакунах та синусах.

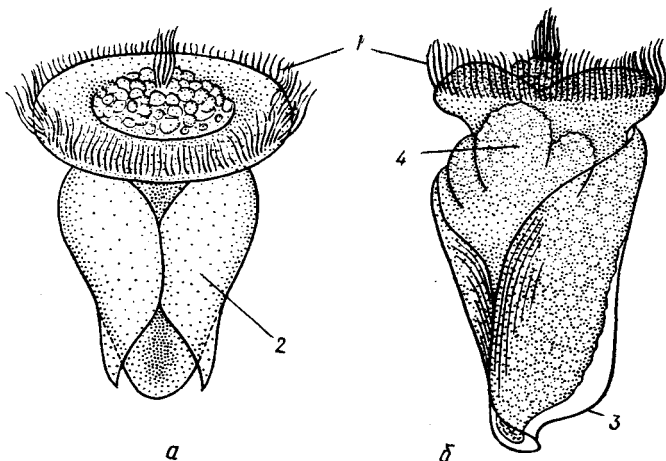


Рис. 89. Розвиток Dentalium:

a, б — ранній та пізній велігери; *1* — парус; *2* — мантія; *3* — черепашка; *4* — зачаток ноги

Ктенідіїв немає, і дихання здійснюється за допомогою тонких складок мантії, розташованих на стінках мантійної порожнини.

Центральна нервова система складається з чотирьох пар гангліїв, з'єднаних конективами. Парні церебральні та плевральні ганглії лежать щільно поблизу один від одного, педальні та вісцеральні — відповідно в носі та біля ануса. Є також букальні ганглії, які іннервують глотку.

Органи чуття розвинені слабо. Очей немає; є пара органів рівноваги —статоцистів. Ротові щупальця виконують функцію органів дотику; орган хімічного чуття — субрадулярний орган, що міститься в глотці.

Лопатоногі роздільностатеві; гонада непарна, не має власних статевих проток; вона відкривається в праву нирку, і зрілі статеві продукти виводяться через її вивідну протоку. Запліднення зовнішнє.

Ембріональний розвиток проходить у типовій для молосків формі; з яйця виходить личинка трохофора. Згодом на

спинній стороні личинки утворюється неглибоке вп'ячування — черепашкова залоза. Верхня півкуля трохофори стає плоскою, перетворюючись на дископодібний парус, а задня починає видовжуватися. По боках тіла з'являються дві поздовжні шкірні складки — зачатки мантиї, краї яких з'єднуються на черевній стороні (рис. 89). Слідом за мантиєю трубокподібної форми набуває й черепашка, яка виділяється мантиєю і зростається на черевній стороні. Позаду рота утворюється зачаток ноги; ця личинка зветься велігером. Після кількох днів планктонного життя починається метаморфоз: парус і тім'яний орган редукуються, і личинка опускається на дно.

Лопатоні заселяють переважно мілководдя; вони живуть у м'якому ґрунті, зариваючись у нього так, що на поверхні стирчить лише задній кінець черепашки.

КЛАС ГОЛОВОНОГІ (CERHALOPODA)

Головногі — виключно морські організми, найбільше поширені в тропічних та субтропічних водах, але мешкають і в помірних, і в полярних морях. Вони трапляються скрізь від поверхні до найбільших глибин. Серед них є бентосні (придонні), нектонні (ті, що активно плавають у товщі води) та планктонні форми. Головногі можуть жити лише в океанах і морях із солоністю не нижчою, ніж 33 ‰, тому їх немає ні в Чорному, ні в Азовському морях. Тільки деякі прибережні види кальмарів-лолігінід, що мешкають біля берегів Центральної Америки, можуть витримувати тимчасове опріснення. Усього описано близько 650 видів головоногих, проте загальна їх кількість може бути більшою, оскільки ще не завершено дослідження глибоководної фауни, де в останні десятиріччя знаходять нові, ще не відомі науці види.

Головногі — найбільш високоорганізована група молосків і одні з найбільш високорозвинених безхребетних. Це досить давня група молосків, відома з раннього палеозою. Фауна викопних головоногих значно багатша від сучасної — вона налічує близько 10 тис. видів.

За розмірами головоногі бувають досить різними, серед них є дуже дрібні форми, довжина мантиї яких менша за 1 см (деякі каракатиці), а є й велетні, такі, як велетенський кальмар *Architeuthis dix*, довжина якого разом зі щупальцями може сягати 18 м. Це виключно хижі, надзвичайно рухливі тварини.

Головногі — білатеральносиметричні тварини із зовнішньою (підклас *Nautiloidea*) або внутрішньою (підклас *Co-*

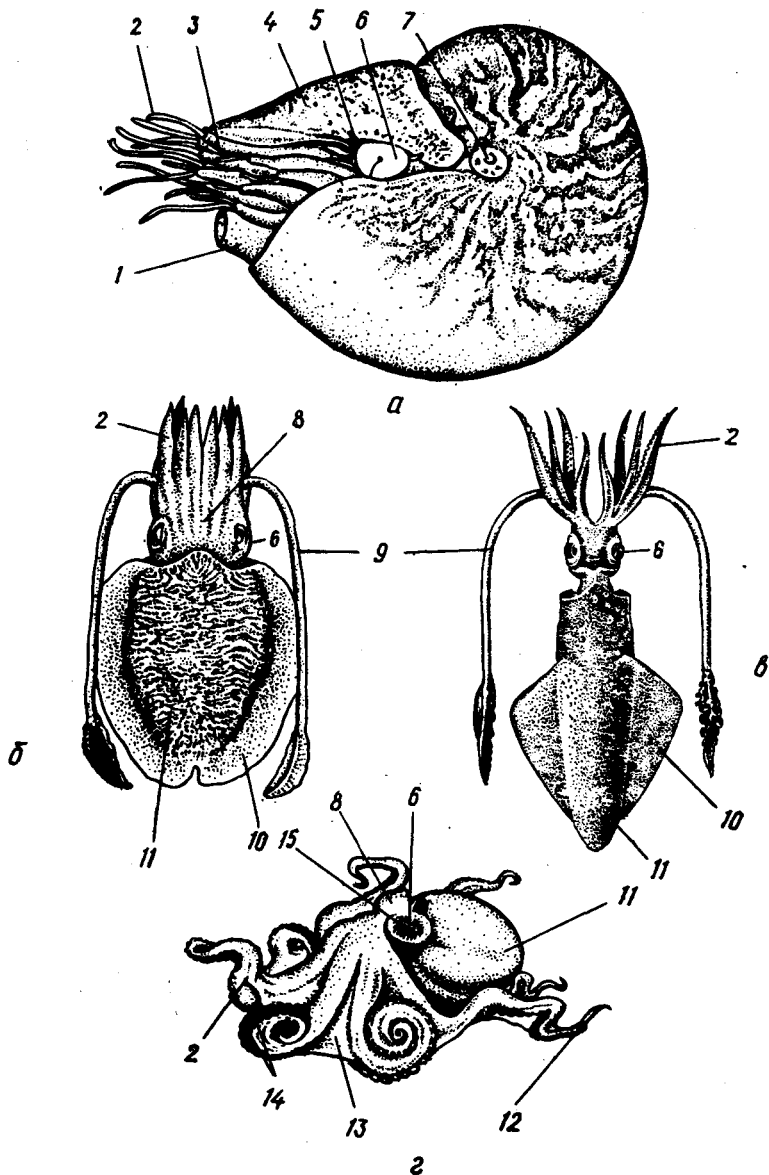


Рис. 90. Зовнішня будова представників класу Cephalopoda:

a — *Nautilus rostratus*; *б* — *Sepia officinalis*; *в* — *Loligo vulgaris*; *г* — *Octopus dofleini*; 1 — літка; 2 — руки; 3 — чохла; 4 — каптур; 5 — очне щупальце; 6 — око; 7 — «пупок» черепашки; 8 — голова; 9 — ловецьке щупальце; 10 — плавець; 11 — тулуб; 12 — гектокотиль; 13 — умбрела; 14 — присоски; 15 — зіниця

leoidea) рудиментарною черепашкою. Тіло їх складається з голови та тулуба, покритого мантиєю. У каракатиць тулуб сплющений, у кальмарів — циліндричний, загострений на задньому кінці, у восьминогів — мішкоподібний (рис. 90).

Велика голова, як правило, добре відокремлена від тулуба і має очі, вінець кінцівок (рук, або ніг), що оточують ротовий отвір, та лійку. У колеоїдей 8 або 10 кінцівок: у кальмарів та каракатиць завжди 8 рук та пара щупалець; у восьминогів тільки 8 рук. Наутилоїдеї мають близько 90 рук.

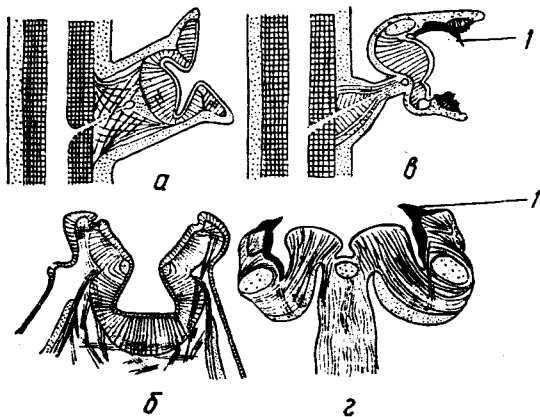


Рис. 91. Схема будови присосків:

а, б — восьминогів; в — кальмарів; г — каракатиць; 1 — зубці

Внутрішня поверхня рук головоногих (за винятком *Nautilus*) вкрита присосками, які розташовані одним—чотирма, рідко більше, поздовжніми рядами. Найкрупніші присоски розташовані посередині рук або ближче до їх основи, а найменші — на кінцях рук.

Кальмари та каракатиці, крім восьми рук, мають ще пару ловецьких щупалець, які складаються із стебла без присосків та розширеної булави з присосками (рис. 90).

У кальмарів та каракатиць присоски містяться на коротких ніжках і озброєні роговими кільцями з гладенькими або зазубреними краями; у деяких океанічних кальмарів вони перетворюються на міцні гачки, що нагадують кошачі кігті, які допомагають їм хапати й утримувати здобич (рис. 91). У вампіроморф та восьминогів присоски мають простішу будову: вони позбавлені ніжок, рогових кілець та гачків. У вампіроморф та плавцевих восьминогів між присосками розташовані коротенькі вусики, які тягнуться правильними рядами обабіч кожного ряду присосків і виконують функцію органів дотику.

На нижній стороні голови міститься *лійка* — конічна, звужена спереду трубка. Через неї викидається вода з мантийної порожнини при диханні та реактивному плаванні, виводяться назвні екскременти, сеча, чорнильна рідина, яйця. Бічні сторони лійки зростаються з мантиєю або з'єднуються з нею за допомогою замикальних хрящів.

Тулуб з усіх боків вкритий мантиєю. На спині мантия утворює покриви самого тулуба, а на черевній стороні між нею та стінкою тіла залишається мантийна порожнина, яка сполучається із зовнішнім середовищем щілиноподібним черевним отвором.

Для замикання черевної щілини в каракатиць та кальмарів є особливе пристосування у вигляді півмісяцевих ямок на основній частині лійки, відповідно до яких на внутрішній поверхні мантиї лежать два великих, укріплених хрящем, горбки (рис. 92). Ці утвори діють за принципом застібки-кнопки.

У мантийній порожнині міститься мантийний комплекс органів: анальний отвір, по боках якого розташовані видільні й статеві (один або два) отвори та пара (у наутилуса — дві пари) пірчастих ктенідіїв. Крім того, у самиць поблизу від статевого отвору до мантийної порожнини відкриваються протоки двох парних та однієї непарної нідаментальних залоз (див. далі).

Мантия нектонних (активно плаваючих) кальмарів та каракатиць має таку будову: зовні вона вкрита шкірою, під нею лежить зовнішня підшкірна оболонка — *туніка* з численними колагеновими волокнами і тонким шаром поздовжніх м'язів, потім власне мантия — м'язовий шар, глибше — тонка внутрішня туніка (також із волокнами та нечисленними поздовжніми м'язами) і тонка шкірна вистилка мантийної порожнини. Власне мантия має товщину 2—3 см у

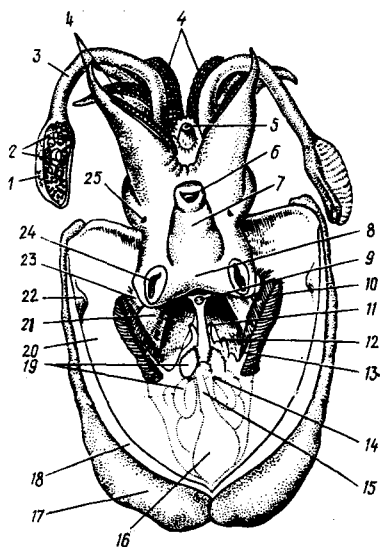


Рис. 92. *Sepia officinalis* з розтягтою мантийною порожниною:

- 1 — дистальне розширення ловецького шупальця; 2 — його присоски; 3 — ловецьке шупальце; 4 — руки; 5 — рот; 6 — передній отвір лійки; 7 — передній та 8 — задній виділи лійки; 9 — анальний отвір; 10 — ктенідій; 11 — видільний отвір; 12 — статевий отвір; 13 — зяброва вісь; 14 — отвір нідаментальної залози; 15 — протока чорнильного мішка; 16 — чорнильний мішок; 17 — плавеш; 18 — товща мантиї; 19 — лопати нідаментальної залози; 20 — мантия; 21 — м'яз, що відтягує лійку; 22 — горбок замикального апарату; 23 — мантийний ганглій, що просвічує крізь покриви; 24 — ямка замикального апарату; 25 — нюшня ямка

активних нектонних видів та близько 0,5—1 см у менш рухливих. Вона складається з шарів кільцевих та радіальних м'язів, які чергуються. До складу м'язових шарів входять також колагенові волокна. Поперемінне скорочення радіальних і кільцевих м'язів забезпечує розширення та скорочення мантиї, а еластичність колагенових волокон — відновлення форми мантиї після м'язового скорочення.

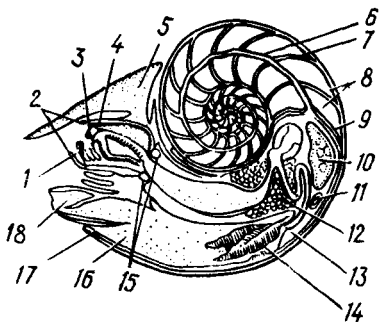


Рис. 93. Розріз через тіло самця *Nautilus pompilius*:

1 — нижня щелепа; 2 — руки; 3 — радула; 4 — верхня щелепа; 5 — каптур; 6 — сифон; 7 — септа; 8 — камери; 9 — задній край мантиї; 10 — яєчник; 11 — серце; 12 — травна залоза; 13 — анус; 14 — ктентилії; 15 — ганглії; 16 — мантийна порожнина; 17 — мантия; 18 — лійка

тягнеться по боках мантиї (у каракатиць-сепід та деяких кальмарів, наприклад *Sepioteuthis*), або бути ромбічними, серцеподібними, округлими тощо. У звичайних восьминогів плавців немає.

Черепашка у більшості головоногих рудиментарна або її зовсім немає і добре розвинена лише в кораблика (*Nautilus*, рис. 93). Вапнякова зовнішня черепашка наутилуса закручена в одній площині на спинну сторону і повернена закрутком уперед. Її порожнина поділена поперечними перетинками на ряд камер. Тіло тварини міститься лише в останній, найбільшій, камері, а решта камер заповнені газом і частково рідиною. Посередині кожної перетинки є по невеличкому отвору. Через ці отвори всі камери пронизує тонкий циліндричний відросток — *сифон*, який є виростом нутрошевого мішка.

У решти головоногих залишається лише рудимент черепашки, яка обгортається мантиєю і стає внутрішньою. У каракатиць черепашка має вигляд великої видовженоокулярної вапнякової пластинки (рис. 94, а, б). Зрозуміти її будову можна, лише знаючи будову черепашки викопних *Cephalopoda* — белемнітів. В останніх черепашка була багатокамер-

У напівпланктонних та планктонних головоногих м'язи більш-менш редуковані, мантия напівпрозора і за консистенцією нагадує дзвін медузи. Товста стінка мантиї планктонних океанічних кальмарів заповнена вакуолями з розчином NH_4Cl .

На задньому кінці або посередині мантиї в більшості колеоїдей міститься пара *плавців* — основний орган при повільному плаванні. Вони завжди мускулясті, навіть у медузоподібних головоногих. Плавці можуть мати вигляд вузької кайми, яка

ною, як у наутилуса. Вона складалася з прямого конуса — *фрагмокона*, поділеного поперечними перетинками (септами) на ряд камер (рис. 94, в). Септи пронизувались поздовжньою сифональною трубкою, в якій містився *сифон* — м'язистий відросток нутрощевого мішка. Спинна стінка фрагмокона

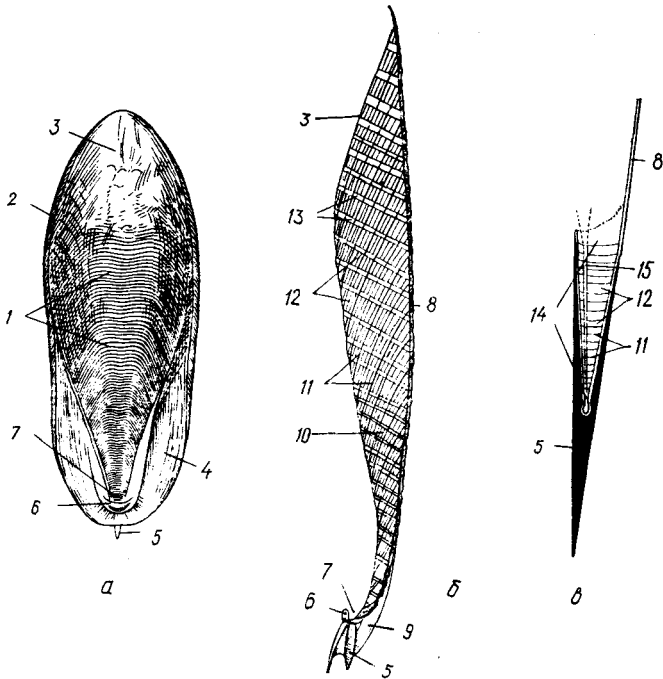


Рис. 94. Будова черепашок представників підкласу Coleoidea:

a — черепашка *Seria officinalis* з червоної сторони; *б* — її медіальний розпил; *в* — схема поздовжнього розпилу черепашки белемніта; 1 — зближені перетинки спинної сторони фрагмокона; 2 — бічний край проостракума; 3 — поверхня наймолодшої септи; 4 — задній край проостракума; 5 — роstrум; 6 — рудимент червоної стінки; 7 — сифональна ліяка; 8 — проостракум; 9 — потовщення зовнішньої конхіолінової пластинки; 10 — додаткові конхіолінові пластинки; 11 — септи; 12 — камери; 13 — опорні вапнякові стовпчики; 14 — фрагмокон; 15 — сифональна трубка

була витягнена вперед у вигляді тонкого листоподібного рогового виросту — *проостракума*. Крім того, фрагмокон був вкритий масивним вапняковим футляром у вигляді загостреного ззаду конуса — *роstrума*. Здебільшого від черепашок белемнітів залишаються саме ці кінцеві футляри, які у народі називають «чортовими пальцями».

Черепашка каракатиці, яка називається *сеніоном*, має всі ті самі основні елементи, що й черепашка белемнітів, але дуже видозмінена порівняно з нею. Проостракум представлений опуклою і широкою спинною пластинкою. До нього з

черевної сторони прилягають сильно зближені та скошені септи спинної частини фрагмокона, а черевна його частина майже повністю зникає. Проміжки між сусідніми септами відповідають камерам черепашки белемнітів; їх перетинають численні вапнякові стовпчики, перпендикулярні до площини перетинок. Отже, спинна частина фрагмокона каракатиці має вигляд товстої, пористої пластинки, а черевна його частина майже зовсім зникла, лише на задньому кінці зберігається редукована черевна стінка у вигляді невеличкої лічки, порожнина якої є задньою ділянкою сифона, що збереглася. Сифональна трубка, порівняно з такою белемнітів, коротенька, лійкоподібно розширена. Дуже редукований роstrум має форму невеличкого шипа на задньому кінці фрагмокона. Внутрішня черепашка каракатиць захищає внутрішні

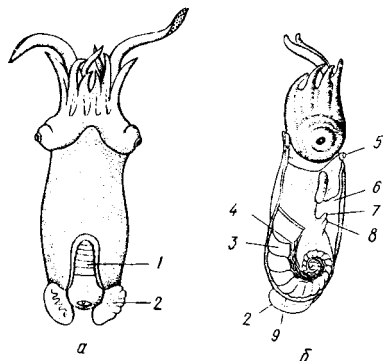


Рис. 95. *Spirula spirula* (ряд Sepiida) із спіральною багатокамерною черепашкою:

а — вигляд зі спинної сторони; б — сагтальний розріз; 1 — ділянка черепашки, вкрита мантиєю; 2 — плавець; 3 — черепашка; 4 — сифон; 5 — лійка; 6 — мантийна порожнина; 7 — анус; 8 — видільний отвір; 9 — орган світлення

органи і править за гідростатичний апарат; вона, крім того, є опорою для м'язів.

Серед сучасних колеоїдєй лише глибоководний вид *Spirula spirula* має спіральню закручену внутрішню черепашку, що складається з 25—35 камер, крізь які проходить сифон (рис. 95); вона є для спірули гідростатичним апаратом, який дає змогу їй жити на глибині 1750 м і підніматись у поверхневі шари води до 100—300 м.

У вампіроморф та кальмарів від черепашки залишається лише спинний роговий листок — *гладіус* («гладіаторський щит»). Це — вузька пероподібна, ланцетоподібна або голкоподібна рогова (але з домішкою хітину) пластинка, що лежить на спині під шкірою (рис. 96). У донних восьминогів-октоподид *гладіус* редукований до двох тонких хрящових паличок, а у вищих сепіолід та пелагічних восьминогів його зовсім немає. У більшості плавцевих восьминогів від черепашки залишається хрящова пластинка сидло- або підковоподібної форми, яка підтримує плавці.

Рудиментарна черепашка всіх колеоїдєй вільно лежить всередині замкненого епітеліального мішка, епітелій стінок якого виділяє *гладіус*.

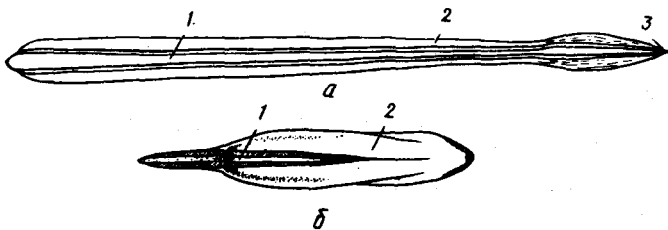


Рис. 96. Гладіус кальмарів:

a — *Todarodes pacificus*; *b* — *Loligo* sp.; 1 — стовбур; 2 — перо; 3 — кінцевий конус

Виключно своєрідну черепашку мають самиці пелагічного восьминога-аргонавта, або паперового кораблика (*Argonauta argo*). Це зовнішня, дуже тонкостінна, ніби пергаментна, спірально закручена на спину черепашка, яка не поділена на камери і ніде щільно не прилягає до тіла (рис. 97). Вона утворюється лише в самиць на 10—12-й день після народження. Її виділяє не спинна черепашкова залоза, як справжню черепашку, а епітелій однієї пари розширених спинних рук. Це вторинний утвір, що не має нічого спільного із справжніми черепашками і слугує для виношування яєць.

На відміну від інших молосків, у головоногих, крім черепашки, є ще добре розвинений внутрішній скелет, який складається з хряща, подібного за будовою до хряща хребетних. Найбільше він розвинений у *Coleoidea*. Це головна хрящова капсула, яка оточує центральну нервову систему; від неї відходять вирости, що оточують очі та статоцисти (рис. 98). Це утворення подібне до черепа хребетних. Є також опорні хрящі в основі щупалець, усередині плавців та в замикальному апараті мантиї — «кнопка». Хрящові утворення головоногих мають мезодермальне походження.

Шкіра головоногих складається з одношарового циліндричного епітелію, під яким залягає сполучна тканина. Шкірний епітелій містить багато слизових клітин. Слиз робить

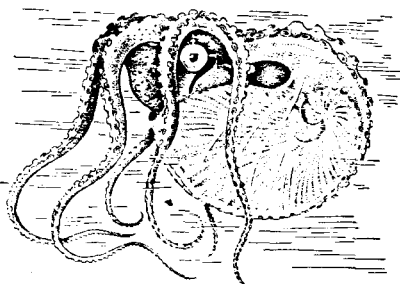


Рис. 97. Аргонавт (*Argonauta argo*, ряд *Octopoda*)

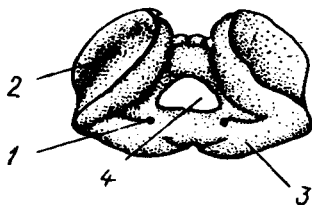


Рис. 98. Головна капсула *Octopus dofleini*:

1 — отвір для кровоносної судини; 2 — заглиблення для ока; 3 — капсула для статоциста; 4 — задній отвір капсули

тіло головоногих слизьким, що полегшує їм рух у воді. Сполучнотканинний шар містить м'язові волокна та пігментні клітини; під ним лежить зовнішня туніка.

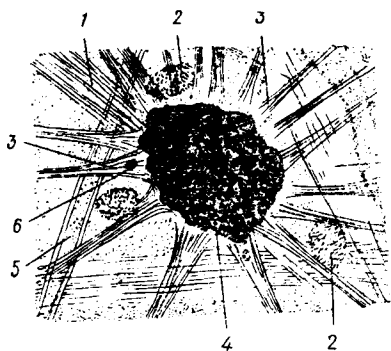


Рис. 99. Будова сполучнотканинного шару шкіри каракатиці :

1 — м'язові пучки; 2 — іридоцит; 3 — м'язові клітини хроматофора; 4 — хроматофор; 5 — шкірна кровоносна судина; 6 — ядро м'язової клітини

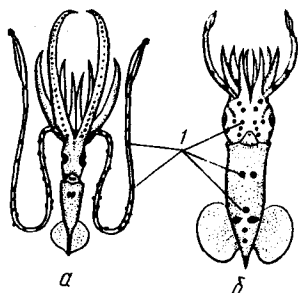


Рис. 100. Схема розташування фотофорів на тілі кальмарів:

а — Chiroteuthis calyx; б — Pterygoteuthis gemmata; 1 — фотофор

Пігментні клітини бувають двох типів: *хроматофори* та *іридоцити*. Хроматофори — клітини, що містять пігмент. Це великі зірчасті клітини, до яких прикріплюються радіально розташовані навколо них м'язові клітини; до останніх підходять нервові закінчення (рис. 99). При скороченні м'язів хроматофори розтягуються, збільшуючись у десятки разів, а при їх розслабленні вони набувають початкових розмірів. Хроматофори містять чорні, коричневі, червоно-бурі, оранжеві та жовті пігменти. Іридоцити — це сплюснені овальні клітини, в яких містяться блискучі тільця — *іридосоми*, які відбивають та заломлюють світло, розкладаючи його на різні кольори спектра. Різні співвідношення пігментного забарвлення з ефектом, який створюють іридоцити, дає незліченну різноманітність відтінків, у які може забарвлюватися головоногий моллюск.

Зміна забарвлення регулюється головним мозком, а також сіткою нервових клітин, розташованих навколо хроматофорів. Зміна забарвлення пов'язана із сигналами, які надходять від органів зору. Якщо осліпити восьминога на одне око, він втрачає здатність змінювати забарвлення відповідної сторони тіла. Каракатиці та восьминоги за допомогою хроматофорів маскуються під колір та малюнок субстрату. Це маскування використовується як для захисту, так і для підстерігання здобичі: тварина, заховавшись між придонними предметами, робиться непомітною. Крім того, різкою зміною забарвлення моллюск відлякує ворогів.

У шкірі головоногих є також особливі органи, що світяться — *фотофори*. Будова фотофорів дуже різноманітна. У найпростішому випадку це скупчення *фотоцитів*, пронизане кровоносними судинами та оточене оболонкою з вакуолізованих клітин. Такі фотофори можуть бути розкиданими по всій шкірі або зібраними в щільні групи. Бувають і значно складніші фотофори. Часто фотофор нагадує автомобільну фару напівсферичної форми. З усіх боків, крім поверхні, що світиться, він вкритий непроникним для світла пігментним шаром, а дно його, як дзеркальний рефлектор, вистелене блискучим шаром. Усередині лежить джерело світла — маса фотоцитів. Зверху «фару» прикриває прозора лінза, а поверх неї — діафрагма, яка складається з шару чорних хроматофорів. Насуваючи на лінзу діафрагму, тварина може регулювати інтенсивність свічення фотофора і навіть повністю його загасити.

Фотофори є в переважній більшості кальмарів, окремих видів каракатиць (*Sepia australis*) та восьминогів (*Octopus ornatus*, *Tremoctopus violaceus*), а також у спірулі і вампіротейтіса. У головоногих розрізняють два типи свічення: симбіотичне (бактеріальне) та власне (внутрішньоклітинне). При симбіотичному свіщенні світяться бактерії роду *Photobacterium*, які живуть у залозах, розташованих на чорнильному мішку. Ці органи є в деяких донних каракатиць та кальмарів. Бактерії можуть світитися всередині залози; крім того, слиз із бактеріями, що світяться, може викидатися через ліжку назовні.

Власне свічення зумовлене реакцією окислення люциферина атомарним киснем під дією фермента люциферази, яка проходить у цитоплазмі особливих клітин — фотоцитів. Таке свічення властиве переважно пелагічним головоногим.

Фотофори виконують різні функції. З їхньою допомогою тварини відлякують ворогів, а також упізнають одне одного. Крім того, фотофори, наприклад «ліхтарики» на кінцях довгих щупалець кальмара *Chroteuthis* (рис. 100), можуть приваблювати здобич. В океанічних кальмарів головною функцією фотофорів, які містяться на черевній стороні тіла, вважають створення вентрального протисвічення. Кальмар, який не світиться, чітко вирізняється на фоні світлого неба, якщо дивитися на нього знизу вдень; якщо він буде темно світитися, то може стати непомітним.

Мускулатура головоногих відрізняється особливо сильним розвитком (рис. 101). Уся мантия містить велику кількість м'язів, які залягають у вигляді суцільного шару. Найбільше розвинені поперечні м'язи. При скороченні вони притискують мантию до черевної стінки тулуба, сприяючи

виштовхуванню води через лійку. Дуже добре розвинені кільцеві й поздовжні м'язи рук, а також м'язи присосків. Крім описаних м'язів, які нагадують мускулатуру шкірно-м'язового мішка, є й спеціалізовані, у вигляді могутніх пучків. Це м'язи, що скорочують голову, або рухають лійку; вони віялоподібно відходять від черепашки до лійки й голови.

Головоногі дуже рухливі тварини. Вчені підраховали, що великі за розміром кальмари можуть розвивати швидкість до 40—55 км/год.

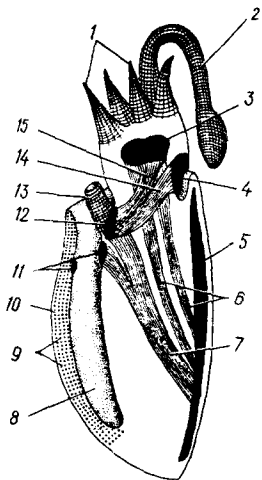


Рис. 101. Схема мускулатури каракатиці (сагітальний зріз):

1, 2 — м'язи рук та дощечкового шупальця; 3 — головна капсула; 4 — потиличний хрящ; 5 — черепашка; 6 — ретрактори голови; 7 — м'язи, що втягують лійку; 8 — мантія порожнина; 9 — перерізані поперечні м'язи мантії; 10 — товща мантії; 11 — хрящ застбки-кнопки; 12 — хрящ лійки; 13 — лійка; 14 — шийний м'яз; 15 — м'яз, що підтримує лійку

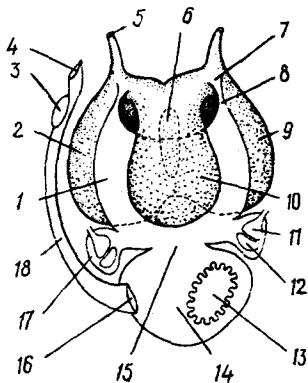


Рис. 102. Целом, видільна та статева системи самиці *Sepia officinalis* (вигляд зі спинної сторони):

1 — перикардальний відділ целома; 2 — лівий нирковий мішок; 3 — залоза яйцепроводу; 4 — статевий отвір; 5 — зовнішній отвір лівої нирки; 6 — проміжок між черевними нирковими мішками; 7 — реноперикардальний канал; 8 — реноперикардальний канал; 9 — правий нирковий мішок; 10 — спинний нирковий мішок; 11 — язброве серце; 12 — перикардальна залоза; 13 — яєчник; 14 — статевий відділ целома; 15 — сполучення перикардального та статевого відділів целома; 16 — отвір, що веде із статевого відділу целома до яйцепроводу; 17 — целомічний мішок язбрового серця; 18 — яйцепровід

Целом у головоногих, на відміну від інших моллюсків, великий: у ньому містяться внутрішні органи. Як і в інших моллюсків, він складається зі статевого та перикардального відділів, але обидва відділи сполучаються між собою протокою, яка називається *водоносним каналом*. Найбільший целом, навіть без перетяжин між двома відділами, має пелюкельний кальмар-вампір (ряд *Vampuronomorpha*). У *Nautilus* статевий целом утворює справжню порожнину тіла, в якій лежать гонада, шлунок та частина кишечника. Він переходить у сифон, який тягнеться всередині закрутки черепашки. Перикардальний целом, який містить серце, також

великий; обидва відділи сполучаються протокою. У каракатиць та кальмарів у об'ємному статевому відділі целома (рис. 102) розташовані гонада та шлунок; у меншому, перикардіальному, відділі лежать серце, зяброві серця та перикардіальні залози. У восьминогів добре розвинена паренхіма, і целом дуже редукований; серце лежить не в перикардію, а в паренхімі. Розвинена лише статеві частина целома, яка представлена порожниною гонади.

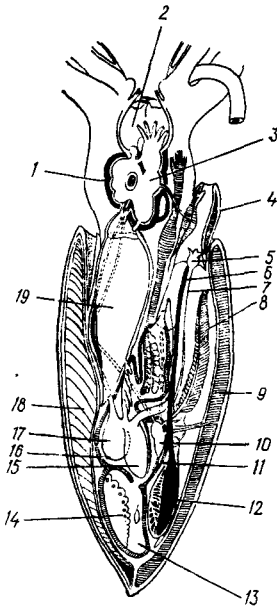


Рис. 103. Загальна схема розташування внутрішніх органів самиці каракатиці:

1 — хрящова капсула; 2 — глотка із дзьобом; 3 — мозок; 4 — лійка; 5 — анус; 6 — протока чорнильного мішка; 7 — пряма кишка; 8 — ктений; 9 — мантія; 10 — шлуночок серця; 11 — задня аорта; 12 — чорнильний мішок; 13 — статевий відділ целома; 14 — яєчник; 15 — сліпий мішок шлунка (цекум); 16 — перикардіальний відділ целома; 17 — шлунок; 18 — черепашка; 19 — травна залоза (печінка)

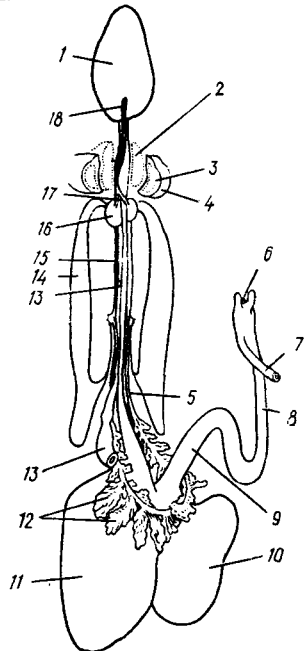


Рис. 104. Травна система каракатиці *Sepia officinalis*:

1 — глотка; 2 — розріз через нервові кільце; 3 — порожнина капсули статощаста; 4 — розрізана головна капсула; 5 — печінкова протока; 6 — анус; 7 — протока чорнильного мішка; 8 — пряма кишка; 9 — тонка кишка; 10 — сліпий мішок шлунка (цекум); 11 — шлунок; 12 — підшлункова залоза; 13 — головна аорта; 14 — печінка; 15 — стравохід; 16 — задня слинна залоза; 17 — слинна протока; 18 — загальна слинна протока

Основні функції целома головоногих — захист серця, участь у процесах виділення і сольового обміну та у виведенні статевих продуктів. Особливу функцію виконує целом кранхїд, заповнений розчином хлориду амонію (див. с. 138).

Травна система головоногих досягає високого рівня диференціації (рис. 103, 104). Рот міститься на голові в центрі

вінця рук. Він веде в мускулясту глотку, яка має пару міцних рогових щелеп (верхню та нижню), схожих на дзьоб папути (рис. 105). У глотці є язик з вузькою радулою. За допомогою щелеп молоски вбивають здобич та відривають від неї шматки; цілу здобич вони не ковтають. Зубці радули підхоплюють відкушені шматки їжі та переносять їх до глотки; у восьминогів радула використовується також

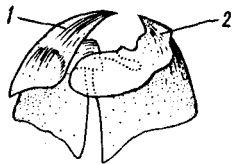


Рис. 105. Дзьоб кальмара:

1, 2 — нижня та верхня щелепи

для просвердлювання черепашок двостулкових молосків, які є складовою їхнього раціону.

У глотку впадають протоки двох пар слинних залоз. Секрет передніх залоз містить травні ферменти; задні, крім ферментів, часто виділяють отруту, яка паралізує або вбиває здобич (ракоподібних тощо). Від глотки відходить довгий стравохід — встелена кутикулою

трубка, яка проходить крізь мозок, тому головоногі змушені розкушувати їжу на дрібні шматки, а не ковтати її цілком. У наутилуса та безплавцевих восьминогів стравохід утворює бічний випин — воло, у наутилуса воло дуже велике, навіть більше за шлунок.

Стравохід відкривається в шлунок, який поділений на дві частини: *власне шлунок* та сліпий мішок шлунка — *цекум*. Власне шлунок встелений кутикулою та має мускулясті стінки. Внутрішня поверхня цекума вкрита війчастим епітелієм із великою кількістю слизових клітин. У цекум відкриваються протоки травної залози (печінки).

Печінка велика, часто складається з двох часток. Печінкові протоки оточені численними залозистими придатками, які називаються *підшлунковою залозою*. У кальмарів та каракатиць це подвійний орган, який встелений двома шарами епітелію. До травної системи належить лише внутрішній шар епітелію, а зовнішній становить частину видільної системи. Тільки у восьминогів підшлункова залоза цілком належить до травної системи. Від шлунка відходить тонка кишка, яка відкривається анальним отвором у передній частині мантийної порожнини.

До ектодермального переднього відділу травної системи належать глотка із слинними залозами та стравохід; до ентодермального середнього — шлунок із цекумом, печінка з підшлунковою залозою та кишка з чорнильним мішком. Ембріологічні дослідження показали, що ектодермальної задньої кишки в головоногих немає.

Головоногі — виключно хижі тварини, які живляться живою здобиччю, лише *Nautilus* споживає й падаль. Секрет

слинних залоз містить ферменти, які розщеплюють вуглеводи та білки. Їжа, змочена слиною, потрапляє в шлунок, куди надходять також секрети печінки, підшлункової залози та сліпого мішка з травними ферментами. Мускулатура шлунка забезпечує постійне переміщення їжі й травних соків. У шлунку відбувається початкове травлення, далі напівперетравлена їжа у вигляді емульсії надходить у цекум, а з нього по печінкових протоках — у підшлункову залозу та печінку. У цекумі завершується травлення і починається всмоктування жирів, амінокислот та вуглеводів. Але основним органом всмоктування є печінка, де всмоктується 65—95 % продуктів травлення. Підшлунковою залозою також всмоктуються вуглеводи та амінокислоти. Крім того, в ній відбувається секреція та осморегуляція.

Печінка виконує дуже різноманітні функції. Вона виробляє травні ферменти, у ній відбувається всмоктування амінокислот, вона є місцем накопичення та зберігання запасних поживних речовин (жирів та каротиноїдів), а також бере участь в екскреції.

У кишці не відбувається ні травлення, ні всмоктування; основна її функція — постачання слизу, що огортає неперетравлені рештки їжі, які викидаються назовні.

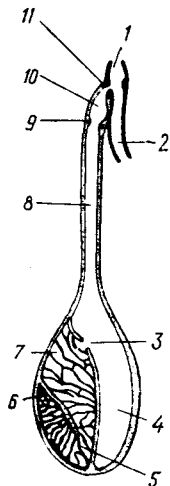


Рис. 106. Схема будови чорнильного мішка Серія:

1 — анальний отвір; 2 — пряма кишка; 3 — отвір у перетинці; 4 — резервуар; 5 — залозисті складки; 6 — зона їх утворення; 7 — залозистий відділ; 8 — протока чорнильного мішка; 9 — внутрішній сфінктер; 10 — ампула; 11 — зовнішній сфінктер

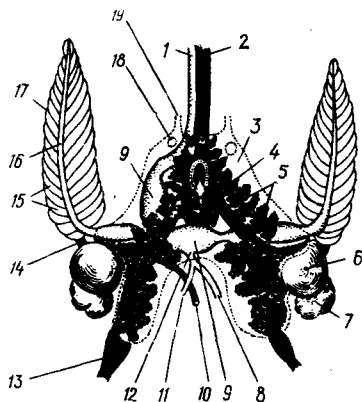


Рис. 107. Видільна, дихальна та центральна частина кровоносної системи каракатиці Серія:

1 — головна аорта; 2 — головна вена; 3 — нирковий мішок; 4 — порожниста вена; 5 — венозні придатки; 6 — язбове серце; 7 — перикардальна залоза; 8 — анальна артерія; 9 — шлуночок серця; 10 — вена чорнильного мішка; 11 — задня артерія; 12 — черевна аорта; 13 — бічна черевна вена; 14 — язброві артерії; 15 — язбові пелюстки; 16 — язброві вени; 17 — ктенидії; 18 — отвір нирок у перикардії (реноперакардіальний); 19 — зовнішній видільний отвір

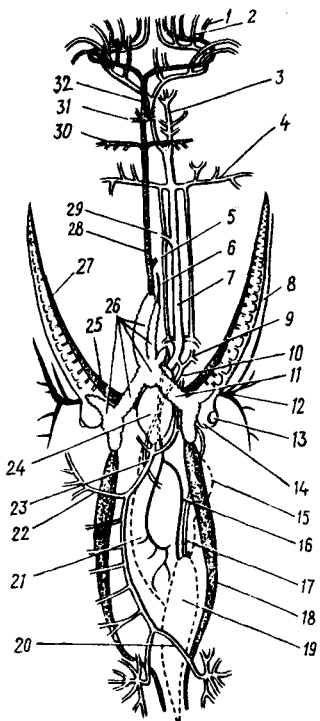


Рис. 108. Кровоносна система кальмара *Todarodes pacificus* (артерії світлі, вени темні):

1, 2 — вени та артерії рук; 3 — плоткова артерія; 4 — артерія переднього краю мантиї; 5 — печінкова вена; 6 — кишечна вена; 7 — передня аорта; 8 — зяброва артерія; 9, 10 — печінкова та шлункова артерії; 11 — порожниста артерія; 12 — мантийна вена; 13 — перикардальна залоза; 14 — зяброве серце; 15 — шлунок; 16, 17 — статеві вени та артерії; 18 — черевна вена; 19 — гонада; 20 — плавцева артерія; 21 — цекум; 22 — мантийна артерія; 23 — задня аорта; 24 — шлуночок серця; 25 — передсердя; 26 — ниркові венозні придатки; 27, 28 — зяброва та головна вени; 29 — печінкова артерія; 30, 31, 32 — вени ліжки, мозку та рук відповідно

Із кишкою пов'язаний дуже своєрідний орган головоногих — чорнильний мішок, в якому утворюється та накопичується чорна рідина. Чорнильний мішок відкривається в кишку поблизу від анального отвору (рис. 106). Він складається з двох частин. Одна з них — чорнильна залоза, клітини якої виробляють гранули пігменту меланіну. Старі клітини поступово руйнуються, їх фарба розчиняється в рідині залози, і утворюється чорнило, яке надходить у другу частину чорнильного

мішка — резервуар. При небезпечі тварина викидає через ліжку частину вмісту резервуара.

Основна функція чорнильної рідини — дезорієнтація хижака, який нападає. Викинувши рідину, яка деякий час тримається форми, що нагадує самого моллюска, моллюск бліднішає, різко змінює траєкторію руху і зникає, а хижак хапає замість нього його чорнильну копію. Чорнильна рідина подразнює очі хижака і спричиняє тимчасову паралізуючу дію на органи нюху, що перешкоджає хижаку переслідувати здобич.

Чорнильний мішок мають усі кальмари, майже всі каракатиці та більшість безплавцевих восьминогів; немає його у наутилуса, вампіроморф, плавцевих восьминогів та, як виняток, деяких каракатиць. Види, позбавлені чорнильного мішка, мешкають переважно в глибинах океану.

Пігмент головоногих — один із найбільш стійких барвників. Із чорнильних мішків каракатиць здавна виготовляли високоякісну коричневу фарбу — *сенію*.

Органи виділення головоногих дуже різноманітні та тісно пов'язані з органами кровоносної та дихальної систем (рис. 107). Власне видільна система представлена однією парою (у

наутилуса — двома парами) ниркових мішків, які є видозміненими целомодуктами перикардіального відділу целома. Кожна нирка одним кінцем відкривається в перикардій, а другим — у мантийну порожнину. Часто обидві нирки з'єднуються одна з одною поперечною перемичкою або за допомогою непарного мішка, як наприклад у каракатиць. У нирки вдаються ниркові венозні придатки — розростання великих венозних судин, які щільно прилягають до стінок нирок (рис. 108). Через ці придатки протікає венозна кров, з якої нирки вилучають екскрети.

Крім нирок, видільну функцію виконують також *перикардіальні залози*, які лежать у відокремлених ділянках перикардіального целома поряд із зябровими серцями (див. рис. 107). З крові зябрового серця речовини, що підлягають видаленню, проникають у порожнину перикардіальної залози, потім у ниркові венозні придатки, де відбувається зворотне всмоктування солей, амінокислот, цукрів та інших важливих для організму речовин. Отже, основним органом виділення є ниркові придатки; вони виконують також функцію осморегуляції. У ниркових мішках нагромаджується сеча, основним компонентом якої є аміак.

Органами дихання головоногих є ктенідії. У наутилуса їх дві пари, в решті головоногих — одна. Ктенідії розташовані в мантийній порожнині симетрично по боках тулуба. Вони двопірчасті, кожен з них складається із зябрової осі та двох рядів складчастих зябрових пелюсток (див. рис. 107). Загострені вільні кінці ктенідіїв спрямовані вперед. По обидва боки зябрових пелюсток проходять кровonosні судини — приносна та виносна. Епітелій зябрових пелюсток не має війок, і циркуляція води в мантийній порожнині викликається ритмічними скороченнями м'язів мантиї.

Кровоносна система досягає в головоногих найбільшої досконалості.

Серце складається з одного шлуночка та двох (підклас Coleoidea) або чотирьох (підклас Nautiloidea) передсердь. Від шлуночка відходять дві аорти — передня та задня (див. рис. 107, 108). Передня, або головна, аорта спрямована вперед до голови і утворює відгалуження (артерії) до переднього відділу кишечника, слинних залоз, печінки; у голові вона розгалужується, утворюючи артерії, що тягнуться вздовж щупалець. Задня, або нутрощева, аорта постачає кров'ю задній відділ кишечника, органи нутрощевого мішка, мускулатуру мантиї, статеві органи. Артерії розгалужуються, утворюючи сітку капілярів, з яких беруть початок вени.

Венозні судини розвинені так само добре, як і артеріальні. Венозна система починається венами рук, які впадають у

великий кільцевий венозний синус, що збирає венозну кров з голови та рук. Від цього синуса бере початок велика головна вена, яка прямує до нутрощового мішка і тут ділиться на дві порожнисті вени. Останні вбирають у себе ряд венозних стовбурів від нутрощів. Проходячи біля нирок, порожнисті вени та інші венозні стовбури вдаються туди гроноподібними розширеннями — нирковими придатками; вони слугують для очищення крові від екскретів (див. с. 125).

Порожністі вени впадають у зяброві серця — скоротливі мішечки, які лежать біля основи зябер. Лише в наутилуса їх немає. Зяброві серця проганяють венозну кров через судини зябер, де вона окислюється і по зябрових венах потрапляє до передсердь, а звідти — до шлуночка. Отже, уся кров, що потрапляє до шлуночка, спочатку проходить через нирки та зябра, і тому в головоногих, на відміну від інших моллюсків, серце містить лише артеріальну кров. Кровоносні судини, особливо артерії, мають мускулясті стінки і пульсують, допомагаючи трьом серцям прокачувати кров через капіляри, які особливо розвинені в кінцівках та задній частині мантиї.

Кровоносна система головоногих майже замкнена, оскільки в шкірі й м'язах артеріальні капіляри безпосередньо переходять у венозні. В інших місцях між артеріями та венами є синуси. У наутилуса капіляри є тільки в шкірі. Така досконала система кровообігу є одним з факторів, що дає змогу деяким з головоногих досягати велетенських розмірів. Тільки при наявності системи капілярів можливе існування великих тварин, бо лише за цих умов забезпечується живлення та дихання масивних органів.

Нервова система головоногих розвинена по-різному: від дуже примітивної в Nautiloidea до найскладнішої і найдосконалішої серед усіх безхребетних у Coleoidea. У наутилуса центральна нервова система складається з трьох коротких нервових дуг — нервових тяжів, які суцільно вкриті нервовими клітинами і не мають диференційованих гангліїв (рис. 109). Усі вони лежать у голові навколо стравоходу. Церебральна дуга огинає стравохід зі спинної сторони, педальна та з'ед-

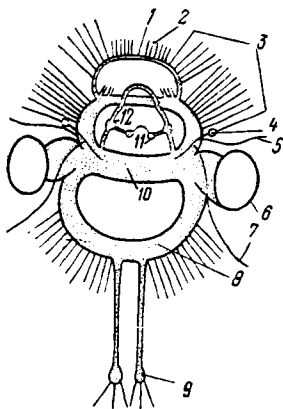


Рис. 109. Центральна нервова система Nautilus:

1 — передпедальне нерве кільце; 2, 3 — нерви відповідно пластинчастого органа та шупалець; 4 — статоцист; 5 — нерви передніх очних шупалець; 6 — око; 7 — нерви задніх очних шупалець; 8 — плевровісцеральний тяж; 9 — черевний ганглії; 10 — церебральний тяж; 11, 12 — булакний та лабіальний ганглії

нана з нею плевровісцеральна — з черевної. Від цих дуг відходять нерви.

На відміну від наутилуса, центральна нервова система вищих головоногих досягає високої складності будови (рис. 110). Вона дуже концентрована. Церебральні, плевральні, педальні, вісцеральні та парієтальні ганглії тісно згруповані навколо стравоходу й оточені хрящовою головною капсулою. Над стравоходом лежить пара церебральних гангліїв, від яких відходять дуже товсті короткі зорові нерви, що відразу ж розширюються, утворюючи величезні *оптичні ганглії*. Спереду від церебральних гангліїв розташований невеликий *букальний ганглій*, зв'язаний з церебральними конективами (у восьминогів він зливається з церебральним). Він іннервує органи глотки та слинні залози. Під стравоходом містяться педальні, плевральні, парієтальні та вісцеральні ганглії. Кожен педальний ганглій чітко поділений на два нервові вузли: *брахіальний*, або ганглій шупалець, та *інфундибулярний*, або ганглій лійки. Мозок головоногих, особливо його надстравохідна частина, має складне внутрішнє розчленування, у ньому виділяють окремі зони, які відповідають за певні типи рухових реакцій, складні форми поведінки, пам'ять тощо. Мозок головоногих за об'ємом найбільший серед безхребетних.

Водночас у головоногих за рахунок периферійного нервового плетива з'являються нові, додаткові ганглії, яких немає в інших моллюсків. Найбільшими з них є: *ганглії шупалець*, які залягають уздовж брахіальних нервових стовбурів при основі кожного шупальця; *мантіїні*, або *зірчасті*, ганглії, що іннервують мантию; *букальні* ганглії, які іннервують слинні залози та глотку. Крім того, дрібні ганглії розсіяні в товщі мускулатури рук та при основі присосків. Завдяки цьому відрізані руки головоногих зберігають здатність до досить складних та специфічних реакцій на зовнішні подразники.

У головоногих є органи внутрішньої секреції. Це *оптичні залози* (у наутилуса їх немає). Оптичні залози — маленькі округлі парні тільця, що лежать на оптичному нерві між оптичними частками та мозком. Вони складаються з секреторних та опорних клітин. Гормони оптичної залози стимулюють розвиток гонад та придаткових статевих залоз, управляють формуванням сперматофорів, визначають поведінку тварин, пов'язану з розмноженням та турботою про нащадків. Активність оптичних залоз контролюють певні центри мозку. Ці залози також беруть участь у захисті організму від чужорідних білків.

Нейросекреторні клітини є в різних місцях центральної та периферійної нервової системи. Нейрогормони виділяються

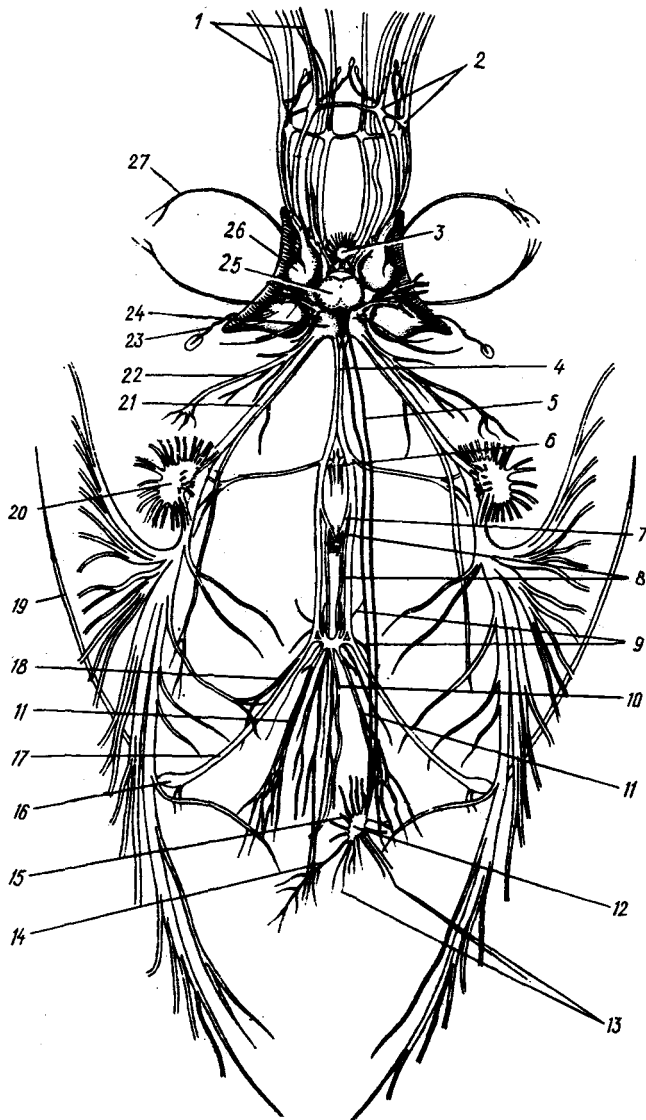


Рис. 110. Нервова система *Sepia officinalis*:

1, 2 — нерви та ганглії рук; 3 — верхній букальний ганглії; 4 — внутрішні нерви; 5 — симпатичний нерв; 6 — задній нерв головної вени; 7 — нерв чорнильного мішка; 8 — його гілки; 9 — ниркові нерви; 10 — серцевий нерв; 11 — нерв нидаментальної золози; 12 — шлунковий ганглії; 13 — шлункові нерви; 14, 15 — нерви сліпого мішка шлунка та прямої кишки; 16, 17 — зяброві ганглії та нерв; 18 — нерв статевої протоки; 19 — зябровий нерв; 20, 21 — мантіїні ганглії та нерв; 22 — нерв шийного м'яза; 23 — нюшний нерв; 24, 25 — плевральний та церебральний ганглії; 26 — оптичний ганглії; 27 — очний нерв

в кров і впливають на вегетативні функції організму (регулюють роботу серця, тиск крові тощо).

Органи чуття в головоногих розвинені дуже добре. У них є статоцисти, пара очей, позаочні фоторецептори, нюшні ямки, *субрадулярний орган*, якому приписують функцію органа смаку, а також окремі чутливі клітини на присосках рук та шкірі.

Пара статоцистів міститься в голові. Це зближені між собою пухирці, вкриті окремими хрящовими капсулами, пов'язані з головною хрящовою капсулою. Внутрішня поверхня статоциста має опуклості та горби, що вдаються в порожнину органа (рис. 111). У певних місцях горбків містяться чутливі нервові клітини. Статоліт великий, неправильної форми, він складається з органічної речовини і частково з вуглекислого кальцію. Видалення статоцистів викликає втрату молоском здатності до орієнтації в просторі.

Будова очей Nautiloidea та Coleoidea дуже розрізняється (рис. 112). Очі наутилуса побудовані за типом очного пухирця;

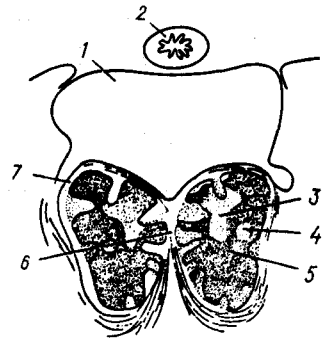


Рис. 111. Будова статоцистів *Sepia officinalis* (зріз через голову):

1 — підстравохідна частина мозку; 2 — стравохід; 3 — статоліт; 4 — горбки внутрішньої поверхні статоциста; 5 — слуховий гребінець; 6 — перегородка між статоцистами; 7 — капсула статоциста

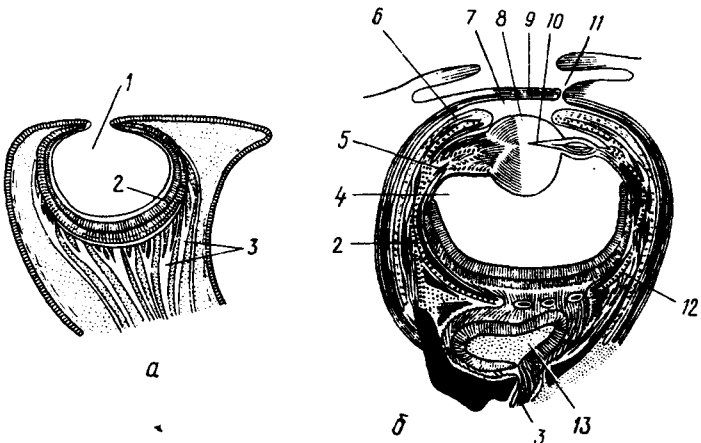


Рис. 112. Очі головоногих:

а, б — розріз ока *Nautilus* та *Sepia officinalis*; 1 — порожнина очної ямки, яка сполучається із зовнішнім середовищем; 2 — сітківка; 3 — зоровий нерв; 4 — склоподібне тіло; 5 — війковий м'яз; 6 — райдужка; 7 — передня камера ока; 8 — кришталик; 9 — роутка; 10 — ептеліальне тіло; 11 — зовнішній отвір камери ока; 12 — склера (хрящова оболонка); 13 — оптичний ганглії

такі очі є у багатьох безхребетних (деяких медуз, кільчаків, двостулкових та черевоногих молосків).

Очі Coleoidea відрізняються складністю та досконалістю будови і нагадують очі хребетних. Вони досягають великих розмірів, займаючи у деяких видів більшу частину голови. Зовні око оточене хрящовою капсулою. Основу ока складає очний пухир. Його дно та бічні стінки утворюють сітківку, або ретину. Зовнішня стінка щільно прилягає до покривів, утворюючи внутрішнє епітеліальне тіло, а прилеглий до неї покривний епітелій утворює зовнішнє епітеліальне тіло. Епітеліальне тіло виділяє кришталік, причому зовнішнє тіло виділяє зовнішню його половину, а внутрішнє — внутрішню. Порожнина пухиря заповнена склоподібним тілом. Над передньою стінкою очного пухиря наростає кільцеподібна складка шкіри у вигляді купола — райдужка; її краї не змикаються в центрі, залишаючи отвір над кришталіком — зіницю. Над райдужкою утворюється друга, зовнішня складка шкіри, яка покриває зрачок та кришталік і перетворюється на передню прозору стінку ока — рогівку. Проте у більшості головоногих вона не повністю змикається над оком, зберігаючи маленький ексцентричний отвір, через який передня камера ока сполучається із зовнішнім середовищем. Крім того, у каракатиць та деяких восьминогів рогівку прикривають ще шкірні повіки. Сітківка ока складається з дуже довгих (іноді до 0,5 мм) клітин. Зорові клітини правильно чергуються з опорними, які містять темний пігмент. Сукупність нервових відростків, що відходять від зорових клітин, утворює товстий зоровий нерв, який веде в дуже великий зоровий ганглій. Велика кількість зорових клітин сітківки (у кальмара *Loligo* близько 165 тис.) свідчить про досконалість зору.

Очі головоногих здатні до акомодациї, яка здійснюється не зміною кривизни кришталіка (як у людини), а його наближенням або віддаленням від сітківки; для цього служить особливий війковий м'яз, прикріплений до екватора кришталіка. Крім того, у райдужці є м'язи, які розширюють або звужують зіницю залежно від інтенсивності освітлення.

Позаочні фоторецептори — загадкові органи головоногих. Вони є в усіх головоногих, крім наутилуса. Це скупчення пухирців, які містять світлочутливі клітини та пов'язані з нервовою системою. Вони можуть бути розташовані в різних частинах тіла. Наприклад, у восьминогів вони містяться на задній стороні зірчастого ганглію, у каракатиць — в голові на оптичних нервах, а в кальмара-вампіра — у м'язах спинної сторони мантії. Вважають, що вони сприймають світло, яке проходить крізь стінку тіла, і дають тварині уявлення про

рівень освітлення в оточуючому середовищі; залежно від його інтенсивності головногі регулюють силу власного свічення. Можливо, що за допомогою цих органів головногі сприймають біоломінісценцію інших тварин. Крім того, головногі сприймають світло також за допомогою численних світлочутливих клітин, розсіяних у їхній шкірі.

Хеморецепторів у головногих є кілька типів. Органи нюху — це пара нюшних папіл (у кальмарів, каракатиць та пелагічних восьминогів) або нюшних ямок (у донних восьминогів), які містяться по боках голови між очима та мантійним отвором. У наутилуса органами нюху є *ринофори* — пара невеличких конічних горбків з вузькою порою, які містяться під очима.

Смакові рецептори розташовані переважно на обідках присосків рук та на губі. Це різноманітні війчасті рецепторні клітини. Кількість їх величезна: до кількох сотень на 1 мм². Головногі мають дуже тонкий смак; їх чутливість до деяких хімічних речовин на 2—3 порядки вища, ніж у людини. На присосках містяться також численні механорецептори, особливо дотичні, які реагують на стиснення, розтягання та згинання. Тісна близькість смакових та дотичних рецепторів дає підставу говорити про наявність у головногих особливого хемотактильного — «смакодотичного» — чуття. Особливо воно характерне для донних та глибоководних видів. У донних восьминогів добре розвинена хемотактильна пам'ять, у тому числі здатність знаходити дорогу до своєї домівки. Крім того, у порожнині глотки є так званий субрадулярний орган, який містить чутливі клітини і якому приписують функцію органа смаку. У наутилуса органами дотику й смаку є щупальця; на відміну від інших головногих наутилус має пару осфрадіїв, які лежать в мантійній порожнині і використовуються для визначення хімічних властивостей води, що надходить до неї.

У головногих є безліч внутрішніх та зовнішніх пропріоцепторів у шкірі, м'язах, товщі тканин присосків, поверхні зябер тощо. Вони надають тварині інформацію про відносне положення частин її тіла, роботу мускулатури.

Головногим притаманні складні форми поведінки. Передусім вони виявляються в реакціях при нападі на здобич та втечі від ворогів. Не менш складна поведінка супроводить запліднення, відкладання та охорону (у восьминогів) самицями яєць. Головногі, особливо донні восьминоги та каракатиці, мають пам'ять, досить легко навчаються. З іншого боку, наутилусам, пелагічним восьминогам та глибоководним океанічним кальмарам ці здібності притаманні значно меншою мірою.

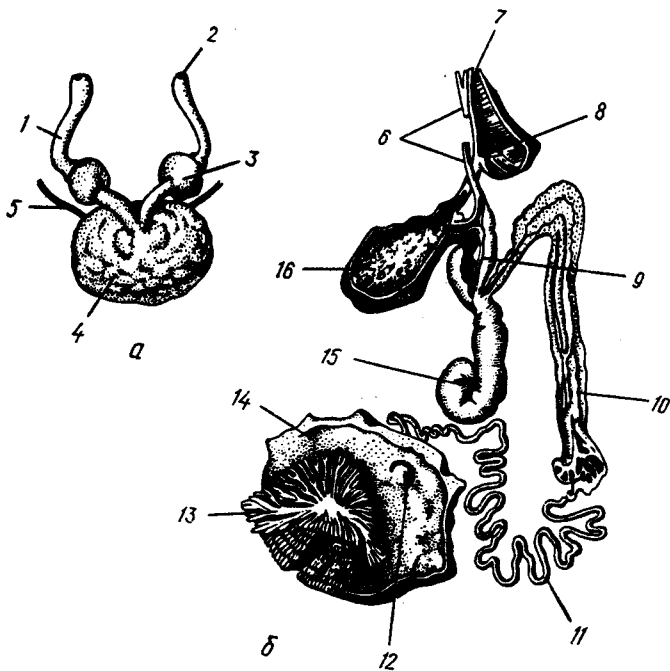


Рис. 113. Статевая система восьминога *Octopus dofleini*:

a — жіноча; *б* — чоловіча; 1 — яйцепровід; 2 — жіночий статевий отвір; 3 — яйцепровідна залоза; 4 — яєчник (у целомічному мішку); 5 — зв'язка, яка підтримує яєчник; 6 — перерізаний м'яз; 7 — чоловічий статевий отвір; 8 — розширення статевого каналу; 9 — з'єднання сім'яного пухирця і простатичної залози зі сперматофорним мішечком; 10 — сім'яний пухирець; 11 — сім'япровід; 12 — отвір сім'япроводу; 13 — сім'яник (всередині целомічного мішка); 14 — стінки целомічного мішка; 15 — простатична залоза; 16 — сперматофорний мішок

Усі головоногі роздільностатеві тварини з чітко вираженим статевим диморфізмом. Самці відрізняються від самиць тим, що одне з їх щупалець перетворене на копулятивний орган (*гектокотильоване щупальце*). У деяких головоногих, наприклад у *Argonauta*, самець набагато менший за самицю.

Статеві залози непарні і містяться в статевій ділянці целома, у задній частині тіла. Статеві клітини потрапляють до порожнини целома, а звідти виходять через вивідні протоки. У *Nautilus*, вампіроморф та плавцевих восьминогів статеві протоки парні, в інших головоногих зберігається здебільшого лише ліва протока (рис. 113). Крім того, незалежно від статевого отвору, але поблизу від нього в мантийну порожнину відкриваються вивідні канали двох парних та однієї непарної *нідаментальних залоз*, секрет яких утворює зовнішні оболонки яєць. У багатьох головоногих є *сім'яприймачі* — пара ямок, які містяться на ротовому конусі.

Рис. 114. Сперматофор *Octopus dofleini*

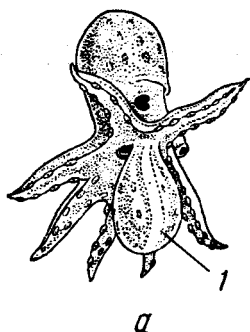
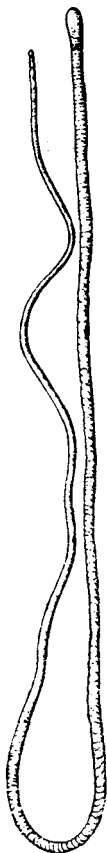


Рис. 115. Дві стадії розвитку гектокотила *Argonauta argo*:
a — самець зі сперматофорним мішком (1); *b* — зі сформованим гектокотилем (2)

Чоловіча статева протока здебільшого непарна і має складнішу будову. Сім'япровід відкривається в статевий целом лійкою; на початку він утворює розширення — *сперматофорний орган*, який має складну будову. До його складу входять залозистий сім'яний пухирець, простатична залоза, сліпий мішок та інші утвори. Далі сім'япровід продовжується широким сперматофорним мішком, який переходить у копулятивний орган (пеніс), що закінчується статевим отвором.

Запліднення самиць відбувається за допомогою сперматофорів. Стінки сім'яного пухирця та простатичної залози виділяють речовину, яка оточує сперму, утворюючи сперматофор складної будови (рис. 114). Він має видовжену форму, його стінки складаються з хітиноїдної речовини. Сперматофори накопичуються в сперматофорному мішку. Вони мають особливі пристосування для своєчасного звільнення сперми, яка в них знаходиться. Під дією морської води зрілі сперматофори лопаються і викидають сперму, яка міститься в них.

Роль копулятивного органа виконує одна із рук самця, яка більш-менш відрізняється від інших і називається *гектокотилем* (рис. 115). Цією рукою самець підхоплює сперматофори, які виходять через лійку назовні, і переносить їх у мантийну порожнину самиці (у восьминогів) або прикріплює до сім'яприймачів самиці, які містяться на її ротовому конусі (у *Nautilus*, *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo* та деяких інших кальмарів).

Надзвичайне пристосування до запліднення є в дрібних пелагічних восьминогів — аргонавтів, тремоктопусів, оцитое. Дуже великий гектокотиль у самців розвивається в особливому шкірястому мішку, де він спочатку згорнутий у спіраль. Коли щупальце повністю сформувалося, мішок розривається, і воно розправляється (рис. 115), а його порожнина заповнюється сперматофорами. Щупальце відривається від тіла самця і відпливає на пошуки самиці свого виду. Знайшовши самицю, гектокотиль заповзає в її мантийну порожнину. Там сперматофори, які він приносить, лопаються, і сперматозоїди запліднюють яйця. Втрачений гектокотиль згодом регенерує.

Спочатку дослідники, знаходячи гектокотилі в мантийній порожнині самиць, вважали їх паразитами, і Кюв'є дав їм родову назву *Nectocotilus*.

Запліднення яєць проходить здебільшого під час їх відкладання або в мантийній порожнині самиці, або коли вони викидаються через лійку та проходять повз рот, де містяться сім'яприймачі зі спермою. Лише в аргонавтів яйця запліднюються ще в яйцепроводі. У деяких видів, наприклад восьминога *Ocythoe*, яйця затримуються в яйцепроводі до виходу з них молоді, тобто має місце живородіння. Здебільшого ж яйця, оточені оболонками, виводяться назовні і прикріплюються поодинокі чи групами до різних підводних предметів або містяться всередині драглистих мішків, які вільно плавають у воді.

Яйця головоногих великі і містять багато жовтка. Через це ембріональний розвиток головоногих набуває особливостей, які відрізняють його від розвитку інших молосків. Сліди спірального дробіння яйця зникають, і воно стає *дискоїдальним*.

Жовток заповнює майже все яйце, лише на анімальному полюсі лежить дископодібне потовщення цитоплазми, яке містить ядро. Дробіння охоплює лише анімальний полюс: тут утворюється спочатку одношаровий, а пізніше двошаровий зародковий диск (рис. 116, *а*). Для переробки жовтка виникає особливий провізорний орган — *жовтковий мішок*, стінки якого складаються з ектодерми та жовткової ентодерми з кровоносними лакунами та м'язовими елементами між ними. Поживні речовини із жовткового мішка транспортуються до зародка.

З двошарового зародкового диска формується тіло зародка. На його анімальному полюсі з'являється ектодермальне потовщення з невеличким впинанням посередині — зачатком черепашкової залози; край цього потовщення стає мантиєю. Пізніше у всіх колеоїдей черепашкова залоза перетво-

рюється на замкнений мішечок, який зовні огортає мантия. Так виникає внутрішня черепашка, а в *Argonauta* черепашкова залоза зовсім зникає. На спинній стороні зародка утворюються зачатки очей у вигляді потовщення ектодерми, а між ними — рот. На черевній стороні закладаються зябра, зачаток лійки, статоцисти, а на межі власне зародка і жовткового мішка — руки. Зародок розташований так, що головним кінцем він обернений до жовткового мішка і ніби охоплює його зачатками рук (рис. 116, б, в). Пізніше зародок збільшується, а жовтковий мішок зменшується і втягується всередину зародка.

З яйцевих оболонок виходить маленький, майже повністю сформований моллюск (*Octopus*, *Nautilus*, *Sepia*). Проте у багатьох видів молодь суттєво відрізняється від дорослих моллюсків формою тіла та наявністю личинкових органів, яких немає в дорослих, тому таких молодих особин називають личинками. Іноді личинок вже відомих видів описували як самостійні види або навіть роди. Наприклад, личинки кальмарів родини хіротейтид (*доратопсис*) мають дуже довгу шию та «морду», личинки кальмарів родини кранхїд — стебельчасті очі, а личинки пекельного вампіра — дві пари плавців, тоді як дорослі — одну пару (див. рис. 119). Часто личинки ведуть планктонний спосіб життя і трапляються на менших глибинах, ніж дорослі.

Головоногі мають високорозвинену здатність до регенерації пошкоджених або втрачених частин тіла. Рани на їх тілі заживають дуже швидко. Втрачені (наприклад, відкушені хижаком) руки та щупальця швидко повністю відновлюються. У багатьох видів океанічних кальмарів та восьминогів спостерігається автотомія — довільне відкидання кінцівок. Здебільшого це відбувається при небезпеці. У аргонавтів та деяких інших груп гектокотилізоване щупальце із сперматофором відривається та заповзає у мантийну порожнину самиці.

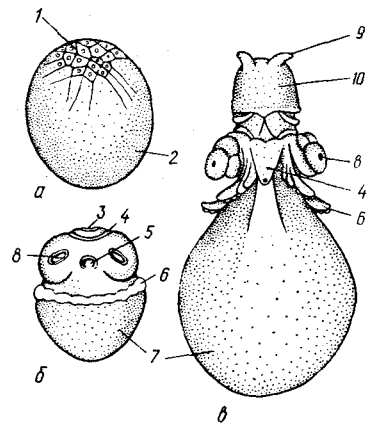


Рис. 116. Ембріональний розвиток кальмара *Loligo vulgaris*:

а — дробіння яйцеклітини; б — утворення зачатків органів; в — завершення формування моллюска; 1 — зародковий диск; 2 — жовток; 3 — черепашкова залоза; 4 — зачаток лійки; 5 — рот; 6 — зачатки рук; 7 — жовтковий мішок; 8, 9 — зачатки очей та плавців; 10 — мантия

Способи руху головоногих дуже різноманітні, відповідно різні й біологічні механізми, що забезпечують той чи інший рух. Найдосконалішим є *реактивний рух*, який забезпечується роботою мантії та лійки. Мантійна порожнина головоногих дуже велика. У кальмарів її об'єм становить біля половини об'єму тіла. Набираючи в неї воду через мантійну щілину, молоск із силою виштовхує її потім через лійку. Щоб вода при цьому не протікала назад через щілину, він герметично замикає її за допомогою застібок-«кнопок», про які вже згадувалося.

Коли молоск скорочує мускулатуру черевної стінки мантії, сильний струмінь води викидається з лійки; реактивна сила, яка виникає при цьому, штовхає тіло тварини в протилежний бік. Реактивні поштовхи повторюються з великою частотою, що забезпечує високу швидкість руху.

Лійка в нормальному положенні напрямлена отвором уперед, отже, при реактивному русі молоск рухається вперед заднім кінцем. Проте мускулатура лійки дає змогу їй повертатися отвором у різні боки, навіть на 180°, спрямовуючи його назад, що забезпечує тварині можливість рухатись у різних напрямках, у тому числі й головою вперед.

Деякі невеликі за розмірами кальмари розвивають таку швидкість, що можуть вистрибувати з води і пролітати над поверхнею моря по 50—60 м. Часто вони залітають на верхні палуби океанських лайнерів, які знаходяться на висоті 5—8 м над рівнем моря. Планеруючий політ підтримується за допомогою широких плавців. У такий спосіб кальмари рятуються від хижих риб та дельфінів у поверхневих шарах води.

Своєрідну будову має реактивний двигун наутилуса. Його мантія майже позбавлена м'язів, і функцію емкості, в яку набирається вода, виконує не мантійна порожнина, а велика, добре розвинена лійка. Вона складається з двох трикутних м'язистих лопатей, які при русі згортаються в трубку, налягаючи одна на одну. При скороченні мускулястих стінок із лійки викидається струмінь води, який створює реактивний рух.

Реактивний рух створюється не тільки роботою комплексу мантія—лійка, але й руками. У деяких головоногих, особливо глибоководних пелагічних восьминогів, усі руки з'єднані шкірною перетинкою, яка утворює «парасольку». Її краї розростаються так широко, що досягають кінчиків рук. Парасолька восьминогів нагадує дзвін медуз, і діє вона за тим же принципом: при розкритті дзвона вода заповнює простір між руками, а при його скороченні виштовхується назовні, і тварина рухається в протилежний бік (заднім кінцем уперед). Порівняно з реактивним двигуном кальмарів та каракатиць

цей механізм менш досконалий і не дає змогу восьминогам швидко рухатись.

Реактивний рух — не єдиний спосіб пересування головоногих. Вони плавають також за допомогою плавців, які є в кальмарів, каракатиць, вампіроморф та плаваючих восьминогів. Решта восьминогів живе постійно на дні і плавців не має. Плавці забезпечують повільне плавання та ширяння тварин у воді. Взагалі, нектонні кальмари та каракатиці мають щільне мускулясте тіло, яке важче за воду, і щоб не потонути, вони повинні весь час рухатися.

Основним способом руху донних восьминогів є повзання по дну за допомогою рук. Вони навіть можуть крокувати по дну, спираючись на кінчики рук.

Поряд із активно-рухливими тваринами серед головоногих є також планктонні організми. Одні з них мають драглисте тіло і більше схожі на медуз, ніж на головоногих; інші мають тонку, майже прозору мантию, позбавлену м'язів. Ці тварини живуть, як правило, на глибині 100 і більше метрів і ширяють у воді. Вони мають нейтральну плавучість, тобто їхня питома маса наближається до питомої маси води.

У головоногих існує два способи досягнення нейтральної плавучості: за допомогою черепашки, камери якої можуть заповнюватися газом (*Nautilus*, *Sepia*, *Spirula*), та шляхом зменшення питомої маси тканин тіла (глибоководні кальмари та деякі інші). Перший механізм нейтральної плавучості дуже ефективно діє у наутилуса. Як уже зазначалося, камери його черепашки пронизує сифон — відросток нутрощевого мішка, в який заходять цілом та кровоносні судини. Стінка сифона — напівпроникна мембрана, яка пропускає лише одновалентні іони та газу.

У положенні нейтральної плавучості камери черепашки або повністю заповнені газом, або води в них дуже мало. Якщо необхідно зануритися на глибину, тобто загрузити черепашку, у камери додається вода з крові, а для того, щоб сплисти, з води вилучаються іони Na^+ та Cl^- , вода опріснюється, і черепашка полегшується. Отже, сифон — це спеціалізований орган для регуляції плавучості.

У планктонних кальмарів нейтральна плавучість досягається іншим способом. Здебільшого в товщі тканин їх мантиї, голови та рук містяться численні мікроскопічні вакуолі, заповнені розчином хлориду амонію (NH_4Cl). Утворюється губчаста тканина, яка замінює собою мускульну. Розчин хлориду амонію ізотонічний щодо морської води, тому питома маса планктонних кальмарів наближається до питомої маси води. Таких кальмарів називають аміачними; до них належать переважно глибоководні види. Найдосконаліше

приспосовування такого типу мають океанічні кальмари родини *Sepchiidae* — «кальмари-батискафи». У них розчин хлориду амонію заповнює целом, його об'єм може досягати $\frac{2}{3}$ об'єму мантийної порожнини.

З відомих 25 родин кальмарів нейтральна плавучість властива представникам 12 родин. Ам'ячні кальмари — переважно дрібні тварини, але серед них є й крупні, наприклад велетенські кальмари *Architeuthis* та *Mesonychoteuthis*.

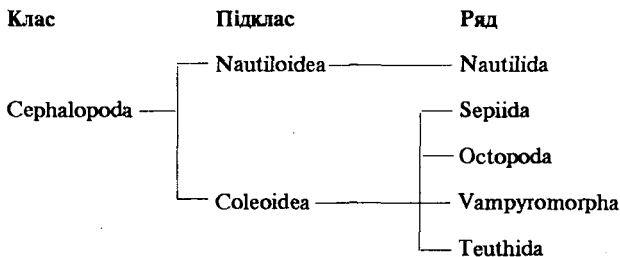
Головоногі відіграють дуже важливу роль у житті океану. Будучи хижаками, вони поїдають величезну кількість ракоподібних, моллюсків, риб та інших організмів і, у свою чергу, сами є їжею для багатьох морських хребетних — риб, птахів, ластиногих та китів.

Людина здавна використовувала головоногих в їжу, а в останні десятиріччя промисел головоногих різко посилюється, що пов'язано з виснаженням рибних ресурсів та необхідністю пошуків додаткових джерел білкової їжі. За поживними якостями головоногі перевершують інших моллюсків та навіть деяких риб. В Японії це один із найпопулярніших продуктів харчування. У наш час існує промисловий вилов близько 30 видів головоногих. Це передусім кальмари омастрефіди, лолігініди, деякі каракатиці та звичайні восьминоги. Із гарних черепашок наutilusів роблять прикраси; з чорнильної рідини сепій виготовляють фарбу та чорнило.

Головоногих використовують також у медицині та парфюмерії. Новітніми дослідженнями доведено, що головоногі є джерелом важливих та перспективних біологічно активних препаратів (протишокових, обезболюючих, антипаразитарних речовин, сильнотоксичних токсинів тощо).

Головоногі викликають інтерес вчених як модельні об'єкти досліджень: для нейрофізіологів кальмари — один із важливих об'єктів для дослідження проведення нервових імпульсів; психологи цікавляться головоногими як безхребетними з високорозвиненою психікою («примати моря»).

Сучасні *Cephalopoda* поділяються на два підкласи: Наутилоїдеї (*Nautiloidea*) та Колеоїдеї (*Coleoidea*).



ПІДКЛАС НАУТИЛОДЕЇ (NAUTILOIDEA)

Наутилоїдеї — це найбільш примітивна та стародавня група головоногих, для якої характерні наявність зовнішньої багатокамерної черепашки, двох пар зябер, чотирьох передсердь, чотирьох нирок та великої кількості рук. Нервова система у вигляді дуг, не ганглізована, очі дуже примітивної будови.

У сучасній фауні головоногих цей підклас представлений лише одним рядом Наутилуси (Nautilida) з кількома видами, хоча відомо багато рядів та видів вимерлих наутилоїдей (див. далі).

Ряд Наутилуси, або Перлисті кораблики (Nautilida). До цього ряду належить єдиний сучасний рід *Nautilus* з шістьма видами. Найбільш відомий *Nautilus pompilius* (див. рис. 90, а). Наутилуси мешкають у теплих морях біля берегів Філіппінських островів, Нової Гвінеї, Австралії, Індонезії та в Бенгальській затоці.

Черепашка в них має розмір 20—25 см у діаметрі, спіралью закручена і поділена поперечними перетинками на ряд камер. Тіло тварини міститься в останній, найбільшій, камері, інші заповнені газом та частково водою і слугують молоску гідростатичним апаратом (див. с. 137). Зовнішня поверхня черепашки — білого кольору, з рудими поперечними смугами, внутрішня вистелена перламутром. Велика голова зверху прикрита масивною лопаттю — *каптуром* (капюшоном), який при небезпеці закриває вустя черепашки.

Навколо рота містяться численні (близько 90) руки, зібрані у два віночки — зовнішній та внутрішній. Вони не мають присосків, їх дистальні кінці можуть втягуватися в розширені основні частини. Лійка складається з двох лопатей, які згорнуті в трубку. Рот має пару рогових щелеп, якими молоск може роздрібнювати тверду їжу, в глотці є радула. У мантийній порожнині є пара осфрадіїв. Чорнильної залози немає.

Наутилуси — повільні тварини; вони тримаються переважно в товщі води, занурюючись на глибину до 500—700 м, але можуть спливати і в поверхневі шари. Полують наутилуси вночі на невеличких раків та іншу не дуже рухливу здобич, але не гребують і падаллю. Для розмноження вони виходять на мілководдя коралових островів, де самиці відкладають дуже великі (до 4 см) яйця, прикріплюючи їх поодиноці до підводних предметів. З яєць вилуплюються дрібні наутилуси з добре розвиненою черепашкою, яка вже має кілька камер. Росте черепашка по вільному краю, утворюючи нові камери, в які поступово переміщується тіло молоска.

ПІДКЛАС КОЛЕОІДЕЇ (COLEOIDEA)

До цього підкласу належить переважна більшість сучасних головоногих. Колеоїдеї поширені в усіх морях і океанах з повною солоністю. Вони мають внутрішню рудиментарну черепашку; у деяких восьминогів її зовсім немає. Кінцівок вісім або десять, вони розташовані навколо рота одним колом і мають присоски. У самців багатьох видів одна або дві руки перетворюються на гектокотиль. Лійка має вигляд замкнутої трубки.

Колеоїдеї мають одну пару зябер, два передсердя, два зябрових серця, дві нирки, чорнильний мішок, концентровану нервову систему, складний мозок, оточений хрящовим черепом. Очі складної будови, що нагадують очі хребетних. Осфрадіїв немає.

Підклас Coleoidea включає чотири ряди: Каракатиці (Sepiida), Восьминоги (Octopoda), Вампіроморфи (Vampyromorpha) та Кальмари (Teuthida).

Ряд Каракатиці (Sepiida). Тіло каракатиць здебільшого широке, сплющене. На голові у каракатиць є десять кінцівок, з яких вісім рук та два щупальця (див. рис. 90, б), що можуть втягуватись у спеціальні сумки біля їх основи. Присоски на руках та щупальцях стебельчасті, на них ніколи не буває гачків. Плавці у вигляді вузької смужки, або широкі овальні, тягнуться вздовж усієї мантиї або розташовані по боках тіла. Черепашка (сепіон) внутрішня, у вигляді вапнякової пластини, вапнякової спіралі (у спірули) або тонкої рогової пластинки чи зовсім відсутня. Цей ряд поділяється на два підряди: Спірули (Spirulina) та Каракатиці (Sepiina).

Підряд Spirulina включає єдиний вид *Spirula spirula*, який відрізняється від інших сучасних головоногих тим, що має спіральну закручену внутрішню черепашку, яка лежить у задній половині мантиї (див. рис. 95). Це — маленька тварина з мантиєю завдовжки до 4,5 см. Спірула поширена в тропічних водах усіх океанів; вона живе біля дна на глибинах 500—1000 м, вночі підіймаючись до 100—300 м. На задньому кінці тіла між маленькими плавцями спірула має фотофор, який може закритись, як повікою, шкірною складкою.

Типові представники підряду Sepiina належать до родини Справжніх каракатиць (Sepiidae). Більше 100 видів каракатиць населяють мілководдя тропічних та субтропічних морів Старого Світу. Біля берегів Америки каракатиць немає.

Каракатиці живуть на літоралі, рідше — субліторалі: на пісках, мулі, черепашнику, серед морських трав та коралів, зрідка на каміннях та скелях. Постійних схованок у них

немає. Вдень вони нерухомо лежать на дні, замаскувавшись або закидавши спинну сторону ґрунтом, вночі полоють на креветок, крабів, інших головоногих, рибу. Органів свічення вони не мають.

Найбільш відома звичайна сепія (*Sepia officinalis*) (див. рис. 90, б), яка живе в Середземному морі. Трапляються досить крупні каракатиці, наприклад одна з найчисленніших каракатиць північної частини Індійського океану — сепія фараона (*S. pharaonis*) досягає довжини 40 см і маси до 5 кг; проте найбільшою вважають ширококоруку сепію (*S. latimanus*), яка мешкає в західній частині Тихого океану. Довжина її мантиї сягає 60 см, загальна довжина тіла 1,5 м, маса 10 кг.

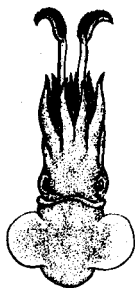
Крім справжніх каракатиць, до ряду Sepiida належать ще кілька родин. Три з них — Sepiolidae, Sepiadariidae та Idiosepiidae — відрізняються від справжніх каракатиць тим, що не мають вапнякової черепашки; у деяких, наприклад *Rossia* (родина Sepiolidae), замість неї є хітиноїдна пір'їнка, а більшість не має ніяких залишків черепашки. Це дрібні тварини, які досягають кількох сантиметрів у довжину, мають велику голову та коротке округле тіло з великими опуклими напівкруглими плавцями (рис. 117): На чорнильному мішку в багатьох видів є органи свічення.

Ряд Кальмари (Teuthida). Цей ряд об'єднує найбільших, найрухливіших та найхижіших головоногих. Кальмари поширені в усіх морях нашої планети з повною солоністю — від холодних полярних вод до тропічних коралових лагун, від поверхні до абісальних глибин.

Вони мають переважно циліндричне або конічне тіло (див. рис. 90, в) з парою стрілоподібних або ромбічних плавців, з 10 кінцівками, з яких вісім рук та пара щупалець, озброєних хітиновими кільцями, іноді з гачками. Щупальця не втягуються. Рудимент черепашки представлений гладіусом перо- або стрілоподібної форми.

Ряд Кальмари поділяється на два підряди: Неритичні кальмари (*Myopsida*) та Океанічні кальмари (*Oegopsida*).

Неритичні кальмари, або закритоокі, відрізняються від океанічних, відкритооких, будовою ока. Передня камера ока цілком затягнута прозорою рогівкою та пов'язана із зовнішнім середовищем лише крихітним отвором — слізною



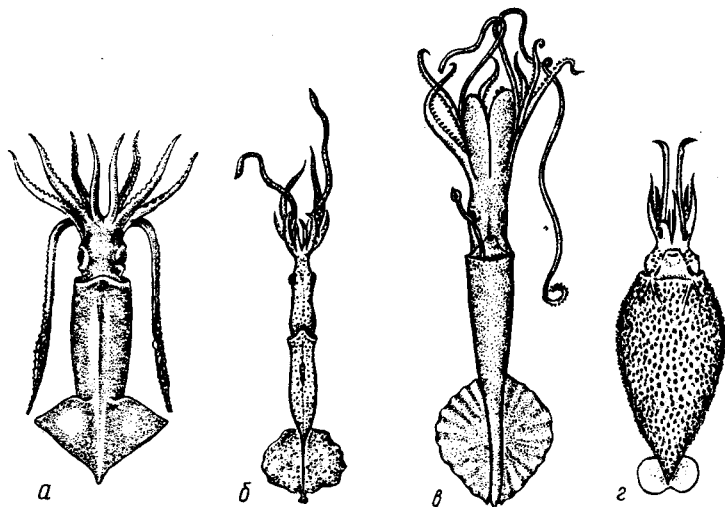


Рис. 118. Ряд Teuthida:

a — *Todarodes* (родина Ommastrephidae); *б* — молода особина велетенського кальмара *Architeuthis dux* (родина Architeuthidae); *в* — *Chiropsis mega* (родина Chiroteuthidae); *г* — *Cranchia scabra* (родина Cranchiidae)

порою. Мантия в них завжди мускуляста, присоски на кінцівках ніколи не перетворюються на гачки; завжди є щупальця. Фотофорів майже не буває або вони малочисленні та простої будови.

Неритичні кальмари поширені в теплих та помірних водах і їх немає в арктичних районах (неритичний означає мілководний). Вони мешкають у водах шельфа (частина підводної околиці материків, що прилягає до берегів) і рідко опускаються глибше 500 метрів. Найбільш поширені представники родини Loliginidae, які населяють прибережні води помірних та теплих зон океану. Лолігініди тримаються біля дна, але можуть підніматись у товщу води та поверхневі шари. Більшість з них утворюють зграї. Це досить активні тварини, весь час знаходяться в русі, плавають за допомогою плавців та лійки. Живляться дрібною зграйною рибою, креветками, мізидами, еуфаузідами, кальмарами. Полюють вони переважно вночі. На дно опускаються лише для відкладання яєць. Часто мігрують на великі відстані. Найбільш відомий вид — *Loligo vulgaris* (див. рис. 90, *в*).

Океанічні кальмари — мешканці відкритих морських просторів. Вони належать до найшвидкісніших плавців. Рятуючись від ворогів, вони можуть вистрибувати з води і проноситись над хвилями десятки метрів. Найбільш типовими й поширеними є кальмари родини Ommastrephidae,

наприклад рід *Teutherodes* (рис. 118, *a*). Океанічні кальмари все життя проводять у відкритому океані, здійснюючи вертикальні міграції: вдень занурюються на велику глибину (до 1000 м), а вночі піднімаються на поверхню, де активно полюють. Більшість з них мають фотофори. Океанічні кальмари здійснюють також сезонні міграції, долаючи великі відстані.

Розміри океанічних кальмарів бувають різними — від кількох сантиметрів до кількох метрів. Серед останніх є велетенські кальмари, наприклад, *Architeuthis dix* — найбільший серед молосків. Проте, на відміну від омастрефід, ці кальмари — погані плавці, їхня мантия товста, але слабо мускуляста. Це пов'язано з тим, що вони мають нейтральну плавучість (див. с. 137). Живуть вони на великих глибинах, майже не піднімаючись у поверхневі шари. Цим пояснюється той факт, що до рук вчених майже не потрапляють цілі, непошкоджені екземпляри цього виду, а попадають лише поранені особини або напівперетравлені в шлунку кашалотів. Молодь архітеутисів (рис. 118, *b*) значно менших розмірів (10—12 см) мешкає на менших глибинах.

Серед океанічних кальмарів трапляється багато планктонних видів, які перейшли до пасивного переміщення. Це малоактивні тварини, які зависають у воді, і їхня питома маса наближається до маси води. У деяких видів родини *Gonatidae* нейтральна плавучість досягається за рахунок накопичення жиру у велетенській печінці, в інших гонатид — у результаті надмірного обводнення тканин. Але в більшості планктонних кальмарів нейтральна плавучість пов'язана з накопиченням у тілі хлориду амонію — це так звані «аміачні кальмари». Поверхня мантиї в деяких видів вкрита маленькими хрящовими горбками (рис. 118, *c*). Незважаючи на слабку рухливість цих тварин, хапальний апарат у них розвинений дуже добре: у багатьох видів щупальця міцні, мускулясті, на руках та щупальцях є великі гострі гачки. Ці тварини мають добре розвинені фотофори.

Ряд Вампіроморфи (*Vampyromorpha*). До цього ряду належить лише один вид — пекельний вампір (*Vampyroteuthis infernalis*), який мешкає у відкритому океані на глибинах 700—1500 м, але його молодь трапляється на глибинах 300—500 м.

Вампіроморфи поєднують риси восьминогів та кальмарів. Вампір — це тварина середніх розмірів, завдовжки до 37 см при довжині мантиї 11—13 см, оксамитово-чорного кольору. Ширококонічна мантия зрощена з головою на потилиці так, що шийного перехвату майже немає (рис. 119). На задньому кінці мантиї є пара веслоподібних плавців. Вісім коротких рук з'єднані перетинкою — *умбрелою*, яка нагадує парасольку.

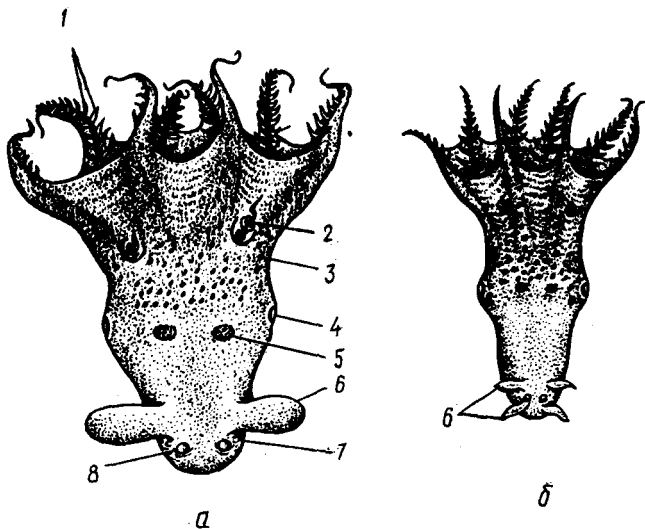


Рис. 119. Ряд Vampyromorpha: *Vampyroteuthis infernalis*:

a — самець; *б* — личинка; 1 — вусики; 2 — філамент; 3 — мікроскопічні фотофори; 4 — око; 5 — скупчення фотофорів на голові; 6 — плавець; 7 — рудимент задньої пари плавців; 8 — складний фотофор

Руки мають один ряд присосків без рогових кілець та гачків. По обидва боки від присосків тягнуться два ряди коротких вусиків. На спинній стороні тіла між основами спинних рук є пара довгих, ниткоподібних чутливих відростків — *філаментів*, які можуть повністю втягуватись у спеціальні кишені. Це органи дальнього дотику, призначені для пошуку їжі; вважають, що вони гомологічні щупальцям кальмарів. Очі у вампирів «відкриті», як у кальмарів. Як і в кальмарів, є гладіус. Чорнильного мішка немає.

Поверхня мантиї вкрита дрібними фотофорами; два великі складні фотофори, що зовні схожі на очі, містяться позаду плавців. Тканини вампіра мають драглисту консистенцію, у численних вакуолях накопичується жир. Плавають вампіри повільно, б'ючи плавцями як веслами, але при втечі включають реактивний двигун — ліжку, допомагаючи їй скороченнями умбрели. Живляться планктонними організмами середнього розміру, на велику здобич не нападають.

Яйця відкладають поодиноці у воду. Вампіри розвиваються з метаморфозом. З яйця виходить личинка, яка має пару плавців позаду великих фотофорів. Під час росту личинки ці плавці вкорочуються, а попереду фотофорів утворюється друга пара плавців, тому якийсь час вампіри мають чотири плавці (рис. 119, *б*). Потім личинкові плавці редукуються, і залишається одна пара — перед фотофорами.

Ряд Восьминоги (Octopoda). Ці молюски найбільш відомі серед головоногих. Вони мешкають як у холодних морях, так і в тропічних водах серед коралових рифів, як на мілководді, так і в глибинах океану.

До цього ряду належать головоногі з вісьмома руками та коротким, мішкоподібним тілом (рис. 90, з). Руки часто бувають з'єднані шкірястою перетинкою — умбрелою; у деяких форм вона доходить навіть до кінчиків рук; за допомогою умбрели восьминоги можуть рухатись, як медузи. Присоски на щупальцях не мають стебелець і плоским дном приростають безпосередньо до внутрішньої поверхні рук. Присоски не мають хітиноїдних кілець, кігтів або гачків. У більшості восьминогів немає плавців, лише в глибоководних восьминогів підряду *Cirrata* є одна пара плавців. Передній край мантиї на потилиці зрощений з головою. Замикальний апарат мантиї не розвинений. Внутрішньої черепашки немає або від неї залишаються дві хрящові палички чи хрящова сидлоподібна пластинка, яка підтримує плавці (у плавцевих восьминогів). Майже всі восьминоги мають чорнильний мішок.

Тіло восьминогів може бути щільним, мускулястим у прибережних видів або м'яким, драглистим, навіть желеподібним у глибоководних видів. У самців більшості видів одна з рук перетворюється на гектокотиль.

Яйця восьминогів мають стебельця. Донні форми відкладають яйця на дно, самиці охороняють та доглядають їх, яйця пелагічних восьминогів або розвиваються всередині тіла самиці (яйцезивородіння), або самиця носить їх на собі (див. далі), або вони відкладаються у воду, сплетені стебельцями разом. Розвиток прямий або зі стадією пелагічної личинки. Личинки схожі на дорослих особин.

Ряд *Octopoda* поділяється на два підряди: Безплавцеві, або Справжні восьминоги (*Incirrata*), та Плавцеві восьминоги (*Cirrata*).

У справжніх восьминогів (підряд *Incirrata*) плавців немає; рудимент черепашки має вигляд двох хрящових паличок під шкірою спини або її зовсім немає. Добре розвинені великі очі із замкненою рогівкою.

Вони живуть біля дна, ховаючись у печерах, серед каміння. Якщо придатних укрить немає, восьминоги будують собі схованки з каміння, черепашок, панцирів крабів та іншого матеріалу. Живляться восьминоги крабами, лангустами, молюсками, рибою. Їхня слина отруйна; вибризкуючи її, восьминог паралізує здобич і потім з'їдає, відгризаючи від неї шматки. Отрута деяких видів небезпечна і для людини. У восьминогів спостерігається часткове позакишкове травлен-

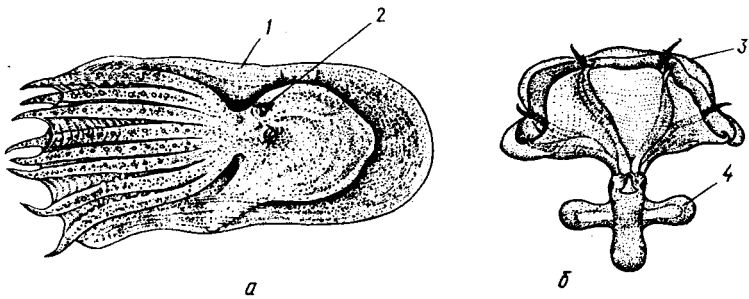


Рис. 120. Глибоководні восьминоги:

a — *Amphitretus pelagicus* у драглистому чохлі; *б* — *Cirroteuthis muelleri*; 1 — чохол; 2 — телескопічні очі; 3 — умбрела; 4 — плавці

ня: їх слина розм'якшує і частково перетравлює тканини ракоподібних. За допомогою твердої радули вони просвердлюють отвори в черепашках молюсків.

Багатьом восьминогам притаманна турбота про нащадків. Вони стережуть свої яйця, захищають їх від ворогів та попадання на них сміття, поливають свіжою водою. Деякі види утворюють своєрідні виводкові сумки із сплєтених разом рук; протягом усього періоду виношування яєць вони не їдять. Але найбільш своєрідним є пристосування для виношування яєць у аргонавта (*Argonauta argo*), або паперового кораблика, самиці якого утворюють своєрідну зовнішню черепашку для виношування яєць (див. с. 117, рис. 97).

Типовим та найбільш відомим з усіх восьминогів є звичайний восьминіг (*Octopus vulgaris*), поширений на невеликих глибинах у помірних та тропічних водах. Довжина його мантиї досягає 20—30 см. Серед великих восьминогів найбільше дослідженим, завдяки спостереженням аквалангістів, є велетенський восьминіг *Octopus dofleini* (див. рис. 90, *г*), який водиться в Тихому океані від берегів Японії до Каліфорнії. Він досягає довжини 3—5 м (разом з руками) та маси 25 кг, проте трапляються й значно більші екземпляри.

У поверхневих водах теплих морів живуть пелагічні восьминоги, серед яких найбільш відомий аргонавт, про якого вже згадувалося. У самців аргонавта під час розмноження довгий гектокотиль зі спермою відривається від тіла і заповзає в мантийну порожнину самиці.

Серед справжніх восьминогів є й глибоководні форми, що ведуть планктонний спосіб життя. Представником цієї групи є *Amphitretus pelagicus* (рис. 120, *а*). Його безбарвне напівпрозоре тіло оточене драглистим чохлом. На голові розташовані телескопічні очі, направлені вгору. Ці малорухливі тварини живляться глибоководним планктоном.

Плавцеві восьминоги (підряд *Sigata*) мають желеподібне драглисте тіло. Мантия мішкоподібна, посередині чи ближче до заднього її кінця є пара весло- або язикоподібних плавців, які підтримуються сідло- або V-подібним хрящем (видозмінений гладіус). Умбрела, як правило, дуже глибока, досягає кінчиків рук; разом із плавцями вона слугує основним двигуном. Мантийно-лійковий двигун застосовується лише при втечі від небезпеки. Фотофорів у плавцевих восьминогів немає.

Плавцеві восьминоги — переважно тварини середніх розмірів, але є й великі; найбільший серед них — *Chitoteuthis* (рис. 120, б) — досягає довжини 1,2—1,5 м. Мешкають плавцеві восьминоги на великих глибинах у всіх океанах; завдяки зйомкам із підводних човнів роблять висновки, що ці тварини можуть опускатися на глибину до 5 км.

ВИКОПНІ МОЛЮСКИ

У кембрійський період виникли всі основні класи молюсків (*Polyplacophora*, *Bivalvia*, *Monoplacophora*, *Gastropoda*, *Cephalopoda*); в ордовиці з'явилися *Scaphopoda*. Отже, молюски відразу ж у процесі виникнення зазнали широкої адаптивної радіації, пристосувавшись до різних умов довкілля. До наших днів дожили представники майже усіх крупних таксонів цих класів.

Клас *Cephalopoda* впродовж своєї геологічної історії дав найбільшу різноманітність форм. Із семи підкласів лише два дожили до наших днів, проте це не означає, що головоногі — вимираюча група. Протягом зміни ер та періодів одні групи цефалопод замінювались іншими, однак у цілому ці молюски завжди процвітали і знаходились, як і зараз, у стані біологічного прогресу.

З кембрійського періоду відомі лише представники підкласу *Nautiloidea*, кілька видів яких живе й досі. Черепашка в них була спіральною, прямою, рогоподібною тощо (рис. 121, а). До підкласу належать кілька рядів, з яких лише *Nautilida*, що виник у девоні, дожив до наших днів. Наутілоїдеї ніколи не досягали значної видової різноманітності, і лише в девоні та в мезозойську еру спостерігалось підвищення їх питомої ваги серед інших цефалопод.

До підкласу *Orthoceratoidea* належить невелика кількість викопних видів (ордовик-тріас), досить поширених у силурійських та девонських відкладах. Черепашка в них пряма (рис. 121, б), завдовжки від кількох сантиметрів до 1 м, з лінзоподібно вигнутими перетинками; сифон містився в центрі.

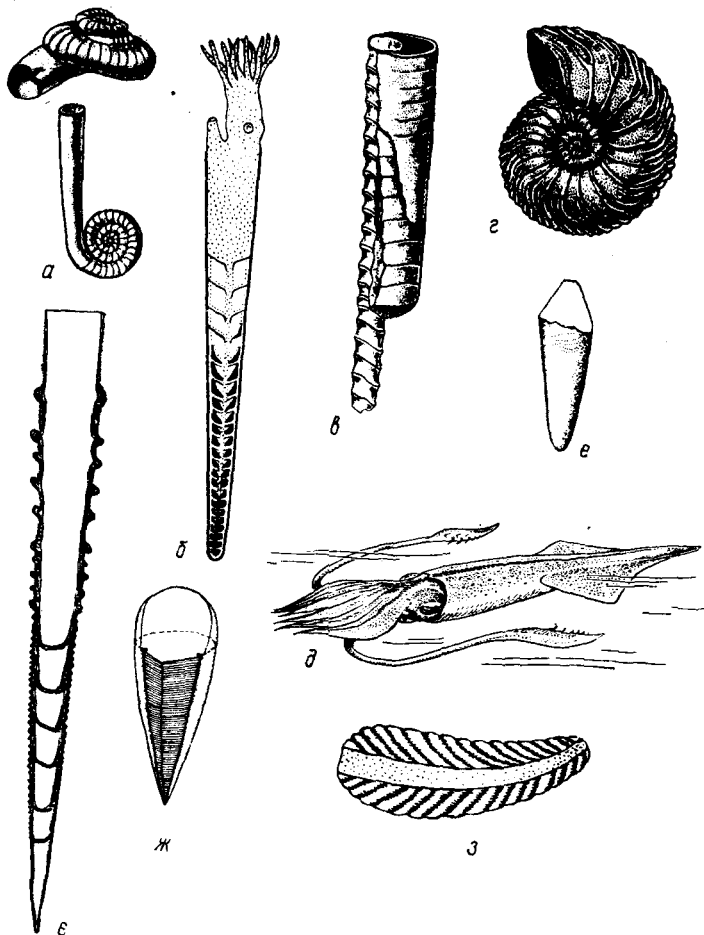


Рис. 121. Викопні молоски:

а—е — клас Cephalopoda, підкласи: *а* — Nautiloidea; *б* — Orthoceratoidea; *в* — Endoceratoidea; *г* — Ammonoidea; *д* — Coleoidea (реконструкція белемніта); *е* — клас Xenosconchia; *ж* — клас Tentaculita; *з* — клас Stenothecoidea

До підкласу *Endoceratoidea* належать види, які жили тільки в ордовіку. Пряма (до 4 м завдовжки) черепашка була сплюснена в дорзовентральному напрямі (рис. 121, *в*). Перетинки ввігнуті, а перетинкова лінія пряма. Сифон містився з боку черепашки і був дуже широкий (до 0,3 діаметра черепашки). Крім того, у центрі сифона містились вапнякові лійки (*ендокони*) з отворами на верхівці, які утворювали канал — *ендосифон*. Вважають, що ендокони врівноважували задню час-

тину тіла відносно передньої, і тварина, таким чином, пересувалась горизонтально.

До підкласу *Actinoceratoidea* (ордовик-карбон) належить незначне число видів із прямою черепашкою. Молоски мали центральний сифон, септальні трубки та перетинки були зв'язані між собою складною системою каналців, які відходили від ендосифона.

До підкласу *Bactritoidea* (девон-перм) належали молоски з прямою або зігнутою черепашкою; сифон містився на черевній стороні. Перша камера, де було тіло тварини, мала напівсферичну форму.

Підклас *Амоніти (Ammonoidea)* — найчисельніший з викопних головоногих. Черепашка звичайно складалася з кількох закруток, розташованих у більшості видів в одній площині, а в деяких — сильно видозмінювалась впродовж онтогенезу й мала різноманітну форму. Тіло містилося в передній камері, яка, на відміну від наутилоїдей, була більш-менш видовженою; отже, тіло тварини було червоподібним. Сифон містився на черевній, інколи — на спинній стороні тіла. Вустя черепашки затулялося вапняковою кришечкою. Діаметр черепашки коливався від 1—2 см до 2—3 м. До підкласу належить понад 10 рядів та кілька тисяч видів; щорічно описується багато нових таксонів амонітоїд.

Амоніти відомі, починаючи з девонського періоду; їх історія чітко поділяється на чотири етапи. На кожному з них домінували певні ряди, які вимирали і замінювались іншими. Такі зміни фаун мали місце на межах девону та карбону, пермі та тріасу, тріасу та юри. Наприкінці крейди амоніти повністю вимерли.

Найпоширенішими в сучасних морях є представники підкласу *Coleoidea*. Вони відомі, починаючи з девону, коли виник ряд *Белемніти (Belemnitida)*, який проіснував до початку палеогену. Завдяки окремим відбиткам загалом відома будова м'якого тіла цих тварин: вони мали 10 рук з гачечками замість присосків, великі очі, хвостовий плавець, чорнильний мішок; зовні нагадували кальмарів (рис. 121, б). Вони мали велику конусоподібну черепашку, яка добре зберігається у викопному стані. Залишки черепашок белемнітів, так звані «чортові пальці», часто знаходять на піщаних берегах річок та в глинистих урвищах в Україні.

У відкладах різних геологічних епох знайдено черепашки, які, на думку багатьох вчених, належать особливим групам молосків, які не дожили до нашого часу. Розглянемо деякі з них.

Клас Ксеноконхії (Xenocochia) об'єднує види, поширені в морях карбону; вимерли на початку пермського періоду. У

них була конічна черепашка з вустям на розширеному кінці, не поділена на камери. Поблизу верхівки на внутрішній поверхні черепашки розташовувався валок, до якого, можливо, прикріплювались м'язи. Довжина черепашки не перевищувала 10 см.

Клас Тентакуліти (Tentaculita) об'єднує морські організми, що існували з силура по девон. Від них залишились черепашки вузькоконічної форми завдовжки від 2—3 до 30 мм. Зовнішня поверхня черепашки часто мала складну скульптуру у вигляді поперечних кільцевих реберець та западин. У деяких видів черепашка не була поділена на камери; ймовірно, це були бентосні форми. У більшості в дистальній частині черепашки містився ряд послідовних камер, поділених перетинками; отворів між камерами чи сифонів немає. Вважають, що ці камери були заповнені газом, і такі види вели планктонний спосіб життя.

Хіоліти (Hyolitha) — загадкова група морських тварин, що з'явилися у кембрії, були дуже поширені в ордовіцький та силурійський періоди і вимерли в кінці палеозойської ери. Від них залишились двобічносиметричні конічні черепашки завдовжки до 15 см. Нижня сторона черепашки пласка, її передній край напівкруглий і виступає вперед. Верхня сторона виступає, часто має поздовжні зморшки; у деяких ця сторона черепашки має дві стінки, між якими розташовані поперечні реберця. Вустя затулялось вапняковою пластинкою, на внутрішній стороні якої помітні місця прикріплення м'язів. Вважають, що це були бентосні організми. Систематичне положення хіолітів неясне; більшість вчених вважає, що це окремий таксон (клас) молосків, інші виділяють їх в особливий тип або зближують із кільчастими червами.

Стенотекоїди (Stenothecoida) були досить поширені в першій половині кембрію та вимерли в кінці цього періоду. Більшість вчених вважає, що це окремий клас молосків, який завдяки наявності двостулкової черепашки нагадує *Bivalvia*. Кожна стулка мала двобічну симетрію, подібно *Brachiopoda* (див. далі), проте ця симетрія часто порушувалася (наприклад, поздовжня борозна могла бути зміщена з центру тощо). Одна зі стулків була завжди менша від іншої. Вздовж кожної стулки посередині йде смуга, так званий «кіль», з боків якого часто бувають інші скульптурні утвори (борозенки, валки тощо). Невідомо, чи стулки вкривали тіло з боків, як у *Bivalvia*, чи одна з них була верхньою, а друга — нижньою (як у *Brachiopoda*). Це були бентосні організми, які, ймовірно, жили шляхом фільтрації.

ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТРІЛКИ (СНАЕТОГНАТНА)

Щетинкощелепні — морські тварини, що у переважній більшості ведуть пелагічний спосіб життя. Вони мають видовжене білатеральносиметричне, часто прозоре тіло, поділене на *головний, тулубний та хвостовий* відділи. На передньому кінці черевної сторони голови міститься рот, оточений потужним ловецьким апаратом. По боках та на кінці тіла розташовані *плавці* (рис. 122).

Тіло вкрите тонкою кутикулою та одношаровим епітелієм, який в деяких місцях потовщується внаслідок утворення багатшарових ділянок. Дорослі тварини мають первинну порожнину тіла, але під час ембріонального розвитку закладається целом.

Кишечник має вигляд прямої трубки, що на межі між тулубним та хвостовим відділами закінчується анальним отвором.

Спеціальних видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Нервова система складається з мозку (надглоткового ганглію), кількох невеликих гангліїв у різних ділянках тіла, потужного черевного ганглію та досить довгих конектив, що їх з'єднують.

Щетинкощелепні — гермафродити; розвиток у них проходить без метаморфозу.

До типу Chaetognatha належить один клас з тією самою назвою.



Рис. 122.
Sagitta euхина
на

КЛАС ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТРІЛКИ (СНАЕТОГНАТНА)

Щетинкощелепні — винятково морські хижачи, які погано переносять опріснення, лише поодинокі види пристосувались до пониженої солоності води. Описано близько 150 видів, з яких три види знайдено в Чорному морі (*Sagitta euхина* — ендемік цього моря) і один — в Азовському. Основна маса видів живе в товщі води, на різних глибинах, перебуваючи в постійному русі. У деяких видів є пристосовання для ширяння у воді — широкі крилоподібні плавці (рід *Krohnitta*), зменшення маси тіла за рахунок редукції зубчиків,

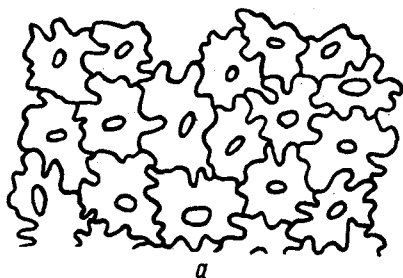


Рис. 123. Покриви щетинкощелепних: а — «пластирний епітелій»; б — багатшаровий епітелій у шийній ділянці

коричневі, жовто-зелені стрілки трапляються лише серед видів, що ведуть придонний спосіб життя.

Усе тіло щетинкощелепних вкрите тонкою кутикулою, під якою міститься одношаровий, так званий *пластирний епітелій* (рис. 123). Особливість його будови полягає в тому, що краї клітин хвилеподібні й з'єднані так, що опуклість однієї клітини входить у заглиблення сусідньої. Таке зубчасте зчеплення надає епітелію розтяжність та гнучкість — якості, що необхідні при швидких дорзовентральних вигинах тіла під час подовання, оскільки вони перешкоджають розриву покривів.

Окремі ділянки, зокрема між головним та тулубним відділами над мозком (комірцева зона), тулубної та хвостової частин тіла, вкриті, крім шару покривного епітелію, ще одним шаром більш пухких клітин, які часто розростаються в багаторядний шар. Функція цих клітин захисна, наприклад товстий шар епітелію в комірцевій зоні править за демпфер (глушник) для пом'якшення удару об здобич.

Похідними покривів є ряд структур, зокрема щетинки та зубці ловецького апарату, так званий капор та плавці. Щетинки та зубці мають схожу будову — це хітинізовані утвори, зовні вкриті кутикулою, всередині яких проходить канал, наповнений пульпою. Щетинки, як правило, довші й серпоподібно вигнуті, їх внутрішній край часто зубчастий; до основної частини щетинок прикріплені м'язи, що рухають їх під

щетинок, м'язової тканини, які поряд зі збільшенням об'єму тіла знижують його питому вагу (під *Flaccisagitta*) тощо. Усього дев'ять видів родини *Spadellidae* живуть біля дна як на мілководді, де вони маневрують між водоростями та камінням, так і на більших глибинах (до 1000 м).

Розміри морських стрілок коливаються від 0,5 до 9 см. Найдрібніші види — придонні, найбільші — північні нектонні форми.

Як правило, щетинкощелепні безбарвні, і тому їх важко помітити у воді. Червонуваті, оранжево-

час захоплення здобичі. Зубці, як правило, більш короткі і менш зігнуті, ніж щетинки. Щетинок завжди два ряди, зубців — здебільшого два ряди (рис. 124).

Капор — унікальний орган, який є тільки в морських стрілоках. Це шкірна складка голови, яка може миттєво від-

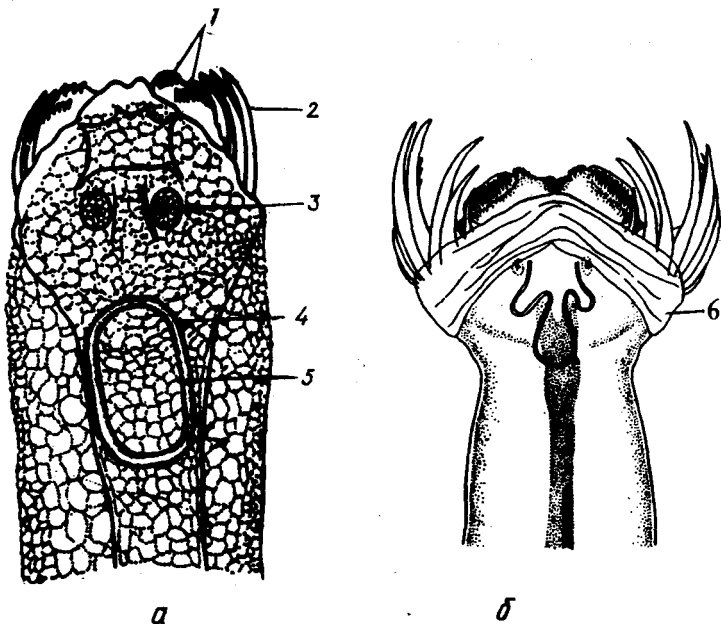


Рис. 124. Передній кінець тіла щетинкощелепних зі спинної сторони:

a — *Pterosagitta draco*; *b* — *Flaccisagitta inflata* (видяд через покриви); 1 — передній та задній ряди зубців; 2 — щетинки; 3 — очі; 4, 5 — зовнішнє та внутрішнє кільця миготливої петлі; 6 — капор

кидатись, відкриваючи ловецький апарат, і так само швидко його закривати. При будь-яких переміщеннях капор закриває ловецький апарат, чим збільшується обтічність тіла, у момент захоплення здобичі капор різким рухом відкидається назад, а щетинки та зубчики пронизують жертву. Рух капора відбувається за допомогою двох антагоністичних м'язів.

По боках тіла розташовані одна або дві пари бічних плавців, які виконують переважно функцію керма, а на кінці тіла міститься хвостовий плавець — основний локомоторний орган. У променях плавців знайдено особливу речовину — еластоїдин, що характерний ще для круглоротих та риб.

Під покривним епітелієм розташована базальна мембрана — пружна пластинка, що зумовлює форму тіла; вона слугує антагоністом відносно поздовжньої мускулатури при згинанні тіла в дорзовентральному напрямі, а також його скеле-

том — до базальної мембрани прикріплюються різні групи м'язів.

М'язова система добре розвинена: у головному відділі знаходяться численні спеціалізовані пучки м'язів, які рухають капор, щетинки, зубці тощо. У тулубному та хвостовому відділах м'язи згруповані в чотири поздовжні тяжі, які різною мірою розвинені в нектонних, придонних та видів, що здатні до ширяння. Усі м'язи мають поперечно-смугасту будову.

У дорослих щетинкощелепних є об'ємна порожнина тіла, не вистелена перитонеальним епітелієм, хоча в процесі ембріонального розвитку закладається пара целомічних мішків, які швидко втрачають просвіт, а з клітин їх стінок походять м'язи та інші мезодермальні органи. Через втрату перитонеального епітелію морських стрілок часто відносять до тварин із первинною порожниною, але це питання ще остаточно не вирішене.

Порожнина в дорослих особин розділена двома мезодермальними перетинками на три відділи; крім того, в тулубному відділі є поздовжня перетинка, на якій підвищений кишечник.

Травна система починається ротовою лійкою — заглибленням перед ротовим отвором, у покривах якого є численні секреторні клітини, виділення яких використовується для змащення здобичі, що полегшує її заковтування. Ротовий отвір веде в розширену мускулясту глотку, яка потім звужується і переходить на рівні тулубно-головної перетинки в ентодермальну частину кишечника. На самому її початку в деяких видів є парні кишеньоподібні вирости, які, ймовірно, захищають кишечник від розриву при заковтуванні великої за об'ємом здобичі. Перед тулубно-хвостовою перетинкою середня кишка переходить у коротку задню кишку, що відкривається анальним отвором далеко від заднього кінця тіла (рис. 125).

Поїдають морські стрілки переважно вночі. Поїдають здебільшого рачків, але нападають і на личинок риб та власну молодь.

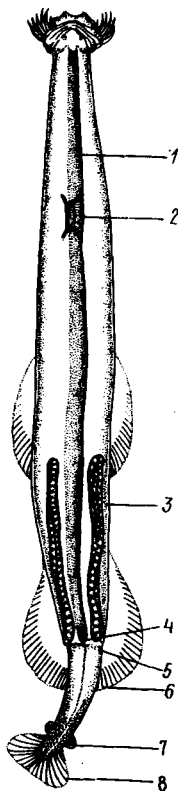


Рис. 125. Внутрішня будова щетинкощелепних:

1 — кишечник; 2 — черевний ганглії; 3 — яєчник; 4 — анус; 5 — сім'яник; 6 — тулубно-хвостова перетинка; 7 — сім'яний мішечок; 8 — хвостовий плавець

Іноді розмір здобичі значно перевищує розмір власного тіла стрілки, і тоді здобич заковтується поступово.

Видільної та кровоносної систем немає, газообмін відбувається через поверхню тіла.

Нервова система розвинена добре. Вона складається з непарного церебрального (головного) ганглію, або мозку,

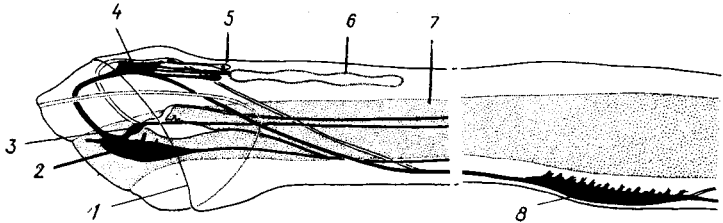


Рис. 126. Центральна нервова система *Sagitta*:

1 — край напіввізаного капора; 2 — вестибулярний ганглії; 3 — глотковий ганглії; 4 — церебральний ганглії; 5 — око; 6 — миготлива петля; 7 — шлунок; 8 — черевний ганглії

розташованого на дорзальній стороні голови, пари вестибулярних гангліїв, розташованих поблизу мозку, пари дрібніших глоткових гангліїв і непарного великого черевного ганглію, який міститься в тулубному відділі (рис. 126); усі ганглії з'єднані конективами. Від гангліїв відходять нервові волокна до всіх органів.

Органи чуття представлені очима і так званою *миготливою петлею*. Очі розташовані на спинній стороні голови позаду мозку, вони складаються з п'яти пігментованих бокалів, розташованих у такий спосіб, що стрілки сприймають зображення не тільки зі спинної, але й з черевної та бічних сторін. Оскільки їх тіло прозоре, поле зору в них становить 360° .

Миготлива петля має вигляд двох валків, що замкнені у вигляді зовнішнього та внутрішнього кілець. Петля розташована звичайно позаду очей (див. рис. 124) і тільки в небагатьох родів — перед ними. Зовнішній валок у всіх щетинкощелепних вкритий вібруючими війками, тонка будова внутрішнього кільця різна в представників різних родів і в частини з них бере участь у процесі запліднення, про що йдеться далі. Основна функція миготливої петлі у всіх щетинкощелепних сенсорно-моторна, подібна до функцій бічної лінії в риб. Цим органом морські стрілки сприймають коливання води — сигнал; що йде від об'єктів живлення або особин того самого виду в період розмноження.

Щетинкощелепні — гермафродити і мають досить складну статеву систему. Жіночий статевий апарат міститься в задній частині тулубного відділу і складається з пари яєчни-

ків, розташованих по боках кишечника. До них прилягають сім'яні каналці, що виконують функцію сім'яприймачів; вони відкриваються назовні на бічних стінках тіла, біля ставих сосочків. Кінець каналця, що обернений до яєчника, замкнений сліпо; існує думка, що зв'язок з яєчником з'являється лише в період розмноження.

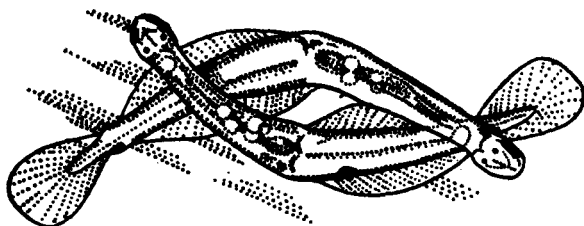


Рис. 127. Копуляція в *Spadella cephaloptera*

Чоловічий статевий апарат міститься в хвостовому відділі. До нього належать пара сім'яників, розташованих позаду тулубно-хвостової перетинки по боках тіла, та сім'яні мішечки, що виступають по боках тіла (див. рис. 125). Форма та місце їх знаходження варіюють у різних видів. Сперматозоїди на різних стадіях зрілості виходять у порожнину тіла, звідки після дозрівання по вивідній протоці надходять у сім'яні мішечки, де з'єднуються клейким секретом в сперматофор. Подальша доля сперматофора не однакова у представників різних груп, але у всіх щетинкощелепних запліднення внутрішнє. У нектонних форм (найкраще цей процес вивчено для стрілок родини *Sagittidae*) сперматофор (внаслідок різкого руху хвостового відділу) звільняється з сім'яного мішечка через розрив його стінки і потрапляє на хвостовий плавець, який обгортає сперматофор. Відсутність м'язів у плавцях наводить на думку про те, що обгортання відбувається через виділення з сперматофору клейкої речовини.

Обмін сперматофорами між двома стрілками відбувається при паруванні, коли вони розміщуються так, що хвостові плавці однієї особини торкаються задніх бічних плавців іншої. При цьому сперматофор однієї стрілки перекладається на бічний плавець іншої, після чого край цього плавця також загинається навколо нього. Звідси сперматозоїди потрапляють до сім'яприймачів.

У видів родини *Spadellidae*, що ведуть придонний спосіб життя (наприклад, у *Spadella cephaloptera*), у русі сперматозоїдів беруть участь клітини внутрішнього кільця миготливої петлі. Вони виділяють секрет, що надходить у кільцеву борозенку між зовнішнім та внутрішнім кільцями і далі сті-

кає по середній лінії тіла до рівня тулубно-хвостової перетинки. Тут потік роздвоюється і прямує до отворів сім'яприймачів, де збирається у великій кількості, заходячи і в середину останніх. Під час копуляції дві особини з'єднуються між собою, як показано на рис. 127. Вони швидко рухаються подібно ножицям, і при цьому сперматофор однієї особини

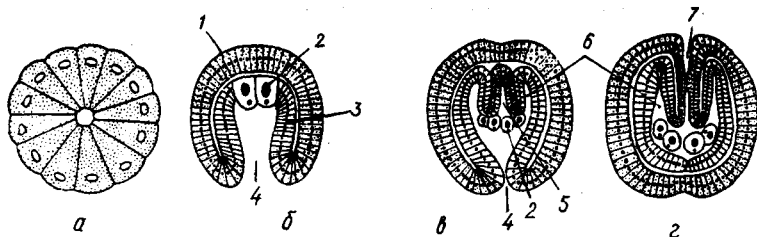


Рис. 128. Ембріональний розвиток щетинкошелепних:

a — бластула; *б* — гастрюла; *в—г* — закладка целома та вторинного рота; 1 — ектодерма; 2 — первинні статеві клітини; 3 — ентодерма; 4 — бластопор; 5 — первинна кишка; 6 — бічні випинання первинної кишки (зачаток целома); 7 — вторинний рот

потрапляє на спинну сторону тулуба другої нижче миготливої петлі. Сперматофор руйнується в хвостовій частині, сперматозоїди виходять з нього і потрапляють на потік секрету, який несе їх до отворів сім'яприймачів. Якщо сперматофор потрапляє в інше місце тулуба, у тому числі і в середину петлі, він гине. У всіх щетинкошелепних можливе самоzapлiднення. Zapлiднені яйця активно проходять через епітелій яєчника і далі, прориваючи стінку тіла, виходять біля статевого сосочка назовні.

Яйця відкладаються по одному, або склеюються клейким секретом, що виділяється клітинами статевого сосочка в грона; в обох випадках вони прикріплюються до підводних предметів за допомогою того самого клейкого секрету. У холодноводних видів родини Eukrohniidae розвиток яєць відбувається в спеціальній сумці.

Дробіння яєць повне, рівномірне і починається як спіральне, потім втрачає правильність. Гастрюляція проходить шляхом інвагінації. Бластопор у гастрюли замикається, і значно пізніше на цьому місці виникає анус, а вторинний рот утворюється на протилежному (передньому) кінці зародка (рис. 128). Целом утворюється ентероцельно, шляхом вростання в ентодермальний зачаток первинного кишечника двох поздовжніх перетинок, які поділяють його порожнину на центральну частину — ентодермальну (власне кишечник) та дві бічні — мезодермальні з порожнинами всередині кожної (целоми). Згодом целом заростає, а клітинний матеріал його стінок (мезодерма) використовується на побудову мускулатури й інших похідних мезодерми.

Через два дні після початку розвитку з яєць виходять молоді особини, схожі на дорослих. Вони живляться виключно дрібною їжею — бактеріями, одноклітинними водоростями тощо, поки в них не з'являться щетинки та зубчики ловецького апарату.

Морські стрілки відіграють суттєву роль у харчових ланцюгах морів та океанів. У період масового розмноження вони можуть бути конкурентами молоді планктоноїдних зграйних риб, проте дорослі щетинкощелепні в певні періоди становлять домінуючу їжу таких цінних промислових риб, як лососеві, оселедцеві та тріскові.

Щетинкощелепні вражають поєднанням у собі просто збудованого тіла та високоспеціалізованих тканин. У них немає дихальної, кровоносної і видільної систем та статевих проток; травна система у них представлена прямою кишкою без будь-яких додаткових залоз. Водночас стрілки мають поперечно-смугасту мускулатуру, подібну до мускулатури комах, багат шаровий покривний епітелій, схожий на такий у хребетних. В їхніх плавцях є еластоїдин, властивий рибам та круглоротим; вони мають високорозвинену нервову систему.

Морські стрілки досить давня група — їх відбитки відомі з нижнього кембрію.

ТИП ФОРОНІДИ (PHORONIDA)

До цього типу належить невелика група (описано близько 20 видів, яких відносять до одного класу) морських донних тварин, що живуть всередині трубок з органічної речовини, яку вони виділяють, зміцнених сторонніми частинками.

Тіло форонід витягнуте, червоподібне, його передній кінець несе віночок війчастих шупалець, що розташовані на *лофофори*. Вторинна порожнина тіла (целом) розділена діафрагмою на два відділи. Є шкірно-м'язовий мішок. Кишечник наскрізний петлеподібний, ротовий та анальний отвори зближені; анус міститься поза віночком шупалець. Є пара целомодуктів, які відкриваються в целом. Кровоносна система добре розвинена, органів дихання немає. Нервова система досить примітивна, представлена шкірним плетивом зі згущеннями. Спеціальних органів чуття немає.

Переважає більшість форонід — гермафродити. Розвиток з метаморфозом, характерна личинка — *актинотроха*.

КЛАС ФОРОНІДИ (PHORONIDEA)

Фороніди — невеликі і середніх розмірів тварини (найдрібніший *Phoronis ovalis* — завдовжки 0,6 см, найбільший — *Phoronopsis californica* — до 37 см), що живуть у трубках з органічної речовини, часто інкрустованих піщинками, їх довжина завжди більша довжини тіла. Їхнє червоподібне тіло (рис. 129) на передньому кінці має підковоподібний виріст — *лофофор* з двома рядами щупалець, який іноді, збільшуючись, спіральньо закручується; задній кінець колбоподібно потовщений (цю частину називають *ампулою*). Кількість щупалець залежить передусім від розмірів тварини, в найбільших особин їх багато сотень.

Фороніди ніколи не залишають своїх трубок, в яких вони вільно пересуваються, і лише виставляють назовні передній кінець тіла зі щупальцевим апаратом. Тіло форонід прозоре, червоне, оранжеве або зелене, рідше безбарвне.

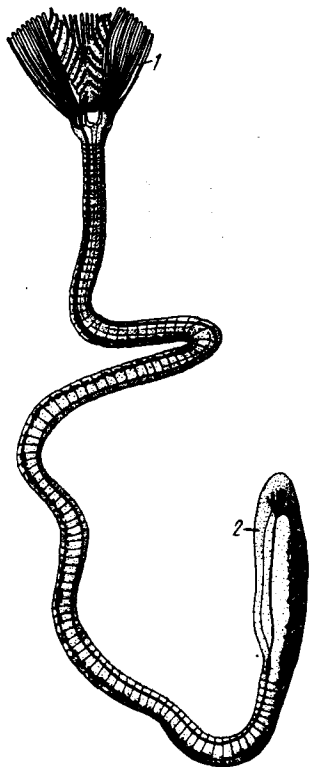
Стінки тіла утворені шкірно-м'язовим мішком, який складається з шару епідерміса, вкритого тоненькою кутикулою, базальної мембрани, тонкого зовнішнього шару кільцевих та сильно розвиненого внутрішнього шару поздовжніх м'язів. Зсередини шкірно-м'язовий мішок підстилає шар перитонеального епітелію. Передня частина тіла найбільш мускулиста та скоротлива. Усі м'язи в форонід гладенькі.

Серед епідермальних клітин розкидані чутливі клітини, пов'язані з нервовим плетивом, та залозисті клітини, серед яких є й такі, що секретують речовину, з якої збудована трубка.

Загальна порожнина тіла (целом) поділена діафрагмою на два відділи: щупальцевого апарату та тулуба. Від підковоподібного целомічного каналу лофофора йдуть відгалуження в усі щупальця, досягаючи до кінця кожного з них.

Рис. 129. *Phoronis hipposteria*, винятий з трубки:

1 — щупальця; 2 — ампула



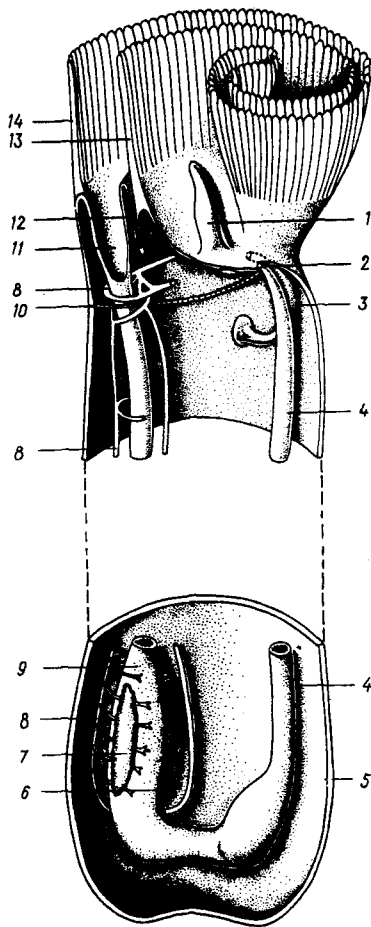


Рис. 130. Схема внутрішньої будови форонід:

1 — виріст лофофора; 2 — анальний отвір; 3 — целоомодукт; 4 — кишечник; 5 — ампула; 6 — яєчник; 7 — сім'яник; 8 — кровоносна судина; 9 — шлунок; 10 — діафрагма; 11 — ротовий отвір; 12 — епістом; 13, 14 — внутрішній та зовнішній ради щупалець.

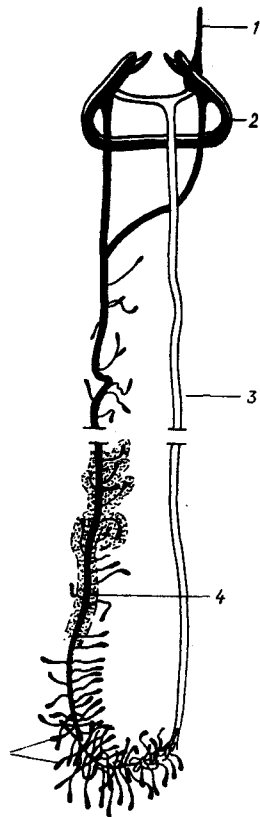


Рис. 131. Схема будови кровоносної системи форонід:

1 — щупальцева судина; 2 — судина лофофора; 3, 4 — поздовжня висхідна та низхідна судини; 5 — відгалуження судин до стінки шлунка

Щілиноподібний ротовий отвір міститься всередині щупальнової корони в основі лофофора і прикритий зверху шкірястою складкою — епістомом. Рот веде у вкриту війками ротову порожнину і далі в стравохід, який переходить в ентодермальний шлунок; останній перегинається і продовжується в тонкий відділ середньої кишки, яка піднімається до переднього кінця тіла і відкривається анальним отвором

поза віночком щупалець (рис. 130). Ектодермальної задньої кишки у форонід немає.

Вздовж спинної стінки шлунка проходить стрічка війчастих клітин. Їжа (дрібні планктонні організми), що відфільтровується щупальцевим апаратом із води, склеюється тут у шнур, який безперервно обертається завдяки руху війок. Травлення починається в порожнині шлунка і закінчується внутрішньоклітинно в його стінках. Кишечник зовні вкритий перитонеальним епітелієм і підвішений до стінок тіла мезентеріями.

Видільна система представлена двома V-подібними целомодуктами, кожний з яких відкривається в целом однією або двома війчастими літками, а назовні — однією порою. Пори розташовані по боках анального отвору.

Кровоносна система (рис. 131) добре розвинена і майже замкнена. До її складу входять судини та капіляри, і лише навколо шлунка є кровоносний синус. Спинна судина несе кров до переднього кінця тіла, де вона переходить у підковоподібну (венозну) судину лофофора; від останньої відходять приносні судини в кожне із щупалець. Тут кров насичується киснем і по виносних судинах потрапляє до іншої (артеріальної), теж підковоподібної судини, від якої йде друга поздовжня, бічна судина, що щільно прилягає до низхідної петлі кишечника і несе артеріальну кров до тулуба. Від бічної судини відходять численні капілярні відгалуження, частина яких відкривається в кровоносний синус у стінці шлунка. На задньому кінці тіла обидві поздовжні судини переходять одна в одну.

Серця у форонід немає, циркуляція крові досягається ритмічними скороченнями стінок поздовжніх судин, а також судин щупалець та капілярів, які скорочуються автономно. У кров'яній рідині є гемоглобін та інші близькі до нього дихальні пігменти.

Нервова система форонід досить примітивна. Її основу становить дифузне нервове плетиво, що залягає в епітелії над базальною мембраною; воно має кілька згущень: преоральне нервове поле, нервове кільце вздовж лофофора, від якого відходять нерви, що іннервують щупальця, та поздовжній нервовий тяж, який тягнеться до заднього кінця тіла, але в ампулу не заходить. З нервовим плетивом пов'язані чутливі клітини епідермісу, особливо численні в щупальцевому апараті.

Усі відомі фороніди, за винятком кількох видів, гермафродити. Гонади (яєчник та сім'яник) розташовані в задній потовщеній частині тіла. Статеві продукти надходять у целомічну рідину і звідти через целомодукти назовні. Заплід-

нення зовнішнє. Запліднені яйця відразу ж розносяться течіями або деякий час затримуються між шупальцями.

Дробіння у форонід повне і майже рівномірне. В одних видів воно проходить за спіральним типом, в інших — за радіальним. Рот утворюється з передньої частини бластопора, анус — на місці задньої його частини. Мезодерма виникає шляхом міграції окремих клітин з ентодерми в порожнину гастрული.

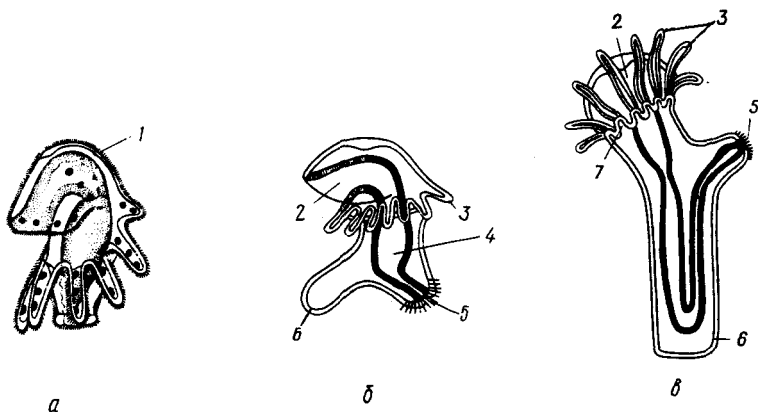


Рис. 132. Розвиток форонід:

a — актинотроха; *b* — вивертання черевної кишені актинотрохи; *v* — метаморфоз актинотрохи; 1 — каптур; 2 — рот; 3 — личинкові шупальця; 4 — кишечник; 5 — анус; 6 — черевна кишеня; 7 — зачаток дефінітивних шупалець

З яйця виходить планктонна личинка мікроскопічних розмірів (1—5 мм завдовжки) — *актинотроха* (рис. 132). Її верхня частина з тім'яною пластинкою сильно розростається, утворюючи каптур, під яким міститься рот та личинковий лофофор зі шупальцями; нижня частина видовжена. По краю каптура проходить віночок війок. Актинотроха має наскрізний кишечник, пару протонефридів та первинну порожнину тіла, в якій плавають мезодермальні клітини. На черевній стороні личинки під лофофором утворюється мішкоподібне впинання ектодерми — *черевна кишеня*, яка збільшується в міру росту личинки. Актинотроха протягом 2—3 тижнів плаває в товщі води, живлячись одноклітинними організмами та часточками детриту, після чого опускається на дно і знаходить придатний до прикріплення субстрат. Подальший метаморфоз завершується за 15—20 хвилин. Черевна кишеня актинотрохи вивертається назовні і набуває вигляду довгого циліндричного придатка, який стирчить під прямим кутом до решти тіла. Цей виріст росте, у нього втягується петля кишечника, і він стає тулубом тварини, а

верхня частина личинки з ротом і анусом залишається на передньому кінці, тому рот і анус виявляються зближеними.

Метаморфоз актинотрохи носить у деякій мірі «катастрофічний» характер: уся верхня частина личинки (каптур із тім'яною пластинкою, личинкові щупальця) відкидається; дефінітивні щупальця лофофора утворюються заново, личинкові протонефридії перетворюються на целомодукти. Целом



Рис. 133. Угруповання *Phoronis hippocrepia*

утворюється шляхом осідання мезодермальних клітин на внутрішній стінці тулуба та на поверхні кишечника; септа між двома відділами целома утворюється пізніше.

У форонід дуже поширене явище автотомії переднього кінця тіла з наступним його поновленням. Зі здатністю до регенерації пов'язане й нестатеве розмноження форонід. Так, у *Phoronis kowalewskii* молода особина, яка оселяється на відповідному субстраті, шляхом багаторазового поперечного поділу (архетомія) дає початок поселенню, яке густо вкриває субстрат. У *Phoronis ovalis* при поперечному поділі дорослої особини, яка живе в трубці, формуються дві особини. Та, що утворилась з передньої частини, виділяє поперечну перетинку і відділяється від іншої особини, яка робить поряд з перетинкою отвір у трубці і надбудовує над ним власну вивідну трубку. У результаті таких поділів виникає переплетення трубок, що нагадує справжню колонію.

Більшість форонід мешкає на дні прибережної смуги на глибині до 50 м тропічної та помірної зон усіх океанів і морів. У Чорному морі поки що знайдено один вид *Phoronis euxincola* та актинотроху ще одного виду.

Оселяються фороніди здебільшого на черепашках мертвих моллюсків, пробуравлюючи їх. Інколи вони мешкають на

піщаному та мулястому ґрунті, роблячи в ньому вертикальні ходи. Живуть фороніди, як правило, невеликими угрупованнями (рис. 133).

Геологічна історія форонід невідома. Проте деякі палеонтологи, опираючись на непрямі докази, вважають форонід давньою групою, що з'явилась в кембрії-девоні.

ТИП МОХОВАТКИ (BRYOZOA)

До цього типу належить велика група водяних бентосних тварин мікроскопічних розмірів (від 0,3 до 5 мм), що ведуть колоніальний спосіб життя. Усього відомо близько 4 тис. нині існуючих та 15 тис. видів, що вимерли. Більшість моховаток — мешканці Світового океану, значно менше видів живе в прісній воді.

Форма колоній надзвичайно різноманітна, більшість з них дерево- або кущоподібні, але є й листоподібні та такі, що стелються по субстрату або обростають різні предмети. Розміри колоній звичайно невеликі — до кількох сантиметрів, але трапляються і значно довші — до метра й більше.

Основу колоній складають так звані *годуючі особини*, або *зооїди*. Крім них у морських моховаток є кілька типів видозмінених зооїдів, що мають інші функції.

Стінки тіла окремих зооїдів складаються з хітинової кутикули, шару епідермісу, тією чи іншою мірою розвинених шарів кільцевих і поздовжніх м'язів та перитонеального епітелію. У багатьох морських форм кутикула просякнута карбонатом кальцію.

Стінки передньої частини тіла, або *поліпіда*, вкриті дуже тонкою еластичною кутикулою, завдяки чому поліпід легко втягується в задню частину тіла, або *цистид*. На передньому кінці поліпіда розташований щупальцевий апарат, який має у різних видів різну будову.

Порожнина тіла (целом) поділена септою з перитонеального епітелію на два відділи — невеликий кільцевий канал, що дає відгалуження в щупальцевий апарат, та велику порожнину зооїда, яка в прісноводних моховаток сполучається із загальною целомічною порожниною всієї колонії. Целомічна рідина містить протейни та вільні клітини — целомоцити.

М'язова система моховаток, крім м'язів стінок тіла, включає значну кількість пучків спеціалізованих м'язів, серед яких найбільшими є м'язи, що забезпечують швидке втягвання поліпіда в цистид.

Травна система петлеподібна; ротовий отвір розташований всередині віночка щупалець і веде в глотку; далі міс-

тяться стравохід, що сполучається з ентодермальним шлунком досить складної будови; від шлунка вгору до переднього кінця тіла відходить тонка ентодермальна середня кишка, яка закінчується прямою кишкою з анусом, що відкривається поза щупальцями.

Спеціальні органи виділення у вигляді двох целомодуктів є лише в прісноводних моховаток. Основна частина екскретів у моховаток виводиться амебоцитами, що плавають у целомічній рідині. Наповнені продуктами розпаду амебоцити виходять назовні через епідерміс щупалець та стінки кишечника.

Кровоносної системи немає; дихання відбувається через поверхню тіла, переважно через тонкі покриви щупалець.

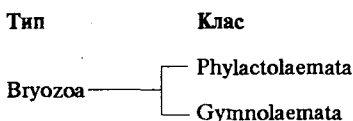
Нервова система складається з надглоткового ганглію, розташованого між ротовим та анальним отворами, від якого відходять нерви до щупалець, стінок тіла та внутрішніх органів. Координація діяльності всіх зооїд колонії зумовлена наявністю загальноколоніального нервового плексуса.

У переважній більшості моховатки гермафродити. Будова статеві системи дуже проста. Статеві клітини формуються з особливих клітин мезодермального походження, розташованих під перитонеальним епітелієм. Запліднення внутрішнє, рухливі сперматозоїди активно рухаються від однієї колонії до іншої і вільно проникають у целом зооїдів зі зрілими яйцеклітинами.

Дробіння яєць повне і в багатьох випадках рівномірне, але не носить впорядкованого характеру. З яєць виходить личинка, що має різну будову в представників різних класів.

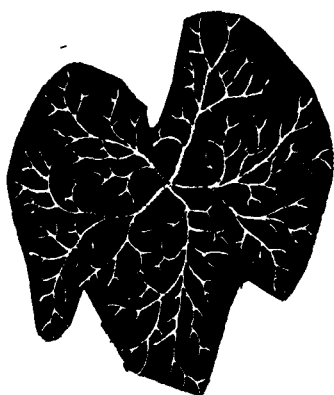
Крім статевого моховатки розмножуються і нестатевим шляхом, зокрема брунькуванням, завдяки чому і відбувається ріст колоній.

До типу Bryozoa належать два класи: Покритороті (Phylactolaemata) та Голороті (Gymnolaemata).

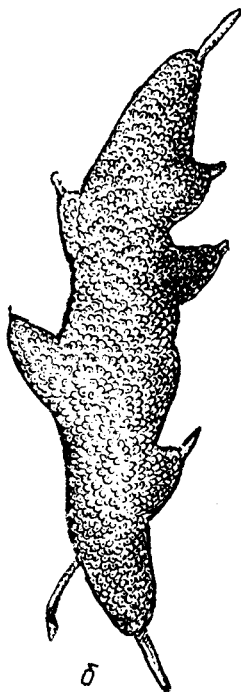


КЛАС ПОКРИТОРОТІ (PHYLACTOLAEMATA)

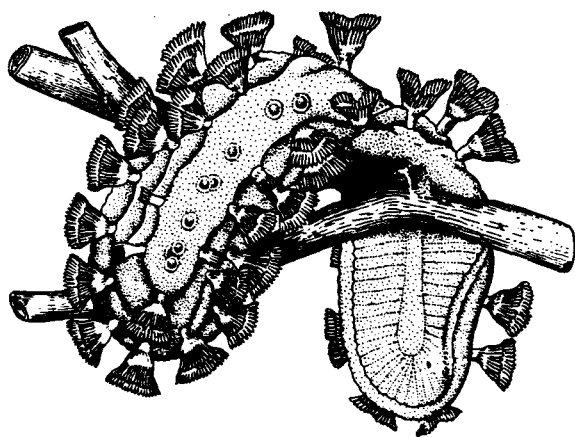
Покритороті — невелика частина (близько 50 видів) виключно прісноводних моховаток, які поширені по всій Земній кулі. Вони утворюють мономорфні колонії різноманітної будови (рис. 134), що ведуть, як правило, прикріпленій



а



б



в

спосіб життя, і лише небагато з них здатні повільно рухатись, як наприклад, дуже поширена *Cristatella mucedo*. Виняток становлять два види роду *Мопобryoozoon*, які ведуть поодинокий спосіб життя.

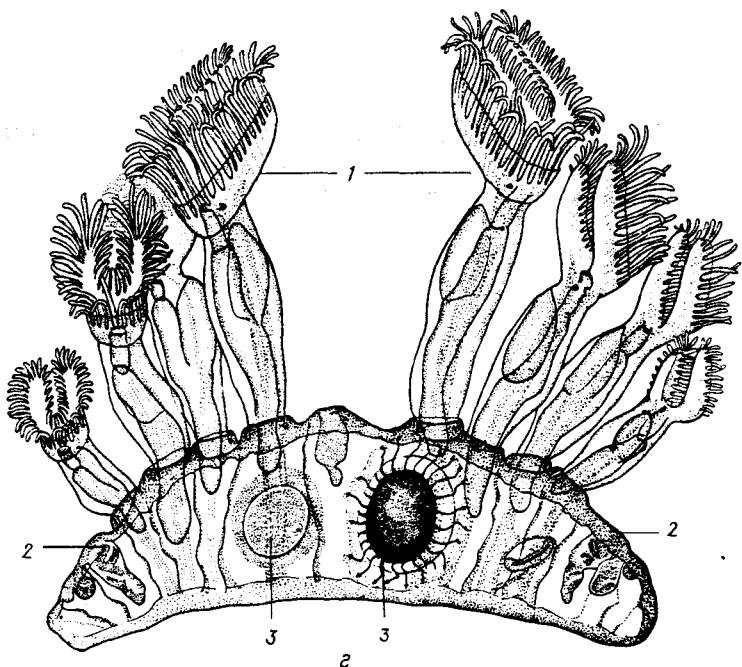


Рис. 134. Покритороті моховатки:

a — *Fredericella sultana*; *б* — *Austrarella indica*; *в* — загальний вигляд колонії *Cristatella mucedo*; *з* — її поперечний розріз; *1* — поліпід; *2* — зона брунькування; *3* — статобласт

Для колоній покриторотих характерний високий ступінь злиття цистидів. Перегородки, або септи, між ними, що складаються з двох шарів перитонеального епітелію, часто неповні, або їх зовсім немає; якщо ж вони є, то пронизані численними порами.

В епідермісі зовнішньої стінки колонії, вкритої тонкою хітиною кутикулою, часто містяться численні залозисті клітини, які виділяють драглисту речовину, що вкриває суцільним шаром всю колонію, за винятком поліпідів. На межі між передньою частиною поліпіда, що висувається назовні, і цистидом епідерміс утворює складку, яка при втягуванні поліпіда замикає отвір. Під епідермісом міститься тонкий шар кільцевих та поздовжніх м'язів, вистелений перитонеальним епітелієм. Скорочення шкірної мускулатури нижньої стінки колонії разом із драглистими виділеннями сприяють руху тих колоній, які не прикріплюються до субстрату.

На передньому кінці кожного поліпіда міститься підковоподібний виріст тіла — *лофофор*, що має численні (20—

80) щупальця, вкриті по внутрішній стороні миготливим епітелієм. Біля своєї основи приблизно на 1/3 щупальця з'єднані між собою міжщупальцевою перетинкою.

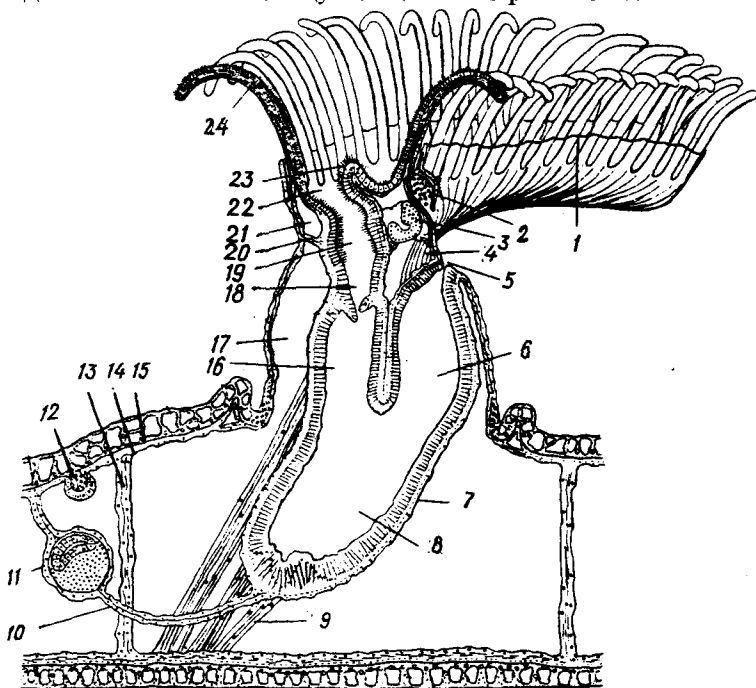


Рис. 135. Схема будови зооїда покриторотих (поперечний зріз):

1 — міжщупальцева перетинка; 2 — целомодукт; 3 — ганглії; 4 — м'язи, що йдуть вздовж лофофора; 5 — анальний отвір; 6 — пілорична частина шлунка; 7, 8, 9 — кільцеві м'язи, сліпий мішок та ретрактор шлунка; 10 — канатик; 11 — статобласт, що формується; 12 — молода брунька; 13 — сегта; 14 — перитонеальний епітелій; 15 — м'язи стінки колонії; 16 — кардіальна частина шлунка; 17 — тубунний відділ целома; 18 — стравохід; 19 — глотка; 20 — діафрагма; 21 — лофофоральний відділ целома; 22 — рот; 23 — епістом; 24 — щупальця

Загальна порожнина колонії, як уже згадувалось в характеристиці типу, безпосередньо переходить у порожнину кожного із зооїдів. Недалеко від лофофора розташована септа, що відділяє від загального целома його передній відділ, який утворює кільцевий канал і заходить у лофофор та щупальця. У септі є пора, через яку обидві ділянки целома з'єднуються між собою.

Серед спеціалізованих м'язів найбільшим є м'яз-ретрактор поліпіда, що тягнеться від нижньої стінки колонії до переднього кінця поліпіда, де він продовжується в м'язи, що проходять з нижньої сторони лофофора. При його скороченні поліпід разом зі щупальцями втягується в цистид, їх

випинання відбувається під тиском целомічної рідини, який збільшується внаслідок скорочення стінок тіла колонії. М'яз-ретрактор при цьому розслаблюється.

Травна система (рис. 135) починається ротом, що розташований в основі лофофора між щупальцями і прикритий зверху невеликим порожнистим виростом — *епістомом* (звідси і назва класу). Рот веде в глотку, вистелену епітелієм, яка переходить у стравохід, відділений від шлунка кільцевим м'язом, що залягає в кільцевій складці перитонеального епітелію. Шлунок починається кардіальною низхідною частиною, що переходить у сліпий мішок, від якого до переднього кінця тіла направлена вузька, так звана пілорична, частина середньої кишки. Закінчується травний тракт невеликою ектодермальною задньою кишкою, що відкривається анусом. У стінках кишечника є шар кільцевих м'язів. Їжа (мікроскопічні діатомові водорості, радіолярії, коловертки, частинки детриту), що надходить у глотку, обертається завдяки рухам війок; подальше її переміщення зумовлене перистальтичними рухами стінок кишечника. Перетравлення їжі відбувається в шлунку, причому воно виключно порожнинне.

Зовні весь кишечник вкритий перитонеальним епітелієм. Від дна сліпого мішка шлунка відходить продовження цього епітелію у вигляді тонкої брижжі, або *канатика*, що тягнеться через порожнину тіла назад, з'єднуючись з перитонеальним епітелієм стінки тіла зооїда.

Видільна система покриторотих представлена двома війчастими каналами (целомодуктами), розташованими в лофофоральному відділі целома між ротовим та анальним отворами. Кожен канал починається в тулубному целомі лійкоподібним розширенням і далі переходить у лофофоральний целом, де обидва канали зливаються в непарний вивідний канал. Через лійки з целомічної рідини в целомодукти проникають амебоцити, заповнені екскретами. Постійного видільного отвору немає, і тому амебоцити, що заповнюють вивідний канал, виводяться час від часу назовні через тимчасову пору. Крім целомодуктів, амебоцити з екскретами виводяться з організму через епітелій щупалець та стінки кишечника і далі з неперетравленими частинками їжі через анус назовні.

Кровоносної та дихальної систем немає. Газообмін відбувається через щупальця та пори, що пронизують верхню стінку; транспорт поживних речовин — через целомічну рідину. Періодичне втягування та випинання поліпіда і перистальтичні рухи кишечника женуть целомічну рідину до всіх частин зооїда і всієї колонії.

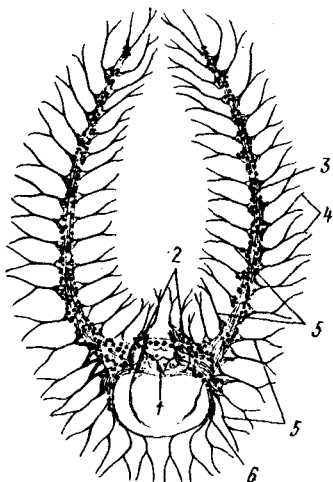


Рис. 136. Схема будови частини нервової системи голоротих:

- 1 — надглотковий ганглія; 2 — нерви епістома; 3 — нервовий тяж лофофора; 4 — нерви щупалець; 5 — радіальні нервові тяжі; 6 — надглоткове нервово кільце

Центральною частиною нервової системи зооїда є надглотковий ганглія; від нього беруть початок два потужні нервові тяжі лофофора, від яких відгалужуються нерви до щупалець. У кожне з них входять два нерви і, крім того, тонкі відгалуження радіальних тяжів, які утворюють у кожному щупальці нервово плетиво. Таке саме плетиво є й у міжщупальцевій перетинці (рис. 136). Від надглоткового ганглія беруть початок також тяж, який утворює кільце навколо стравоходу, нерви, що іннервують епістом, та тяжі, які тягнуться до заднього кінця поліпіда, іннервуючи всі внутрішні органи. У стінках колонії залягає нервово плетиво, до складу якого входять численні нервові клітини,

з'єднані між собою відростками.

Формування гонад тісно пов'язане з перитонеальним епітелієм. Сім'яники в більшості видів розвиваються в товщі канатика, або зрідка в стінках септ, що розділяють порожнини окремих особин; яєчники — на дорзальній стінці колонії.

Запліднення внутрішнє, має місце й самозапліднення. Увесь розвиток до формування личинки проходить у материнському організмі в так званих *оеціях*, що є випинаннями червоні стінки цистида.

Дробіння яєць повне, частково рівномірне, але невпорядковане. Після формування двошарового зародка у нього утворюється спеціальний виріст ектодерми — плацента, через яку він дістає поживні речовини від материнського організму. Сформована личинка руйнує стінку оеція і потрапляє в порожнину тіла зооїда. Шляхи виходу личинки назовні не вивчено, можливо це відбувається через отвори поліпідів, що відмирають.

Більша частина личинки вкрита війчастим епітелієм, частина епітелію, що не має війок, є зачатком ектодерми майбутньої стінки колонії. Над цим зачатком всередині личинки формуються поліпіди майбутньої колонії (рис. 137). Наприклад, у *Plumatella* їх два, а в *Cristatella* — чотири. Вільнопливаюча личинка існує недовго — від кількох хвилин до

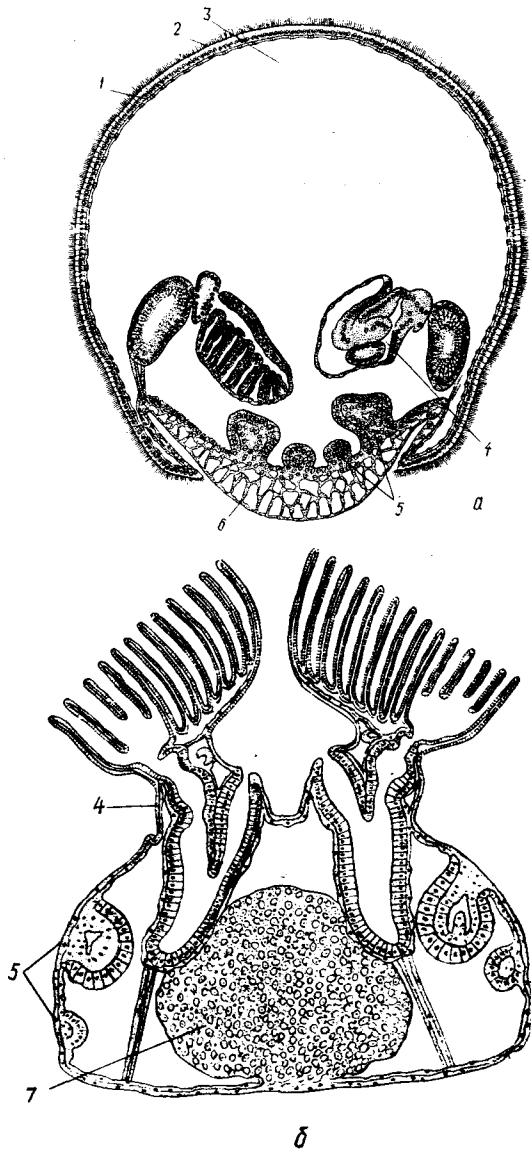
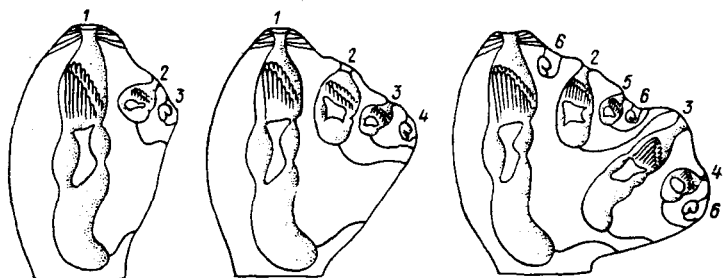
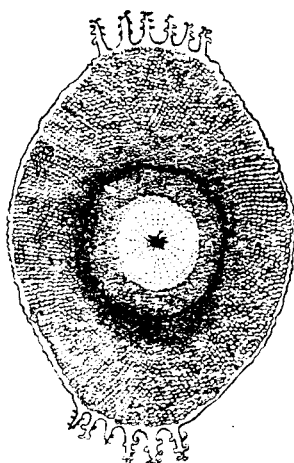


Рис. 137. Личинка (а) та молода колонія (б) *Crisatella mucedo*:

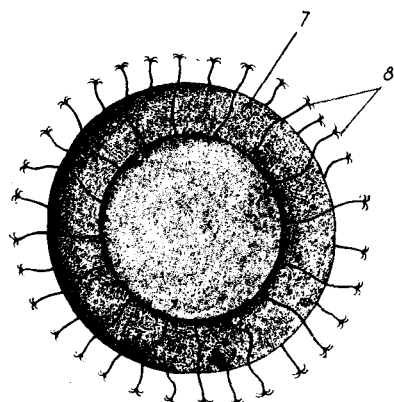
1 — шар мезодермальних клітин; 2 — личинкова війчаста ектодерма; 3 — внутрішня порожнина; 4 — сформований поліпід; 5 — молоді бруньки; 6 — ектодермальний епітелій з численними драгистими включеннями; 7 — залишки епітелію личинки



a



b



c

Рис. 138. Нестатеве розмноження покриторотих:

a — схема брунькування; б, в — спінбласти *Lophorodella cartei* та *Cristatella musceto* відповідно; 1—6 — послідовність появи бруньок; 7 — плавальне кільце; 8 — хітинові гачечки

двох діб, потім вона прикріплюється до субстрату кінцем, вкритим личинковим війчастим епітелієм. Далі починається швидко розростання дефінітивної ектодерми, внаслідок чого війчастий личинковий епітелій опиняється в порожнині личинки і далі розсмоктується та фагоцитуюється. У верхній стінці личинки прориваються отвори, через які поліпиди вивертаються. Весь процес перетворення личинки в молоду колонію триває кілька хвилин.

Подальший ріст колонії пов'язаний з нестатевим розмноженням шляхом внутрішнього брунькування. Брунька формується за рахунок особливих недиференційованих клітин, які прилягають до внутрішньої стінки колонії. Клітини зов-

нішнього епідермісу над брунькою в цьому процесі участі не беруть. З бруньки розвивається повністю сформований поліпід, після чого над ним утворюється отвір у стінці колонії, через який поліпід сполучається із зовнішнім середовищем. Бруньки формуються по краях колонії, де паралельно збільшується поверхня її стінки. При цьому канатик, що відходить від шлунка молодого поліпіда, прикріплюється недалеко від його ротового отвору, і між ними починається розростання стінки колонії, внаслідок чого канатик дедалі більше відсувається від поліпіда. Наступна брунька виникає на сформованій стінці колонії, і все повторюється (рис.138).

Своєрідною формою внутрішнього брунькування в покриторотих моховаток є утворення так званих *статобластів*, які мають спеціальні пристосування для виживання при несприятливих умовах існування — низьких температурах або пересиханні водойм, коли материнська колонія гине. Статобласти утворюються за рахунок спеціальних недиференційованих клітин, що спочатку локалізуються в зовнішньому епідермісі, а далі активно переміщуються в товщу канатика, та клітин самого канатика. Повністю сформований статобласт містить групу мезодермальних клітин, оточених двошаровою епітеліальною оболонкою, яка виділяє на зовнішній поверхні тонку, але міцну складно збудовану хітинову оболонку.

Розрізняють кілька різновидностей статобластів. *Пайн-тобласти* мають овальну чи бобоподібну форму. Після руйнування колонії вони випадають на субстрат, і при сприятливих умовах з них формується нова колонія. *Флотобласти* мають особливе хітинове комірчасте кільце, наповнене повітрям, що дає змогу їм пасивно плавати в товщі води і розноситися течіями в нові місця. Найскладнішу будову мають *спінобласти*, у яких на зовнішній хітиновій оболонці або плавучому кільці утворюються хітинові гачечки, якими вони чіпляються до рухомих предметів або тварин, наприклад до пір'я чи лапок птахів, завдяки чому розносяться на великій відстані.

У кожному статобласті формується один зооїд, який виходить назовні після розкриття хітинової оболонки статобласта, і далі починається швидкий процес звичайного брунькування, що приводить до утворення колонії.

Цікаво зазначити, що в деяких видів, наприклад *Cristatella muscedo*, шляхом поперечного поділу колонії утворюються дві дочірні, які добудовують недостаючі частини.

Покритороті моховатки — мешканці як проточних, так і стоячих водойм, їх знаходять у великих річках, річечках, глибоких озерах, як наприклад Байкал, ставках, канавах то-

що. Їхні колонії оселюються на різних ґрунтах, у тому числі замулених, на нижній стороні листя та стеблах водяних рослин; вони обростають каміння, різні предмети, що затонули, гідротехнічні споруди. Деякі види, зокрема з роду *Plumatella*, досить витривалі до забруднення. Прісноводні моховатки відіграють певну роль у самоочищенні води, але, з іншого боку, як вагомий компонент обростання суден і різних гідротехнічних споруд, вони можуть приносити великі збитки. Особливу загрозу, в тому числі і в Україні, становлять моховатки, наприклад *Plumatella fungosa*, для водопостачання: після загибелі колоній їхні частинки та статобласти засмічують водопровідну мережу.

КЛАС ГОЛОРОТІ (GYMNOLAEMATA)

Голороті моховатки — в переважній більшості морські мешканці, і лише представники трьох родів живуть у солоноватих та прісних водоймах. Їхні колонії, як і в представників попереднього класу, мають різноманітну форму, можуть стелитися по субстрату, обростати різні предмети або бути деревочко- чи кущоподібними, але, на відміну від покриторотих моховаток, до їх складу входять зооїди різної форми і призначення, тобто колонії в них поліморфні.

Основу колоній становлять звичайні годуючі зооїди, або *аутозоїди*, що мають яйцеподібну, циліндричну чи трубчасту будову або мають вигляд чотирьох- чи багатокутних комірок. Поряд з ними в колоніях є видозмінені зооїди: авікулярії, віброкулярії, кенозоїди, що виконують різноманітні функції.

Авікулярії — це зооїди з сильно редукованим поліпідом, що виконують функцію захисту колонії від ворогів. Як видно з рис.139, зовні авікулярії нагадують голову птаха (звідси і назва: лат. avis — птах). Цистид у них витягується в нерухомий відросток, до якого при скороченні спеціальних м'язів кріпиться особливий рухомий відросток — «дзьоб», яким авікулярії захоплюють здобич.

Різновидністю авікулярій є *віброкулярії*, що мають особливий довгий рухливий придаток, який за допомогою спеціальних м'язів робить віброуючі рухи, відганяючи від колонії ворогів та змітаючи з її поверхні сторонні частинки.

Кенозоїди — це трубчасті або пластинчасті особини, вкриті хітиною кутикулою, яка просякнута карбонатом кальцію або без нього і під якою розташований шар ектодерми, і заповнені рихлою мезенхімою. У колонії кенозоїди виконують механічні функції: опорну (столони) або прикріплюючу

(кореневі трубки, або пластинки, за допомогою яких колонія прикріплюється до субстрату).

Крім особин, що активно захищають колонію, у багатьох видів є утвори пасивного захисту — різні вирости зовнішньої стінки: шипи, колючки тощо. У деяких форм вони вкривають усю колонію, роблячи її неприступною.

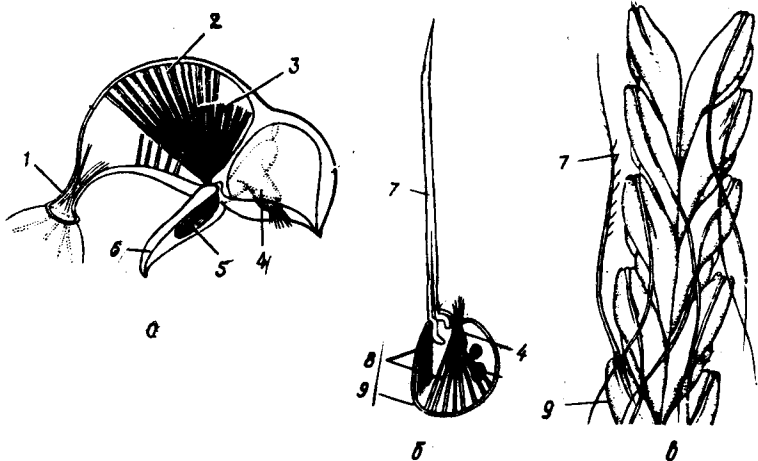


Рис. 139. Видозмінені зоїди:

а, б — схема будови авікулярії та віброкулярії; в — частина колонії *Saberea ellisii* з віброкуляріями; 1 — ніжка; 2, 3 — м'язи, що відкривають і закривають мандибулу; 4 — пальцеподібний виріст з чутливими щетинками; 5 — місце прикріплення м'язів до мандибули; 6 — мандибула; 7 — бич; 8 — м'язи, що його рухають; 9 — цистид

Кожен зоїд має свої власні бічні стінки і, крім того, часто загальну поперечну стінку, що їх відділяє.

Щупальця в голоротих розташовані на передньому кінці поліпіда кільцеподібно навколо ротового отвору. Епістома у них немає. Кількість щупалець невелика — від 8 до 18 (виняток — *Flustra hispida*, яка має 30 щупалець).

Стінки тіла більшості голоротих зовні вкриті хітиною кутикулою, просякнутою вуглекислим кальцієм з домішками солей магнію. Рідше кутикула буває шкірястою або навіть драглистою. Під кутикулою лежить основний ектодермальний шар, що формує кутикулу, а далі різною мірою розвинений шар м'язів, який із внутрішньої сторони вистелений перитонеальним епітелієм.

Передня частина поліпіда завжди вкрита тонкою еластичною кутикулою і, коли він втягується всередину цистида, то щупальця опиняються в її оточенні, у так званій *щупальцевій піхві*, або *атріальній порожнині*. При вип'ячуванні щупалець випинається і щупальцева піхва, але не до кінця, утворюючи навколо отвору кільцеву складку — *діафрагму*.

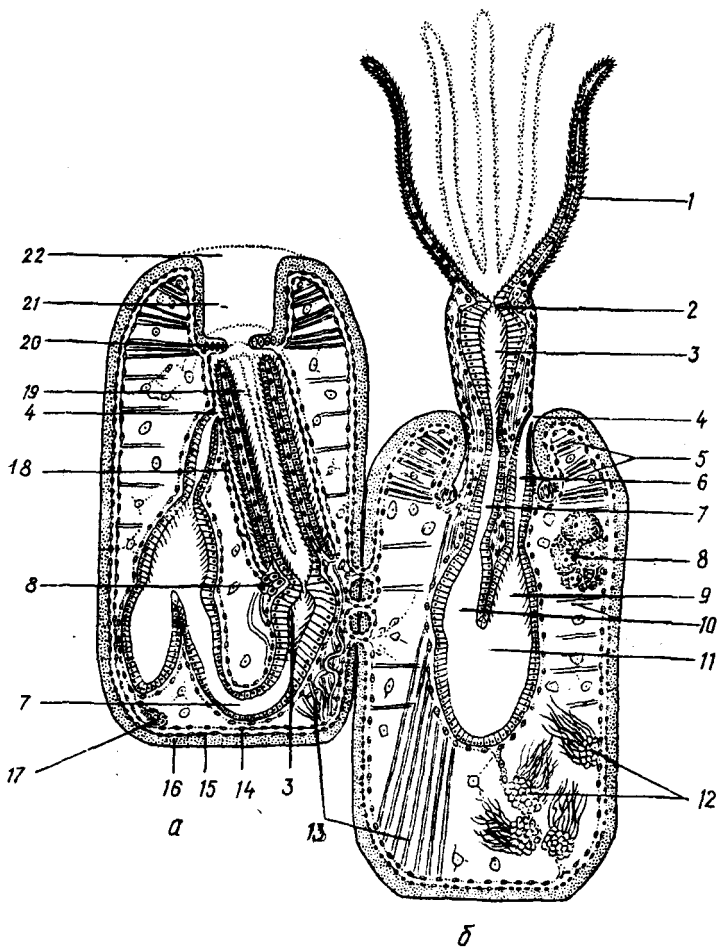


Рис. 140. Схема будови зооїдів голоротих:

a — з втягнутим поліпідом; *b* — з вивернутим; 1 — щупальце; 2 — ротовий отвір; 3 — глотка; 4 — анальний отвір; 5 — м'язи цистиди; 6 — задня кишка; 7 — стравохід; 8 — яечник; 9, 10 — пілорична та кардальна частини шлунка; 11 — слипий мішок шлунка; 12 — сім'яники; 13 — м'язи-ретрактори; 14 — целомічний епітелій; 15 — ектодерма; 16 — кутикула; 17 — канатик; 18 — щупальцева піхва; 19 — атріальна порожнина; 20 — діафрагма; 21 — вестибулум; 22 — отвір цистиди

При повністю втягнутому поліпіді зі щупальцями діафрагма, завдяки кільцевим м'язам, замикає вхід до атріальної порожнини (ряд *Cyclostomata*) або утворює так званий *колар* (див. с. 181), як у представників ряду *Stenostomata*. У моховаток ряду *Cheilostomata* вхід до атріальної порожнини закривається особливою кришечкою, або *оперкулумом*.

М'язи стінок тіла у голоротих в цілому розвинені значно слабше, ніж у покриторотих, у поліпіді це звичайно поз-

довжні м'язи, в цистиді — кільцеві, які часто не замкнені в коло. Із спеціальних пучків м'язів, як і в покриторотих, найпотужніші м'язи-ретрактори, що втягують поліпід у цистид. Спереду вони прикріплені до глотки, ззаду до бічної або задньої стінок цистиди.

Травна система (рис. 140) у більшості голоротих має таку саму будову, як і в покриторотих, і лише в представників ряду *Stenostomata* між стравоходом та шлунком є ще один відділ — мускулястий *жувальний шлунок*, в епітелії якого містяться клітини з сильно склеротизованими зубчастими краями. У стінках усіх відділів кишечника є слабші поздовжні та сильно розвинені кільцеві м'язи, особливо в стравоході та сліпому мішку шлунка. Перетравлення їжі відбувається в шлунку, внутрішні стінки якого, за винятком його пілоричної частини, вкриті залозистими клітинами. Білки та вуглеводи перетравлюються в порожнині, а жири внутрішньоклітинно. Неперетравлені частинки їжі, які виштовхуються зі сліпого мішка, завдяки енергійним скороченням його стінок, надходять у пілоричну частину і тут, завдяки узгодженим рухам вільчастого епітелію, що вкриває її стінки, починають крутитися, збираючись у веретеноподібні грудочки. Останні надходять у задню кишку, де огортаються слизом і виводяться через анус назовні.

Целомодуктів у голоротих немає, функцію виділення виконують, як і в покриторотих, амебоцити ціломічної рідини.

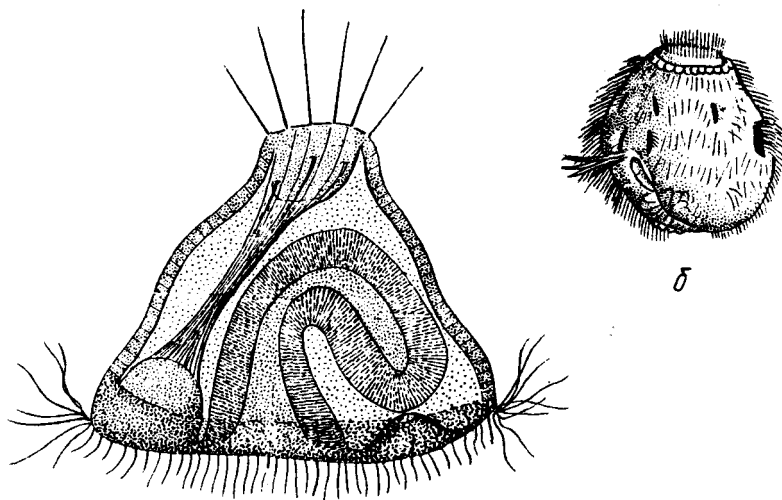
Кровоносної та дихальної систем також немає; газообмін та транспорт поживних речовин відбувається так само, як і в покриторотих.

Нервова система складається з надглоткового ганглію, що міститься між ротом і анусом, від якого відходять нерви до щупалець і кишечника. Функцію органів чуття виконують чутливі нервові клітини, що розташовані на щупальцях.

Більшість голоротих — гермафродити, і лише незначна частина — роздільностатеві. Гонади формуються в мезодермальному шарі стінок тіла зооїди, сім'яник — на канатику або стінках поблизу нього, яєчник — на бічній та передній стінці тіла.

Запліднення внутрішнє, відбувається в порожнині тіла. У небагатьох видів запліднені яйця виходять назовні через так званий *щупальцевий орган*, який розвивається під час дозрівання статевих продуктів. Цей орган має вигляд каналу, вистеленого вільчастим епітелієм, через який яйце з целома виходить назовні, де підхоплюється струмом води, що створюється війками щупалець. Частіше яйця розвиваються в материнському організмі, у ціломі або в оеціях. Оеції бувають двох типів. Одні спочатку розвиваються як аутозоїди, але

потім у них дегенерує поліпід; інші формуються на передній стінці зооїда спочатку у вигляді двох її випинів, що зростаються в двостінну пластинку. Вона росте, загинається і утворює шоломоподібний міхур з отвором — своєрідну виводкову камеру.



a

Рис. 141. Личинки голоротих:

a — *Farella repens* (типу цифонаут); *b* — *Bugula flabellata*

Дробіння яєць повне і звичайно рівномірне. В одних видів воно наближається до спірального, в інших — до радіального. При розмноженні у представників ряду *Cyclostomata* спостерігається явище *поліембріонії* (утворення з одного яйця кількох зародків), яке пов'язане з невеликою кількістю в колоніях зооїдів, що здатні продукувати статеві клітини, до того ж у невеликій кількості.

У результаті ембріонального розвитку в різних видів утворюються різні мікроскопічні личинки, які відрізняються будовою покривів та ступенем розвитку кишкового тракту. Найскладнішу будову мають личинки — *цифонаути*. Їхнє тіло, що має вигляд сплющеного з двох сторін конуса (рис. 141), огорнене двостулковою кутикулярною черепашкою, яку виділяють шкірні покриви. На вершині цифонаута міститься *аборальний орган* з чутливими війками. Основа конуса, оторочена віночком війок, ввігнута і утворює переддвер'я — *атріум*, куди відкриваються ротовий та анальний отвори. Перед ротом в атріумі розташований особливий *грушоподібний орган* чуття, а поблизу ануса — *присосок*. Цифонаут має функ-

ціонуючий кишечник та первинну порожнину тіла, в якій плавають недиференційовані мезодермальні клітини.

Після певного періоду вільноплаваючого життя, який триває від одного місяця до року, личинка опускається на дно і починає шукати місце, придатне для прикріплення. Вона повзає по дну, випнувши вперед грушоподібний орган, ніби язиком, обмацуючи ним субстрат. Згодом вона прикріплюється присоском до субстрату, її тіло сплющується, черепашка відпадає, і личинка набуває вигляду плоского мішечка. Починається метаморфоз, в процесі якого більшість личинкових органів руйнується. Зокрема, повністю руйнується ентодермальна частина кишечника, а новий кишечник формується за рахунок ектодерми.

Цифонаути характерні переважно для видів, які відкладають яйця, наприклад для *Alcyonidium albidum*, *Farella repens* (ряд *Stenostomata*), *Electra pilosa*, *Membranipora membranacea* (ряд *Cheilostomata*). У більшості ж моховаток із цих рядів період активного життя личинки скорочений до кількох годин, їх личинки дуже спрощені, вони не мають кишечника, черепашки тощо; у них зовсім не утворюється ентодермальний зачаток.

На верхній стороні личинки, протилежній місцю прикріплення, закладається здебільшого одна, на відміну від покриторотих, перша особина — *анцеструла* — родоначальниця майбутньої колонії. Формування колонії пов'язане з нестатевим розмноженням через брунькування.

У житті колоній голоротих моховаток велику роль відіграють процеси дегенерації та регенерації. У кожній колонії, в її старішій частині є так звані бурі тіла, які є дегенерованими поліпідами. Щодо причин їх утворення існують різні думки. Найбільше поширена думка про те, що в стінках кишечника накопичується велика кількість амебоцитів з екскреціями, а це робить неможливим перетравлення їжі й призводить до відмирання поліпіда. Підтвердженням цього є формування в деяких випадках нового поліпіда в такий спосіб, що буре тіло опиняється в його шлунку і далі виводиться через анус назовні. Але є й інша думка: відмирання поліпідів пов'язане з нестачею їжі, кисню, підвищенням та зниженням температури тощо, тобто з дією зовнішніх факторів. На місці відмерлого поліпіда, як правило, утворюється новий.

Голороті поширені в усіх морях і особливо тропічної та субтропічної зон. Мешкають вони на різних глибинах, від припливно-відпливної смуги до глибини близько 6 тис. м. Вони віддають перевагу твердим ґрунтам, скелям, камінню та черепашняку, і лише небагато видів оселюються на м'яких піщано-мулистих ґрунтах. Досить часто їх знаходять на водо-

ростях, трубках сидячих поліхет, черепашках моллюсків. Колонії дуже різноманітні за формою, як і колонії покриторотих, але ця різноманітність ще збільшується завдяки поліморфізму зооїдів і химерності їх розташування.

Голороті моховатки, особливо форми, що не мають вапнякових стінок, відіграють певну роль у житті моря як корм для риб, птахів, морських їжаків, голотурій, поліхет. Особливо цінним кормом для мальків риб є личинки моховаток.

Практичне значення голоротих, як і покриторотих, зумовлене їх участю в обростанні суден та різноманітних підводних споруд, у тому числі морських водозаборів. Водночас голороті моховатки, поряд із форамініферами, слугують характерними керівними формами для визначення віку тих чи інших відкладів при пошуках корисних копалин. Моховатки є однією з постійних груп тварин, які беруть участь у побудові рифогенних утворів.

До класу *Gymnolaemata* належать три ряди, основною діагностичною ознакою яких є будова отвору в стінці зооїда, через який втягується та випинається поліпід. Цей отвір у старій літературі часто називали ротовим, що і знайшло відображення в латинських назвах рядів (лат. *stoma* — рот).

Клас	Ряд
<i>Gymnolaemata</i>	— <i>Cyclostomata</i>
	— <i>Ctenostomata</i>
	— <i>Cheilostomata</i>

Ряд Кругороті (*Cyclostomata*). Колонії кругоротих складаються з зооїдів, що мають вигляд циліндричних або сплюснених трубок, які ростуть поодинокими рядами або зібрані в прості чи розгалужені пластинки, які стелються по субстрату; часто колонії стовбуро- або куцподібні (рис. 142). В аутозооїдів передній кінець зтягнутий мембраною, у центрі якої міститься термінальна пора, через яку рухається поліпід.

Характерною ознакою представників ряду є наявність у них особливого органа — *перетинчастого мішка*, в який втягується поліпід. Стінки мішка складаються з мезодермальних клітин, що виділяють зовнішню безструктурну мембрану. Мішок заповнений ціломічною рідиною; він відіграє роль гідростатичного апарату при виштовхуванні поліпіда назвні.

Ряд Гребінчастороті (*Ctenostomata*). Колонії мають різноманітну форму; вони прямостоячі або кіркоподібні, але відрізняються від колоній інших голоротих відсутністю в стінках їх зооїдів вуглекислого кальцію. Хітинова кутикула

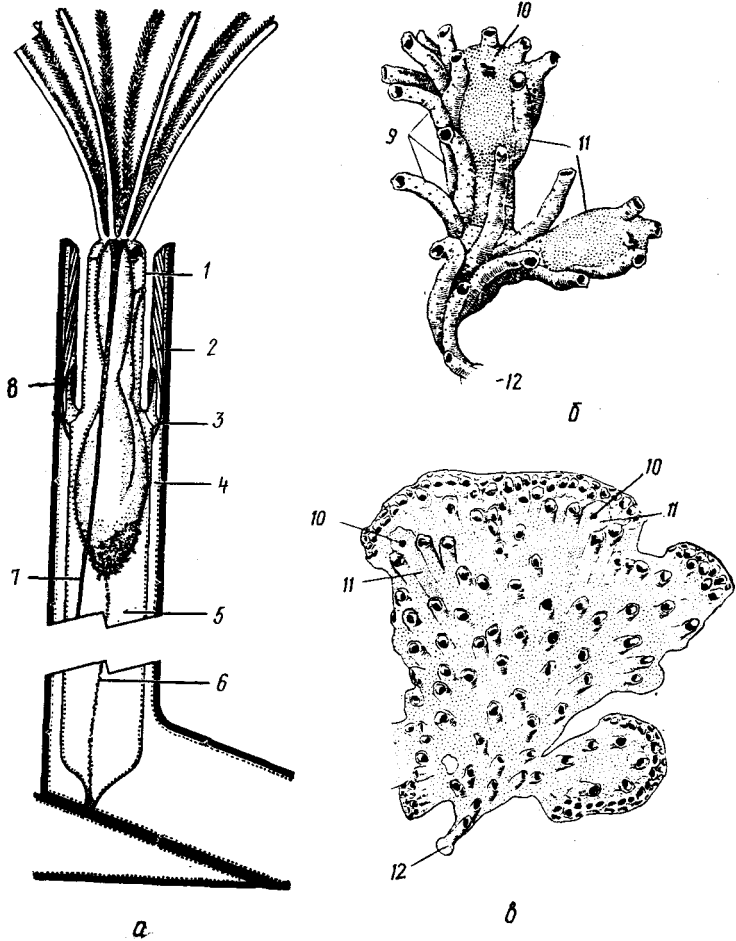


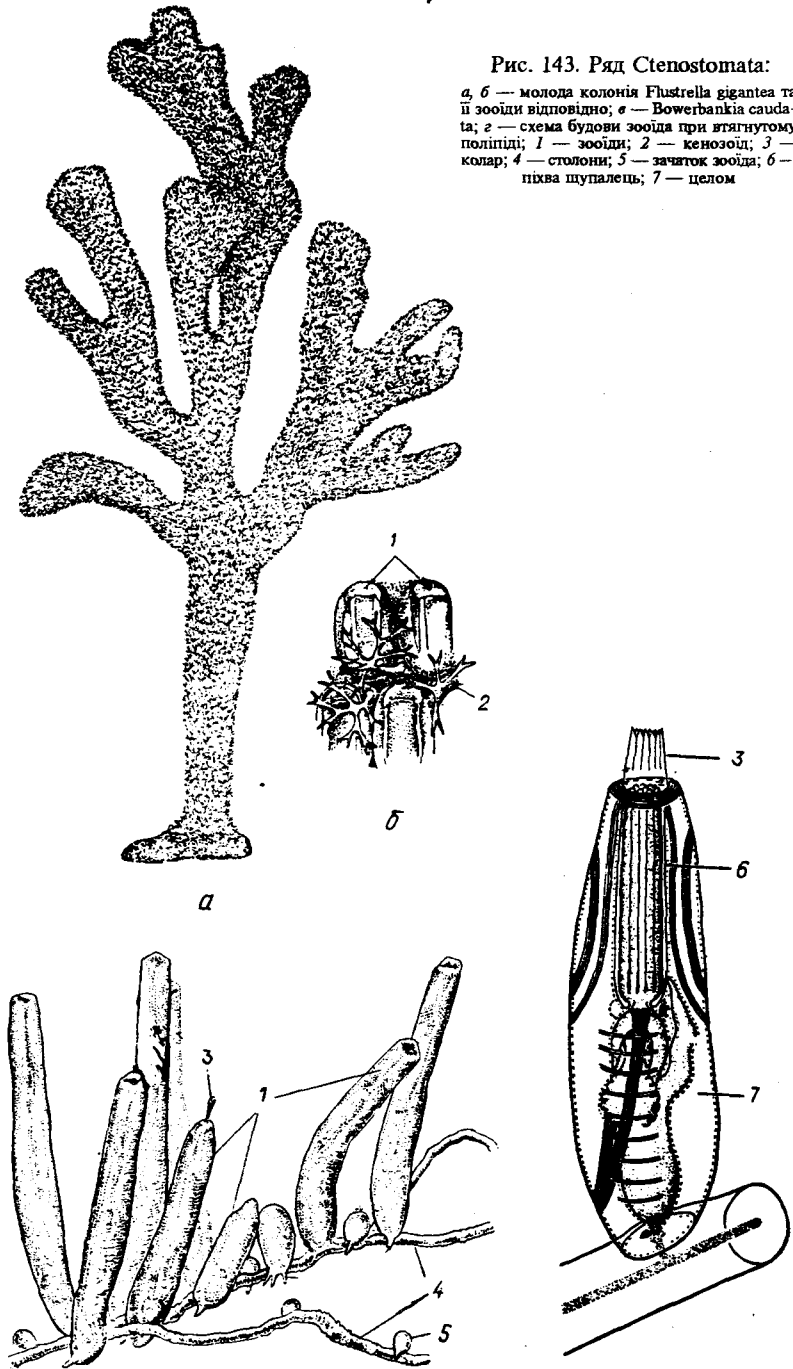
Рис. 142. Ряд Cyclostomata:

а — схема внутрішньої будови; *б* — *Proboscina fecunda*; *в* — *Oncousoecia diastoporides*; 1 — щупальцева піхва; 2 — м'язи, що розширюють вестибулум; 3 — лігament; 4 — целом; 5 — перетинчастий мішок; 6 — канатик; 7 — столон; 8 — атріальний сфінктер; 9 — зооїди; 10 — отвір гонозоїда; 11 — гонозоїд; 12 — кенозоїд

може бути шкірястою товстою чи прозорою тонкою або драглистою. Форма окремих зооїдів у цілому мішкоподібна, видовжена чи округла. Зооїди відбруньковуються на столоні безсистемно, попарно або у вигляді пучків (рис. 143). Назва ряду пов'язана з наявністю в передній третині тіла поліпіда особливого комірця (колара), що є складчастою хітиноїдною мембраною. У розправленому стані комірець огортає основу

Рис. 143. Ряд Stenostomata:

а, б — молода колонія *Flustrella gigantea* та її зоїди відповідно; в — *Bowerbankia caudata*; г — схема будови зоїди при вигнутому поліпіді; 1 — зоїди; 2 — кенозоїд; 3 — колар; 4 — столони; 5 — зачаток зоїди; б — піхва шупалець; 7 — целом



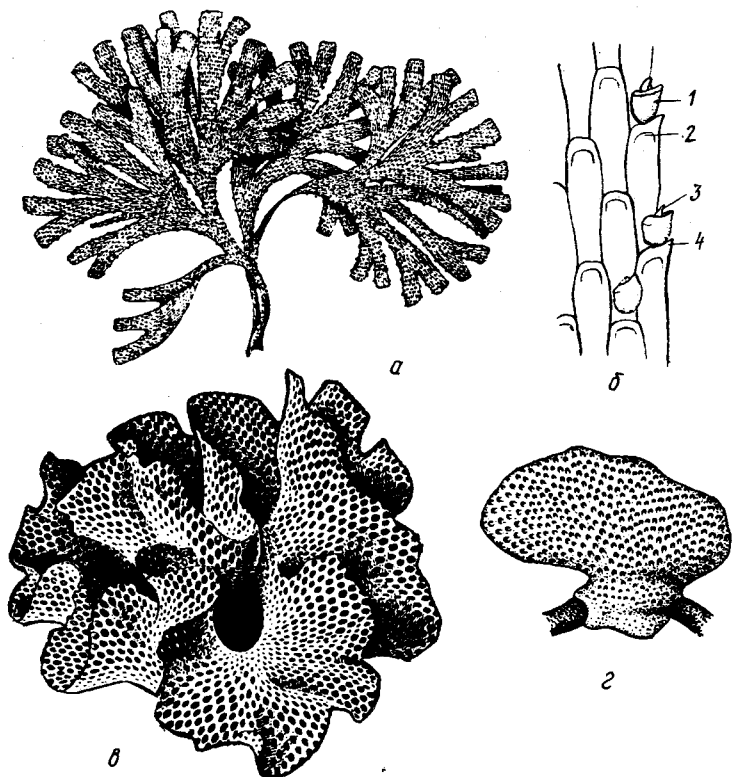


Рис. 144. Ряд Cheilostomata:

а, б — загальний вигляд колонії *Dendrobaenia flustroides* та схема будови її частини відповідно; а — *Reterora cellulosa*; г — *Porella saccata*; 1 — авікулярій; 2 — оперкулум; 3 — мандибула; 4 — шип

поліпіда, і при його втягуванні комірць втягується не весь, а частина, що залишається назовні, нагадує гребінець.

Ряд Губороті (Cheilostomata). Колонії губоротих та окремі зооїди відзначаються надзвичайно різноманітною формою (рис. 144), а зооїди — найвищим ступенем поліморфізму серед моховаток. Саме в них є всі типи видозмінених зооїдів. Кенозоїди представлені коренеподібними трубками, що закінчуються розширеними розгалуженими пластинками, якими колонія прикріплюється до субстрату, або м'якими, заповненими рідиною трубками, що, проникаючи у м'який ґрунт, закріплюються там і підтримують верхню крону із зооїдів. У деяких видів в кенозоїдах накопичуються поживні речовини тощо.

Головною діагностичною ознакою губоротих є наявність губоподібної кришечки, або оперкулума, що закриває за до-

помогою спеціальних м'язів отвір зооїда при втягнутому поліпіді. Відкривання отвору відбувається простим виштовхуванням оперкулума при випинанні поліпіда.

ВИКОПНІ МОХОВАТКИ

Завдяки наявності у голоротих вапнякових стінок їхні залишки добре зберігаються. Вони відомі починаючи з ордовіка. У той час, крім нині існуючих рядів *Cyclostomata* і *Stenostomata* (*Cheilostomata* з'явилися пізніше — в юрському періоді мезозойської ери), жили представники багатьох рядів, серед яких найбільш характерні Поверненороті (*Tegostomata*) з масивними напівсферичними, циліндричними або гілчастими колоніями та Прихованороті (*Cryptostomata*), в яких колонії переважно були сітчасті й складались із переплетених перекладин. Моховатки цих рядів вимерли до кінця палеозою.

Палеозойські моховатки брали участь в утворенні рифів, як головні будівники (бріозойні рифи) або разом з іншими рифоутворюючими організмами. Бріозойні рифи відомі в багатьох місцях Земної кулі; в Україні — це рифи Керченського півострова, утворені виключно в результаті життєдіяльності моховаток.

ТИП ПЛЕЧОНОГІ (BRACHIOPODA)

Плечоногі — це виключно морські донні тварини, що ведуть прикріплений спосіб життя. Описано близько 280 сучасних та більше 10 тис. викопних видів.

Зовні брахіоподи нагадують молосків — їхнє м'яке тіло міститься в двостулковій *черепашці*, тому довгий час їх відносили до м'якунів, і по аналогії з іншими класами цих тварин (Червононогі, Головоногі) вони дістали назву Плечоногі, проте за будовою тіла вони з молосками не мають нічого спільного.

Стулки черепашки в плечоногих вкривають м'яке тіло не з боків, а з черевної та спинної сторін. Тіло займає лише третину черепашки, дві інші третини вистелені двошаровою складкою — *мантією* і обмежують *мантійну порожнину*, в якій міститься фільтруючий апарат, утворений виростами тіла, так званими *руками*, що вкриті, як правило, численними *щупальцями*.

Плечоногі — ціломічні тварини, їхня м'язова система включає окремі м'язи стінок тіла та різних органів, а також

спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинені м'язи, що відкривають і закривають черепашку.

Травна система наскрізна або анальний отвір відсутній. Органи виділення представлені однією або двома парами целомодуктів. Спеціальних органів дихання немає, і їх функцію значною мірою виконують руки. Кровоносна система включає серце та систему судин. Нервова система розвинена слабо, є навколوجلоткове нервове кільце, від якого іннервується все тіло. Спеціальних органів чуття немає.

Більшість плечоногих роздільностатеві. Гонади містяться в целомічних порожнинах мантиї, і, як правило, їх дві пари. Розвиток з метаморфозом або прямий.

Тип *Brachiopoda* включає один клас з тією самою назвою, до складу якого входять дві групи видів, які виділяються як підкласи — Беззамкові (*Inarticulata*, або *Ecardines*) та Замкові (*Articulata*, чи *Testicardines*).

КЛАС ПЛЕЧОНОГІ (ВРАСНІОРОДА)

Плечоногі — мешканці морів з нормальною солоністю води. Розміри в них, переважно, сантиметрові, найбільший сучасний вид *Magellania venosa* досягає 8,4 см. Усе м'яке тіло плечоногих ховається в черепашці, черевна стулка якої звичайно більша за розмірами, ніж спинна. Відкритий заокруглений край черепашки відповідає передньому кінцю тіла, закритий більш загострений — задньому. Хімічний склад черепашки різний у представників підкласів Беззамкових та Замкових. У Беззамкових у черепашці багато органічної речовини, а неорганічну частину складають фосфати кальцію і магнію; у Замкових — органічна речовина становить всього 2%, а фосфат кальцію замінюється карбонатом кальцію. Поверхня черепашки рідко буває гладенькою, звичайно на ній розвивається концентрична скульптурація, у тому числі добре помітні лінії наростання, та радіальна скульптурація у вигляді складок, ребер, зрідка голок тощо.

Стулки черепашки на задньому кінці з'єднуються в беззамкових брахіопод лише за допомогою м'язів, а в замкових, крім того, ще й за допомогою виростів заднього краю черевної черепашки, що входять у заглиблення заднього краю спинної стулки, утворюючи замок — міцне зчленування, яке неможливо роз'єднати. Замок дає змогу лише злегка розтуляти стулки черепашки.

Зрідка плечоногі прикріплюються до субстрату черевною стулкою (наприклад, *Stania*), але здебільшого це відбувається за допомогою особливого вироста тіла, що називають *ногою*,



Рис. 145. Плечоногі, що прикріплюються до субстрату стебельцем

мають різну довжину, форму і вкриті різною кількістю щупалець. У невеликих за розміром тварин вони зігнуті кільцеподібно і вкриті небагатьма щупальцями. Із збільшенням маси тіла і відповідно потреби в більшому об'ємі їжі, руки подовжуються і закручуються в спіраль, часто конусоподібну (рис. 146). Кількість щупалець відповідно значно збільшу-

або *стебельцем* (рис. 145). Стебельце виходить з черепашки або між стулками, або через отвір у черевній стулці. Воно вкрите зовні товстою рогоподібною кутикулою. Стебельце міцно з'єднується з шорстким субстратом всією поверхнею підшви, що утворює його задній розширений кінець, або її коренеподібними відростками.

У задній третині черепашки міститься м'яке тіло плечоногих, на передньому

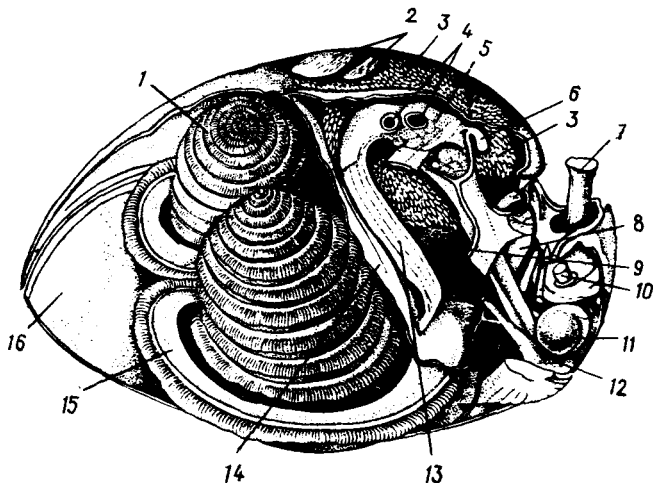


Рис. 146. Внутрішня будова плечоногих (з тварини знято спинну стулку черепашки з мантиєю):

1 — права рука; 2 — спинний кінець м'язів-замкачів; 3, 4 — частки та перерізані протоки печінкової залози відповідно; 5 — шлунок; 6 — серце; 7 — стебельце; 8 — целомодукт; 9 — кровоносна судина; 10 — м'яз стебельця; 11 — кінцеве потовщення задньої кишки; 12 — черевний кінець м'язів-замкача; 13 — стравохід; 14 — передня стінка м'язового тіла; 15 — ліва рука; 16 — черевна стулка черепашки

ється. Щупальця вкриті війками, завдяки їхнім коливальним рухам вода проганяється між щупальцями. Вздовж зовнішньої сторони рук проходить глибока, густо вкрита війками борозна, по якій дрібні частинки їжі підганяються до основи рук у ротовий отвір. Рух війок зумовлює також постійну зміну води в мантийній порожнині, що сприяє нормальному диханню.

Постійна форма рук зумовлена, по-перше, тим, що вони складаються з міцної хрящеподібної тканини, по-друге, тургорною напругою рідини, що міститься в целомічному синусі, який проходить всередині руки і, по-третє, наявністю в багатьох плечоногих особливих скелетних виростів спинної стулки черепашки, які іноді мають дуже складну будову. У деяких видів між обома руками є м'ясисті та скелетні перемички.

Тіло плечоногих вкрите одношаровим епітелієм, який на спинній і черевній стороні продовжується в двошарову складку — мантию, що вистилає вільну від м'якого тіла частину черепашки — мантийну порожнину. Уздовж переднього краю черепашки мантия потовщується у вигляді валка, на якому розташовані хітиноїдні крайові щетинки, що захищають фільтруючий апарат від забруднення великими частинками. Під епітелієм розташований тонкий шар сполучної тканини, глибше лежить війчастий перитонеальний епітелій, що обмежує об'ємну порожнину тіла. Окремі ділянки целома вдаються між обома листками мантиї, утворюючи там досить складну мережу, а також заходять у руки. Тут є основний целомічний синус, що відокремлений від загальної целомічної порожнини перетинкою (саме тургор його целомічної рідини підтримує руки), та додатковий, тонший синус, що вільно з нею сполучається.

У беззамкових стулки черепашки з'єднані між собою виключно м'язами. Один непарний та п'ять парних м'язів відкривають і закривають стулки черепашки і рухають їх спереду назад відносно одна одної, а також кожну окремо вбік. Стебельце, яке виходить між стулками черепашки, має власну мускулатуру. У замкових стулки відкриваються і закриваються завдяки роботі лише двох груп парних м'язів. Стебельце, що виходить назовні через отвір у черевній стулці, власних м'язів не має. Рух черепашки навколо осі (до 90°), згинання до субстрату та повернення у вертикальне положення забезпечують м'язи, що прикріплені до стінок черепашки та до стебельця.

Травна система починається невеликим щілиноподібним ротовим отвором, розташованим на дні навколоротової заглибини, що є розширенням війчастої борозенки рук. Загли-

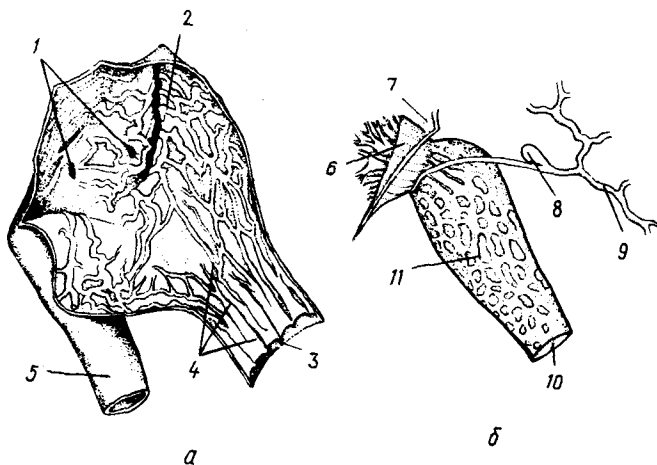


Рис. 147. Шлунок, розтягний уздовж (а), та видільна система (б) плечоногих *Hemimithris psitacea*:

1 — отвори протоки печінкової залози; 2, 3 — стінка шлунка та задньої кишки відповідно; 4 — складки на внутрішній поверхні кишечника; 5 — стравохід; 6 — лійка целоמודукта; 7 — мезентерій; 8 — потовщення кровоносної судини (додаткове серце); 9 — мантіяна кровоносна судина; 10 — видільний отвір; 11 — екскреторна частина целоמודукта

бина зверху прикрита складкою покривів. Рот веде в стравохід, що переходить у шлунок, за яким тягнеться порівняно вузька задня кишка, яка в замкових плечоногих закінчується сліпо, а в беззамкових — відкривається назовні анальним отвором. По боках кишечника розташовані численні травні залози (інколи їх називають печінковими залозами), протоки яких зливаються і відкриваються в шлунок чотирма головними протоками. Харчові частинки, що надходять з шлунка в ці залози, перетравлюються; тут же відбувається всмоктування. Кишечник петлеподібний, у порожнині тіла він підвішений на спинному, черевному та поперечних мезентеріях. Живляться плечоногі дрібними планктонними водоростями та безхребетними.

Видільна система представлена однією або двома парами трубчастих целоמודуктів. Одним кінцем з лійкоподібним розширенням целоמודукт відкривається в целом, другим, вузьким — через невеликий отвір назовні. Екскреторну функцію виконує каналець целоמודукта, стінки якого з внутрішньої сторони мають губчасту будову (рис. 147).

Кровоносна система має центральний орган — серце, яке у вигляді витягнутого мускулястого мішечка прилягає до шлунка. Від серця відходить одна судина, що розпадається спочатку на дві і далі на багато судин, які утворюють розгалуження в мантії, статевих синусах, підходять до целоמודуктів, заходять у руки і щупальця тощо. Кров безбарвна, у

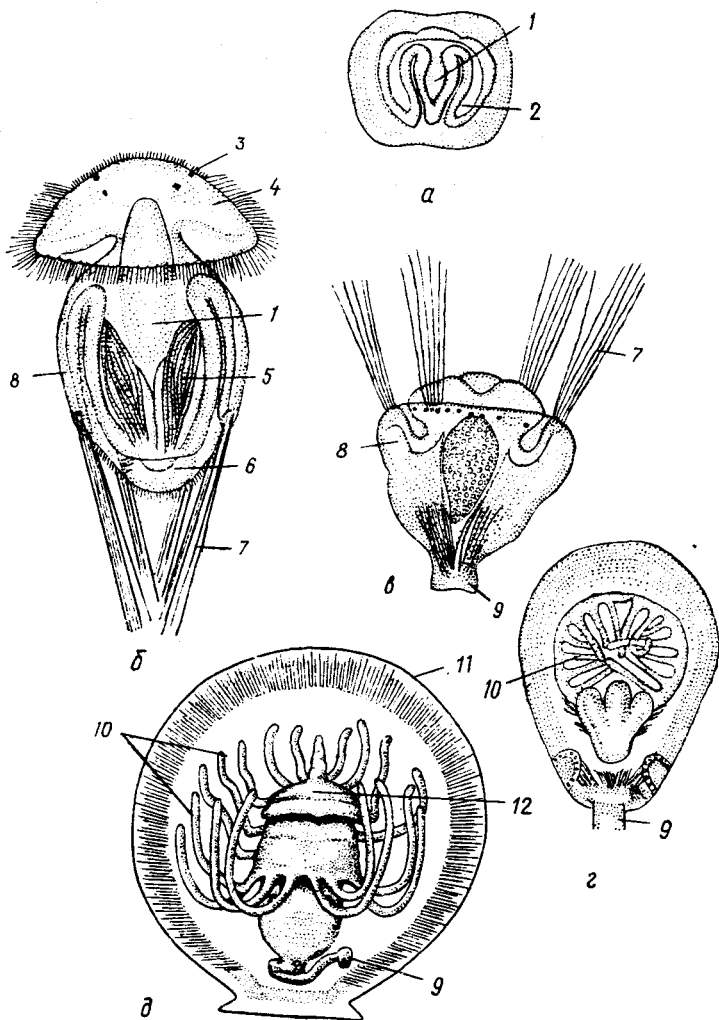


Рис. 148. Розвиток плечоногих (а—с — Testicardines; д — Ecardines):

а — утворення целома в зародка; б — вільноплаваюча личинка; в — личинка, що прикріпилася до субстрату; г — молода брахіопода; д — личинка Ecardines: 1 — зачаток кишки; 2 — целома; 3 — вічка; 4 — головна лопать; 5 — м'язи; 6 — зачаток стебельця; 7 — щетинки; 8 — мантийна складка; 9 — стебельце; 10 — шупальця; 11 — черепашка; 12 — передротова лопать

ній немає формених елементів. Рух крові зумовлюється скороченням серця та додаткових пульсуючих розширень на судинах, наприклад біля целомодуктів.

Функцію органів дихання виконують, переважно, руки, які, завдяки численним тонкостінним шупальцям, мають велику поверхню для газообміну.

Центральна частина нервової системи складається з невеликого парного ганглію, що лежить над стравоходом і тонкими конективами з'єднується з дещо більшим ганглієм, що міститься під стравоходом. Від верхнього ганглію іннервуються руки, від нижнього — решта органів тіла.

Спеціальних органів чуття немає. На передньому краї мантиї в деяких видів є пігментовані ділянки, що реагують на світло. Вільноплаваючі личинки брахіопод мають вічка та статоцисти.

Усі плечоногі, за винятком трьох середземноморських гермафродитних видів роду *Argurotheca*, роздільностатеві.

Статеві залози (звичайно їх дві пари) містяться в порожнинах целома спинної і черевної складок мантиї. Вони мають гронаподібну форму, статеві клітини закладаються під епідермальним епітелієм і після дозрівання виходять у целом, звідки виводяться назовні через целомодукти. Запліднення яєць відбувається або в мантийній порожнині самиці (підклас *Testicardines*), або поза її тілом у воді (підклас *Ecardines*). У першому випадку розвиток зародка відбувається в мантийній порожнині в складках епітелію рук, або в спеціальній сумці, що утворюється біля основи рук, звідки виходить уже сформована личинка.

Дробіння яєць повне, майже рівномірне, наближається до радіального, хоча бувають варіації. Мезодерма в плечоногих закладається інакше, ніж у попередніх типів — у вигляді пари мішкоподібних вип'ячувань ентодермального кишечника (рис. 148, *a*), які згодом відшнуровуються і утворюють два ціломічні мішки; це нагадує ентероцельний розвиток мезодерми у вторинноротих (див. далі).

У замкових брахіопод (підклас *Testicardines*) з яйця виходить планктонна личинка (рис. 148, *b*). Її тіло складається з трьох відділів: головного, тулубного та стебельцевого. Головний відділ має вигляд парасольки, облямованої війками, з тім'яною пластинкою та чотирма вічками; на тулубному є дві складки шкіри (мантиї) — спинна й черевна, які звішуються вниз; стебельцевий відділ має вигляд коротенького сосочка. Личинка не живиться; рота і ануса в неї немає, кишечник сліпо замкнений. Через 10—30 днів личинка осідає на дно, прикріплюючись стебельцем до субстрату. Обидві складки її мантиї загортаються догори і охоплюють тулуб і голову личинки, причому внутрішня поверхня мантиї стає зовнішньою. Головний відділ з органами чуття редукується, залишаючи невеличку складочку — епістом, біля основи якого з'являється рот. Складки мантиї виділяють черепашку;

стебельцевий відділ виростає в стебельце. Біля рота утворюються зачатки рук, спочатку у вигляді двох горбків, які ростуть, спіральсно закручуються, на них з'являються щупальця (рис. 148, в, г).

У беззамкових плечоногих (підклас Ecardines) з яйця виходить личинка, яка вже має лофофор зі щупальцями та двостулкову черепашку (рис. 148, д); вона плаває за допомогою лофофора, який висувається з черепашки. Личинка протягом місяця веде планктонний спосіб життя, живлячись у цей час, а потім прикріплюється до субстрату і без значної перебудови органів перетворюється на дорослу брахіоподу.

Брахіоподи населяють переважно шельфову зону морів, і лише невелика кількість видів мешкає на значних глибинах. Тепер відомо близько 30 видів, які мешкають на глибинах понад 2 тис. м, і лише три — знайдено на глибині до 6 тис. м. Переважна більшість плечоногих міцно прикріплюється черевною стулкою чи стебельцем до твердих субстратів — каміння, скель, черепашок та інших скелетних утворів різних безхребетних, і лише представники беззамкових брахіопод родини Lingulidae ведуть риючий спосіб життя. Мешкають вони в припливно-відпливній зоні на невеликих глибинах, роблячи в піщаних та мулистих ґрунтах вертикальні нірки, вистелені слизом (рис. 149). Їхня довга мускулиста нога закріплюється в нижній частині нірки, і при найменшому подразненні вона швидко скорочується, втягуючи тварину в нірку. Нірка будується і відновлюється після її обвалу риючими рухами стулоч і ноги.

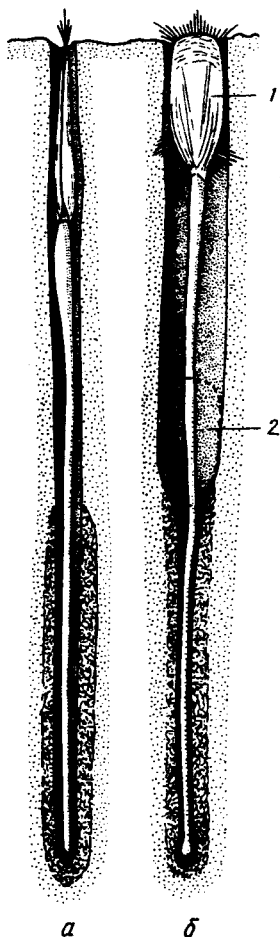


Рис. 149. Схема розташування представника родини Lingulidae в нірці:

а, б — вигляд збоку та з черевної сторони; 1, 2 — тварина, що висунулася з нірки, та у втягнутому стані відповідно

ВИКОПНІ ПЛЕЧОНОГІ

Найдавніші залишки брахіопод (у викопному стані добре зберігаються вапнякові чи фосфатні черепашки та скелети рук) відомі з верхніх горизонтів протерозою, де знайдено хітинофосфатні черепашки беззамкових. У нижньому кембрії представлені майже всі існуючі нині ряди цього підкласу.

Цікаво, що представники сучасного роду *Lingula* відомі, починаючи з ордовіка, тобто цей рід існує близько 450 млн років. Найбільший розквіт брахіопод припадає на палеозой.

Викопні брахіоподи мають велике практичне значення як керівні форми при визначенні геологічного віку того чи іншого шару Землі при пошуках корисних копалин.

Із залишків фосфатних черепашок ордовіцьких видів роду *Obolus* утворились так звані *оболові породи*, з яких виробляють фосфатні добрива, наприклад в Естонії.

ТИП ПОГОНОФОРИ (POGONOPHORA)

Тип Погонофори, що об'єднує дивних морських істот, було встановлено лише в середині нашого століття, і його вивчення продовжується й тепер.

Цих тварин знайдено майже в усіх морях і океанах нашої планети з нормальною солоністю води, хоча зовсім недавно їх вважали рідкісними тваринами, що трапляються на великих глибинах. Описано понад 150 видів.

Мешкають погонофори на морському дні всередині хітинових відкритих з обох боків трубок різної будови: від ніжних пергаментоподібних еластичних до міцних і твердих. Протягом життя вони ніколи не залишають своїх трубок, але всередині них можуть вільно пересуватись вгору і вниз. Довжина трубок більша за довжину тіла, інколи вдвічі. Речовина, з якої будується трубка, секретується численними багатоклітинними залозами, що відкриваються протоками на поверхні тіла.

Більшість відомих видів погонофор безбарвні або білуватого кольору, напівпрозорі. Через покриви тіла, особливо шупалець, просвічуються кровonosні судини, внаслідок чого шупальця бувають яскраво-червоними.

Тіло погонофор нитко- або шнуроподібне, циліндричне, його довжина перевищує товщину в 100—500 разів. Тіло складається з чотирьох відділів, які мають дещо різну будову в представників класів *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimentifera*, що входять до складу типу, але у всіх погонофор перший відділ несе шупальця (від одного-двох до багатьох

тисяч), звідки й назва типу — погонофори, тобто такі, що «несуть» бороду.

Тіло, включаючи щупальця, вкрите кутикулою, під якою залягає одношаровий епітелій з численними одноклітинними залозами. Під епітелієм розташований шар кільцевих і, глибше, поздовжніх м'язів; скорочення м'язів того чи іншого шару призводить до сильного видовження або вкорочення тіла.

Зсередини м'язи вистелені перитонеальним епітелієм, який обмежує добре розвинену вторинну порожнину тіла.

На відміну від більшості вільноживучих багатоклітинних тварин, погонофори повністю позбавлені в дорослому стані травної системи. Живляться вони продуктами хемосинтезу, завдяки симбіозу з сіркоокислюючими бактеріями або поглинаючи з морської води амінокислоти. Органи виділення, якщо вони є, представлені целомодуктами, які містяться в першому відділі тіла.

Кровоносна система добре розвинена, замкнена, кровопотік упорядкований. Кров, як уже згадувалось, червоного кольору, через наявність гемоглобіну.

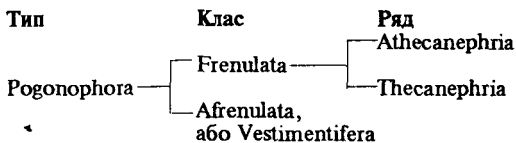
Спеціальних органів дихання немає, газообмін відбувається переважно через щупальця.

Нервова система досить примітивна. Вона повністю залягає в товщі шкірного епітелію і представлена нервовим плевтивом, на якому є згущення нервових клітин та волокон, так званий мозок, що міститься на черевній стороні першого відділу тіла й іннервує щупальця, та поздовжній нервовий тяж, що тягнеться уздовж всього тіла.

Погонофори роздільностатеві, проте статевий диморфізм у них не виявлено. Розмноження та ембріональний розвиток вивчені лише в представників класу *Frenulata* (див. с. 198).

Погонофори досить стародавня група тварин; їхні трубки, описані під назвою *Sabelitida*, відомі з пізнього докембрію.

Щодо системи погонофор існують різні думки, проте більшість спеціалістів розглядають у цьому типі два класи: *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimentifera*.



КЛАС ВУЗДЕЧКОВІ (FRENULATA)

До цього класу належить більшість описаних видів погонофор, знайдених переважно на глибинах понад 3 000 м при температурі $-3 \dots +13 \text{ }^\circ\text{C}$ та нормальній солоності води. У північних морях погонофори знайдено і на мілководді. Деякі види, як наприклад *Siboglinum caulleryi*, трапляються на глибині від 20 до 8100 м.

Розміри вуздечкових коливаються від 5 до 36 см при діаметрі 0,1—2,5 мм.

Тіло складається з чотирьох відділів (рис. 150). На передньому, найкоротшому відділі тіла розташований порівняно довгий щупальцевий апарат, до складу якого входить від одного до кількох сотень щупалець. Щупальця у всіх погонофор є виростами тіла, куди заходить ціломічний канал, в якому проходять приносна та виносна кровоносні судини. Уздовж щупалець тягнуться два ряди вийчастих клітин. На щупальцях розташовані ряди численних, дуже ніжних тоненьких *пінул*; у вуздечкових пінула є епітеліальною клітиною, що розрослась. У пінулу заходять два кровоносні капіляри.

Щупальця розташовані коло або підковоподібно. У багатьох видів вони прилягають одне до одно-

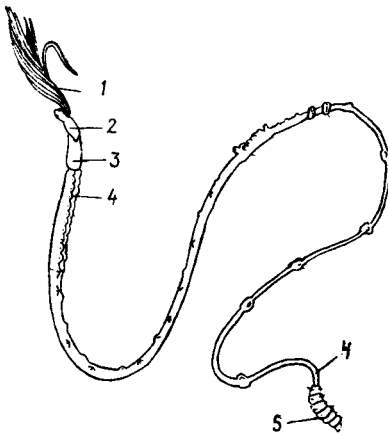


Рис. 150. Погонофора з родини Polybrachiidae, без трубки:

1 — щупальця; 2, 3, 4, 5 — відповідно перший, другий, третій та четвертий відділи тіла

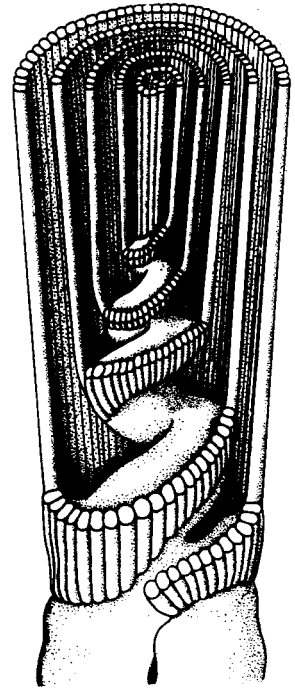
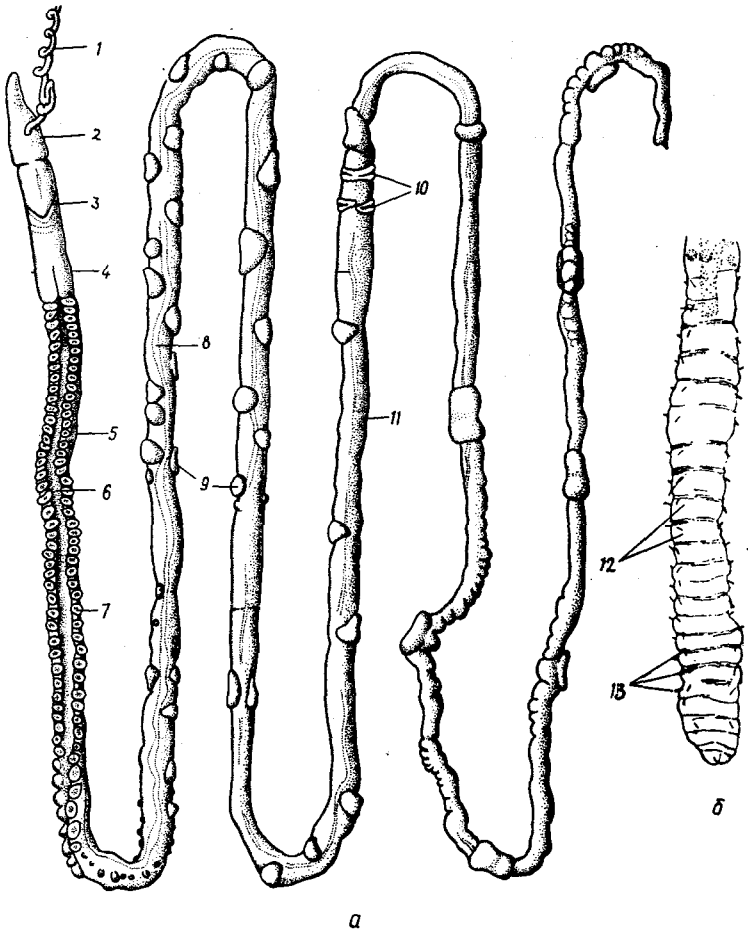


Рис. 151. Поперечний розріз через щупальцеві пластинки *Lamellisabella zachsi*



a

Рис. 152. Самця *Siboglinum caulleryi* без трубки (а) та відірваний кінець тіла, задній (б):

1 — щупальце (частково відрізане); 2 — перший відділ тіла; 3 — вуздечка; 4 — другий відділ тіла; 5 — преанулярна частина тулубного відділу тіла; 6 — вийчаста смужка; 7 — прикріпні папіли з хітиновими пластинками; 8 — кровоносна судина; 9 — залозисті папіли; 10 — пояски; 11 — поста-нулярна частина тіла; 12 — псевдосегменти; 13 — щетинки

го, не з'єднуючись, а в представників родів *Lamellisabella* та *Spirobrachia* вони з'єднуються в щупальцеві пластини, утворюючи в перших щупальцевий циліндр, а в других — спіральну закручену трубку (рис. 151).

Другий, дещо довший відділ, має два кутикулярних реберця, що називають *вуздечкою*; вони спираються на краї трубки і слугують опорою для переднього відділу тіла (рис. 152).

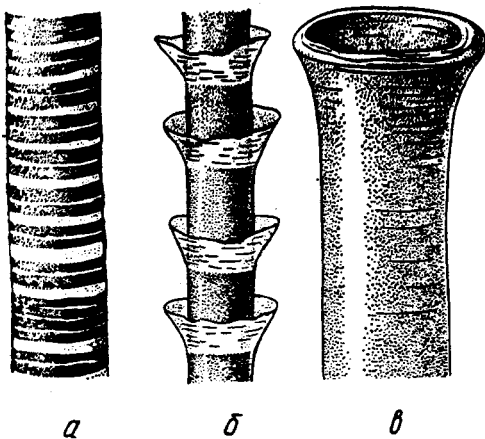


Рис. 153. Трубки погонофор:

а — *Siboglinum fedotovi*; б — *Polybrachia annulata*; в — вуста трубки *Spirobrachia beklemischevi*

Найдовшим є третій, тулубний, відділ. У ньому розрізняють дві частини: передню *преанулярну*, що тягнеться до особливих поясків, які складаються з двох-трьох рядів зубчастих щетинок, та

задню, *постанулярну*, що міститься позаду цих поясків. На черевній стороні преанулярної частини розташована широка війчаста смужка.

На тулубі розташовані численні округлі або грушоподібні прикріпні сосочки, або *папіли* (виняток становлять види роду *Sclerolinum*, в яких папіл немає). В одних видів папіли безсистемно розкидані у великій кількості по всьому тулубу, в інших їх значно менше, і вони розташовані або на передньому кінці тіла, або по всьому тілу метамерно. Часто на папілах є маленькі хітиноідні пластиночки. Папіли та зубчасті щетинки слугують для опори тіла на внутрішню стінку трубки.

Четвертий відділ, яким закінчується тіло погонофор, як і перший, короткий, має зовнішню сегментацію; на ньому є, як правило, метамерно розташовані щетинки, що беруть участь у копальних рухах погонофори.

Трубки, в яких мешкають вуздечкові, мають різну будову (рис. 153), але передній кінець трубки завжди ширший за задній, і через його отвір назовні виставляється перший відділ тіла зі щупальцями; через задній вузький отвір трубки висувається лише четвертий відділ тіла, який перистальтично скорочується, виконуючи функцію органа копання. Цей відділ легко відламується разом із задньою частиною трубки, в якій міститься, і тому довгий час був невідомий дослідникам: при відриванні тварини від субстрату він залишався в ньому.

На трубках багатьох видів оселяються різні сидячі безхребетні: губки, гідроїдні поліпи, моховатки та ін. Характер розташування цих організмів свідчить про те, що значна частина трубки знаходиться в ґрунті. Протягом життя задній кінець трубки надбудовується, завдяки чому вона все глибше занурюється в ґрунт.

Кожний відділ тіла має свою ділянку целома (рис. 154): у першому відділі целом непарний, мішко- або підковоподібний, його відгалуження заходять в усі щупальця, у другому— четвертому відділах є парні целомічні мішки.

Травна система повністю відсутня. Питання про спосіб живлення погонофор довго дискутувалося. Тепер встановлено, що, як і деякі інші морські безхребетні (молоски, поліхети, голкошкірі та ін.), погонофори споживають розчинену у воді органіку, зокрема амінокислоти, які проникають в їхнє тіло через його поверхню, у тому числі й щупалець. Стінка тіла стає своєрідним фільтром, через який проходять дрібні молекули і затримуються великі. У дрібних форм споживання амінокислот забезпечує значну частину загального обміну. Крім того, спочатку в представників класу *Agrenulata*, а потім і в деяких вуздечкових було відкрито другий унікальний спосіб живлення — продуктами *хемосинтезу*, завдяки їх симбіозу з сіркоокиснючими бактеріями (див. с. 201).

Видільна система представлена довгими війчастими каналами — целомодуктами, що з'єднують целом першого відділу тіла із зовнішнім середовищем.

Кровоносна система замкнена. По спинній судині кров тече до переднього кінця тіла, біля основи щупалець судина розширюється в мускулясте серце, яке завдяки скороченням проштовхує кров у приносні судини щупалець, де переважно й відбувається газообмін. Потім по виносних су-

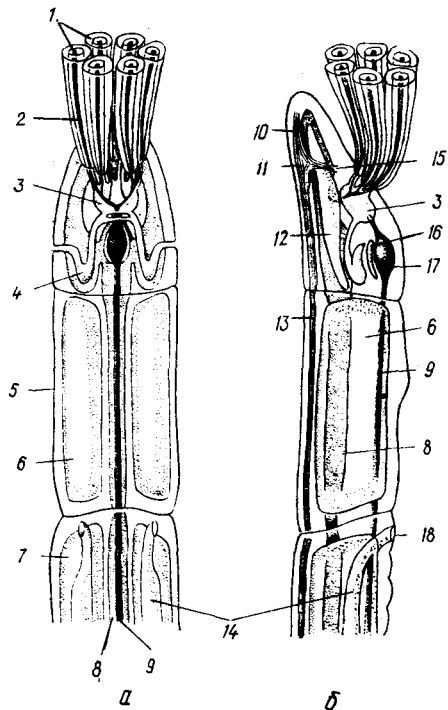


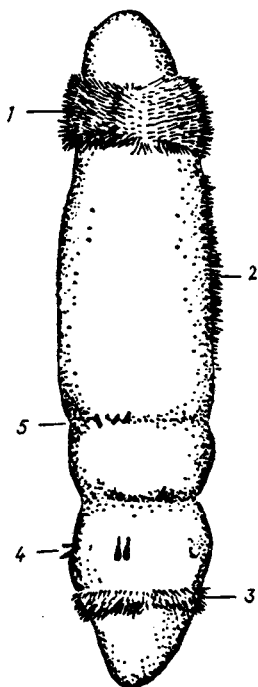
Рис. 154. Схема внутрішньої будови передньої частини тіла вуздечкових погонофор:

a — вигляд зі спинної сторони; *b* — вигляд зліва; 1, 2 — целомічні канали та кровоносні судини щупалець; 3 — целом першого відділу тіла; 4 — целомодукт; 5, 6 — другий відділ тіла та його целом; 7 — целом третього відділу тіла; 8, 9 — черевна та спинна кровоносні судини; 10 — головна кровоносна судина; 11 — мозок; 12 — бічна кровоносна судина; 13 — нервовий стовбур; 14 — сім'япрвід; 15 — початок щупальцевих нервів; 16 — перикардій; 17 — серце; 18 — чоловічий статевий отвір

динах кров потрапляє до черевної судини і тече назад. У задній частині тулубного відділу спинна та черевна судини з'єднані численними поперечними судинами. Кров поганофор червоного кольору і містить гемоглобін.

Гонади у самців та самиць містяться в тулубному відділі тіла. У самиць у його передній частині є пара яєчників, з яких зрілі яйцеклітини через розрив стінки яєчника потрапляють у целомічну рідину, з якої по спеціальних яйцепроводах виводяться з тіла. У самців у задній половині того самого відділу є два довгих сім'яні мішки, від яких відходять два сім'япроводи, що тягнуться до переднього кінця тулуба, де відкриваються на спинній стороні тіла. У сім'япроводах формуються численні сплюснені або веретеноподібні сперматофори з довгою ниткою. Ймовірно, що сперматофори активно рухаються від самців до самиць.

Самиця відкладає яйця в передню частину власної трубки, де відбувається запліднення і весь процес ембріонального розвитку. Дробіння яєць повне, нерівномірне та спіральне, на ранніх етапах — асинхронне. Гастрюляція в одних видів проходить шляхом деламінації та епіболії (*Siboglinum*), в інших — інвагінації (*Oligobrachia*). У гастрюлі тимчасово з'являється зачаток кишечника, з якого відшнуровується пара



целомічних мішків (ентероцельно), і навіть є бластопор. Згодом бластопор зникає, ентодермальний зачаток кишечника розпадається і використовується зародком як поживний матеріал; зберігаються лише целомічні мішки. Зародок поступово видовжується і поділяється на відділи, причому першим відокремлюється четвертий, задній, відділ разом із своїми целомами; потім відділяється третій відділ, а на передньому кінці починається закладання щупалець; останньою чергою відбувається поділ переднього кінця на перший та другий відділи. Личинка, яка вийшла з яйця, має два війчастих пояски (рис. 155), потім війки зникають, і тіло личинки росте в довжину, особливо його третій відділ.

Рис. 155. Личинка *Siboglinum fiordicum*:

1 — передній війчастий поясок; 2 — черевна війчата смужка; 3 — задній війчастий поясок; 4 — щетинки; 5 — кільцева борозенка між другим та третім відділами тіла

Клас *Frenulata* поділяють на два ряди.

Ряд Атеканефрії (*Athesanephgia*). До цього ряду належать вуздечкові, що мають у першому відділі тіла мішкоподібний целом; серце в них оточене перикардієм, а целомадукти віддалені один від одного. Щупалець небагато. Сюди належить один із найчисельніших родів погонофор — *Siboglinum*, представники якого мають лише одне щупальце. Два щупальця без пінул мають уже згадувані види роду *Sclerolinum*, що просвердлюють дірки в затонулих шматках деревини і в них живуть (рис. 156).

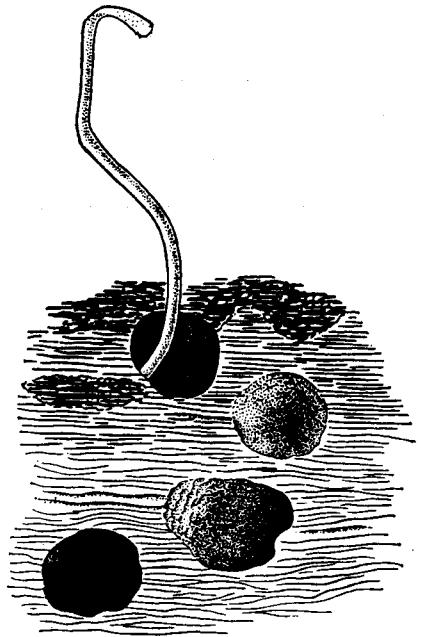


Рис. 156. Трубка *Sclerolinum* sp. у шматку деревини

Ряд Теканефрії (*Thesanephgia*). У представників ряду передній целом підково- або гвинтоподібний. Целомадукти зближені посередині першого целома, перикардію немає. Із трьох родин, що належать до цього ряду, *Polybrachyidae* мають вільні щупальця та пливчасту передню частину трубки, у представників двох інших родин щупальця з'єднані в складний щупальцевий апарат, а вустя трубки лійкоподібне. Щупалець значно більше, ніж у представників першого ряду. Наприклад, у *Lamellisabella minuta* їх десять, а в однієї з найбільших вуздечкових погонофор *Galathealinum arcticum* — до 268.

КЛАС БЕЗВУЗДЕЧКОВІ (*AFRENULATA*, АБО *VESTIMENTIFERA*)

Безвуздечкові — досить великі погонофори, завдовжки до 1,5 м при діаметрі 1 см, що живуть на дні морів і океанів поблизу гідротермальних джерел та холодних виходів води, насиченої сірководнем або метаном (рис. 157). Перший вид — *Lamellibrachia barhami* — було описано в 1969 р. американським вченим Веббом, для якого він встановив новий

клас Afrenulata, віднісши всіх інших відомих на той час погонофор до класу Frenulata. Поки що відомо 15 видів вестиментифер.

Тіло безвездечкових, як і інших погонофор, складається з чотирьох відділів (рис. 158). На передньому з них міститься пара мускулястих виростів, направлених вперед і з'єднаних між собою кутикулярними перетинками, що утворюють так

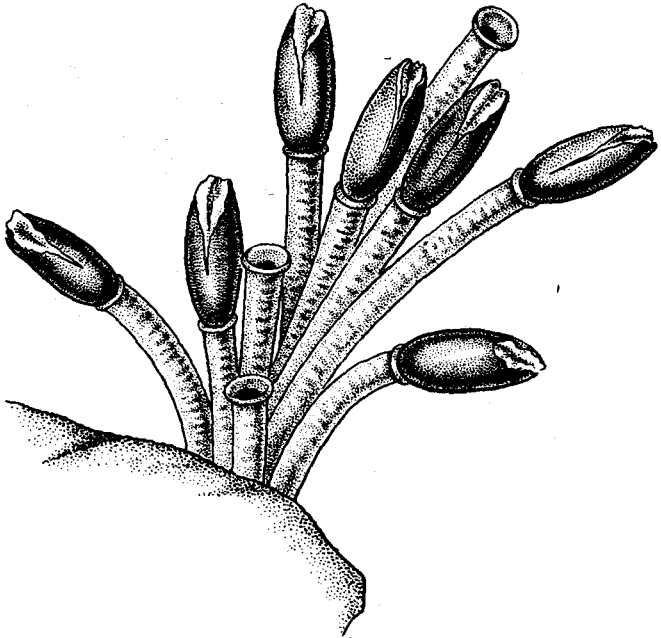
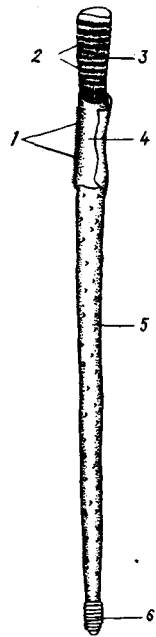


Рис. 157. Угруповання особин *Riftia pachyptila*

званий *абтуракул* (від латинського *aburgo* — затикати). На передньому кінці абтуракула розташована особлива кутикулярна кришечка, що закриває вхід у трубку, коли тварина ховається в ній. Абтуракул розвивається з личинкових щупалець, він має целомічний канал з кровоносними судинами, які підтримуються мезентерієм і іннервуються тим самим нервом, що й щупальця. Відрізняються абтуракули від щупалець більшим розвитком сполучної тканини, відсутністю пінули та війчастих клітин епідермісу. По боках від абтуракула розташовані численні (у *Riftia pachyptila* до 300) щупальцеві, або, як їх часто називають, *зяброві пластинки*, які складаються з сотень щупалець (*зябрових ниток*), щільно з'єднаних між собою кутикулою. Вільними лишаються лише їх передні кінці, на яких містяться пінули, які в безвездечкових є вип'ячуваннями стінки щупальця, наповненими кров'ю, що над-

Рис. 158. Схема будови тіла вестиментифери:

1 — війчаста смужка; 2 — щупальцеві пластинки; 3 — абтуракул; 4 — вестимент; 5, 6 — тулубний та хвостовий відділи



ходить сюди з кровоносних судин зябрових ниток. Щупальцева корона має яскраво-червоний колір через кров, що просвічує крізь покриви.

Другий відділ має два крилоподібних вирости тіла з сильно розвиненою мускулатурою, що загортаються на спинну сторону тварини, яка неначе загортає на собі покривало, тому цей відділ називають *вестиментом* (від лат. *vestimentum* — одяг, покривало). На черевній стороні другого відділу є широка війчаста смужка. Вузлечки немає.

Третій, тулубний, відділ, який становить половину, а у великих *Riftia* до 80 % довжини тіла, не поділений на дві частини, як у вузлечкових. Як і зовнішня сторона крилоподібних виростів другого відділу, його покриви вкриті бородавчастими залозами, які, можливо, секретують речовину трубки.

Четвертий, хвостовий, відділ, завдовжки 2—3 см складається з кількох десятків сегментів, відділених один від одного перетинками. Кожний із сегментів має поясок з дрібних зубчастих щетинок.

Основну частину тулубного відділу займає *трофосома* — живляча залоза, яка складається з численних трубочок, обплетених кровоносними судинами і повністю заповнених симбіотичними аутотрофними бактеріями, які окислюють сірководень або метан. Енергія, що при цьому звільнюється, використовується в процесі хемосинтезу органічних речовин із вуглекислоти при наявності високоактивних ферментів. Кров постійно приносить бактеріальним симбіонтам кисень та сірководень (H_2S), і в кров надходять синтезовані бактеріями органічні речовини, які потрібні для живлення тканин і органів вестиментифери. Дослідження дрібних погонофор із класу *Frenulata*, зокрема родів *Siboglinum* та *Oligobranchia*, що живуть на звичайному морському дні, показали, що і в них у постанулярній частині тулуба є симбіотичні бактерії, які заповнюють клітини ціломічного епітелію між кровоносними судинами. Значну частину поживних речовин цієї тварини також дістають за рахунок хемосинтезу симбіонітів.

Ембріональний розвиток безвузлечкових не вивчено, відомо лише, що яйця в трубку не відкладаються. Спостереження за *Riftia pachyptila* в акваріумі показали, що яйця в неї

дрібні, але багаті на жовток. Яйця легші за воду і тому повільно спливають на її поверхню. Це дає змогу припустити, що яйця та личинки безвугдечкових можуть розноситись течіями, що має важливе значення для тварин у разі виснаження термального джерела, біля якого вони живуть, а це відбувається не більше, ніж через 10 років. Молода осо-

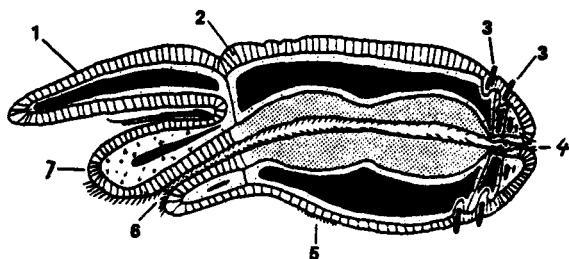


Рис. 159. Схема будови молоді вестиментифери на стадії двох щупалець: 1 — щупальце; 2 — епідерміс; 3 — щетинки; 4 — анус; 5 — черевна війчаста смужка; 6 — рот; 7 — головний виріст

бина (*Ridgeia* sp., *Oasisia alvinae*, *Riftia pachyptila*), яка тільки що осіла на дно, завдовжки 0,15 мм, відразу починає виділяти трубку, що спочатку має колбоподібну форму, а потім витягується. При довжині 0,25—0,30 мм вестиментифера має пару добре розвинених щупалець (рис. 159), а при довжині 5—6 мм вона вже може втягуватись у трубку і закривати її отвір кришечкою.

На ранніх стадіях розвитку вестиментифери мають травну систему: рот веде в лійку-глотку, за нею йде війчастий стравохід, який проходить крізь мозок і продовжується в середню кишку; остання переходить в об'ємну задню кишку. Саме середня кишка перетворюється на трофосому. Молоді особини поглинають через рот вільноживучих сірчаних бактерій, які в масі живуть біля сірчаних джерел. При попаданні в середню кишку їх поглинають фагоцити, але не перетравлюють їх, а переносять у складки кишечника, де фагоцити осідають, а сірчані бактерії, що стають симбіонтами, починають розмножуватись. Травна система функціонує ще досить довго — до формування кількох сотень щупалець, приносячи бактеріям кисень та сірководень або метан. Потім функція постачання переходить до кровоносної системи, а кишечник поступово зникає. Спочатку середня кишка відділяється від задньої, яка редукується і зникає разом із анусом. Пізніше втрачається зв'язок зі стравоходом, який деградує, але зберігається в дорослих особин у вигляді тонкого тяжа, що проходить крізь мозок. Вивчення вестиментифер тільки починається.

ВТОРИННОРОТІ (DEUTEROSTOMIA)

Вториннороті — це група типів тварин, для яких характерні спільні риси будови й розвитку і які суттєво відрізняються від типів тварин, що вже розглянуті нами. До вторинноротих належать такі типи: Напівхордові (Hemichordata), Голкошкірі (Echinodermata) та Хордові (Chordata). Деякі вчені до цієї групи відносять також типи Погонофори (Rogonophora) та Щетинкощелепні (Chaetognatha), але проти цього є чимало заперечень.

Вториннороті характеризуються комплексом ознак, більшість яких стосується ембріонального розвитку.

Дробіння яйця у вторинноротих радіальне, переважно недетерміноване. У результаті дробіння утворюється бластула, яка шляхом інвагінації перетворюється на двошарову гастралу. Бластопор гастрали не перетворюється на ротовий отвір, як у більшості безхребетних. На його місці виникає анальний отвір, а рот (*вторинний*) утворюється на черевній стороні протилежного (переднього) кінця тіла (явище вторинноротості, рис. 160).

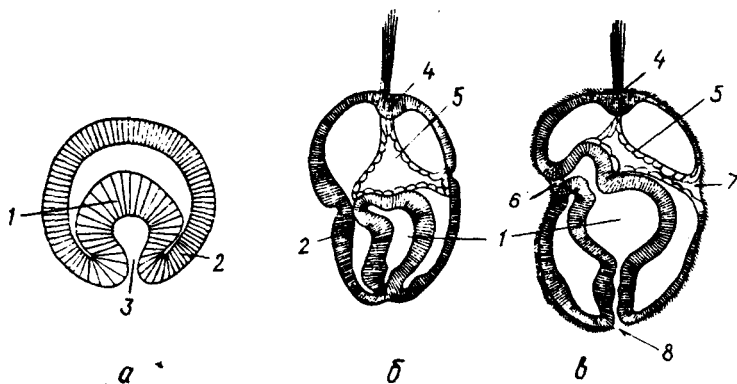


Рис. 160. Особливості ембріонального розвитку вторинноротих:

a — гастрала; *б-в* — послідовні стадії утворення вторинного рота у *Balanoglossus* (тип Hemichordata); 1 — зачаток кишечника; 2 — ектодерма; 3 — бластопор; 4 — тім'яна пластинка; 5 — целом I; 6 — вторинний рот; 7 — поря целома; 8 — анус

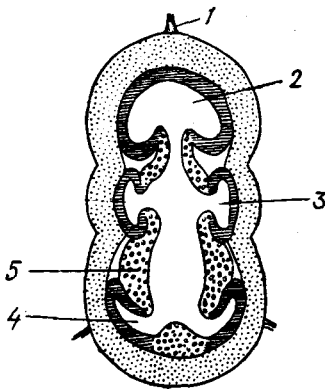


Рис. 161. Утворення целома у *Saccoglossus kowalevskii*:

1 — тім'яна пластинка; 2, 3, 4 — целоми I, II та III відповідно; 5 — ентодерма кишечника

Третій зародковий листок (мезодерма) виникає шляхом бічних випинань ентодермального кишечника — *ентероцельним способом* (рис. 161). Ці випинання спочатку мають вигляд трьох пар (перша може бути непарною) бічних кишень, які згодом відшнуровуються від кишечника і лягають по обидва його боки, перетворюючись на целомічні мішки, стінки яких є зачатками мезодерми дорослої тварини.

Отже, целом у вторинноротих тримірний; він складається з трьох пар (перша може бути злиною) целомічних мішків, з

яких ліві розвинені більше, ніж праві. Найкраще тримірність целома виражена в напівхордових; у хордових розвивається переважно остання, третя, пара целомів; у голкошкірих целоми зазнають найбільшої перебудови, їх тримірність властива тільки личинкам, а в дорослих тварин із целомів утворюється ряд органів.

Характерною личинкою вторинноротих є *диплеврула* — білатеральносиметрична планктонна личинка, яка має наскрізний кишечник із вторинним ротом, три пари целомічних мішків, тім'яну пластинку із зачатком мозку та звивистий *війчастий шнур*, що оперезує її тіло (див. с. 210). Диплеврула означає «двобока» личинка; ця назва підкреслює властиву їй білатеральну симетрію. Диплеврула характерна для напівхордових та голкошкірих; у хордових, внаслідок ембріонізації розвитку, її немає.

Шкіра вторинноротих складається з одношарового ектодермального епідермісу та мезодермального кутиса.

Скелет, якщо він є, внутрішній, хрящовий або вапняковий, мезодермального походження.

Нервова система вторинноротих має вигляд епітеліальних смужок, які в ряді випадків занурюються під епітелій, утворюючи *нервові трубки*; може залишатися й дифузне плетиво в епітелії. Мозок, якщо він є, вторинний; він утворюється як розширення переднього кінця нервової трубки, а не з тім'яної пластинки личинки.

ТИП НАПІВХОРДОВІ (HEMICHORDATA)

До цього типу належать виключно морські донні тварини, що не витримують щонайменшого опріснення. Більшість видів мешкає в теплих морях. Серед них є як поодинокі риючі форми, так і прикріплені сидячі організми, що утворюють своєрідні колонії. Описано близько 100 сучасних та більше тисячі викопних видів.

Напівхордові — білатеральносиметричні вториннороті целомічні тварини, тіло яких поділяється на три відділи: *хоботок*, *комірець* та *тулуб*. У кожному з відділів є свої целомічні мішки: непарний — в хоботку та парні — в комірці та тулубі. Порожнини хоботка та комірця зв'язані із зовнішнім середовищем целомодуктами, целомічні мішки тулуба замкнені.

Характерні ознаки напівхордових — наявність так званої *нотохорди* — невеликого сліпого пружного виросту ентодермальної глотки, що направлений уперед до хоботка і слугує опорою для нього, а також парних метамерних зябрових щілин, через які кишечник сполучається із зовнішнім середовищем.

Кишечник наскрізний, є добре розвинена кровоносна система з упорядкованим кровотоком, рух крові відбувається завдяки пульсації замкненого *перикардіального* мішечка. Нервова система представлена суцільним нервовим плетивом зі згущеннями нервових клітин у вигляді спинного та черевного тяжів.

Напівхордові роздільностатеві, статеві залози розвиваються в тулубному відділі. Запліднення зовнішнє.

До типу Hemicordata належать два класи: Кишководишні (Enteropneusta) та Крилозяброві (Pterobranchia).



КЛАС КИШКОВОДИШНІ (ENTEROPNEUSTA)

Кишководишні — вільнорухомі донні червоподібні тварини, що ведуть переважно риючий спосіб життя, їх довжина коливається від кількох сантиметрів до 2,5 м. Відомо близько 70 видів.

Тіло чітко поділене на три відділи. Хоботок має характерну жолудеподібну або більш витягнуту овальну форму; це —

мускулястий утвір, добре пристосований для риття. Основа хоботка звужена в тонку шийку, яку охоплює другий, також мускулястий відділ тіла — комірць, що піднімається над поверхнею тіла у вигляді валка; далі йде тулубний відділ, на який припадає 9/10 довжини тіла. Передня частина тулуба прорізана по боках двома рядами численних вузьких зябрових щілин (рис. 162).

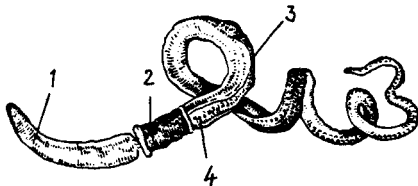


Рис. 162. Зовнішній вигляд *Saccoglossus kowalevskii*:

1 — хоботок; 2 — комірць; 3 — тулуб; 4 — зяброві щілини

Забарвлення кишководишних варіює як в цілому тіла, так і окремих його частин; здебільшого воно жовтувато-коричневе або коричневе, хоча трапляються і сірувато-білі, чорно-фіолетові або яскраво-червоні види.

Зовні тіло оточене товстим шаром слизу, який виробляється численними слизовими клітинами, яких особливо багато на хоботку та комірці. Тіло вкрите нижнім війчастим епітелієм із великою кількістю одноклітинних залоз та чутливих нервових клітин. Епітелій лежить на тонкій безструктурній базальній мембрані, під якою розташовані два шари м'язових волокон: кільцевий зовнішній та поздовжній внутрішній. Крім того, у кожному відділі тіла, крім шкірних м'язів, є добре розвинені спеціальні м'язи, наприклад м'язи глотки, м'язи, що згинають та розгинають хоботок тощо.

Зсередини поздовжні шкірні м'язи підстелені війчастим перитонеальним епітелієм целомічних мішків.

Порожнина целома хоботка сполучається із зовнішнім середовищем коротеньким каналцем з порою, що розташована на спинній стороні хоботка (зрідка буває два каналці). Такі самі каналці з порами мають кожний з двох целомічних мішків комірця; вони відкриваються в першу пару зябрових щілин. Через пору хоботка виводиться надлишок рідини, а через пори комірця відбувається наповнення його целомів водою та регулювання об'єму хоботка і його пружності, що необхідно при ритті нірок. Тулубні целоми із зовнішнім середовищем не сполучаються. У комірці та тулубі целомічні мішки з'єднуються над і під кишечником, утворюючи спинний та черевний мезентерії, проте обидва мезентерії в комірці та спинний у тулубі часто не суцільні, і тоді порожнини правого та лівого мішків сполучаються між собою.

Травна система починається ротовим отвором, що розташований на черевній стороні на межі першого та другого

відділів. Рот веде в коротку ентодермальну глотку, від спинної сторони якої на самому її початку в хоботок відходить сліпий виріст — нотохорда (рис. 163). У більшості видів вона має вузький просвіт, а стінки її складаються з одного шару великих вакуолізованих клітин. Рідше вона зберігає будову переднього відділу кишечника. У хоботку нотохорда доходить майже до його середини і міститься тут ближче до його черевної сторони. Між червеною стінкою хоботка та нотохордою розвивається хрящеподібна пластинка з двома виростами, що охоплюють з боків початок глотки. Разом із нотохордою ця пластинка стає опорною структурою для хоботка. Є різні думки щодо цього сліпого виросту. Спочатку визнавалося, що нотохорда є гомологом хорди хребетних тварин (звідси й назва типу), проте багато вчених вважають, що нотохорда — лише передротовий виріст кишечника, який не має нічого спільного з хордою хордових тварин. На початку тулубного відділу глотка переходить у стравохід, бічні стінки якого пронизані двома рядами підковоподібних зябрових щілин (звідси назва класу). На черевній стороні стравоходу проходить поздовжній жолобок, або *ендостиль*. Частина клітин ендостилю залозисті, — вони секретують слиз, а частина має війки. Дрібні частинки їжі та ґрунту, що потрапляють у стравохід, склеюються слизом і передаються війчастими клітинами в середній відділ кишеч-

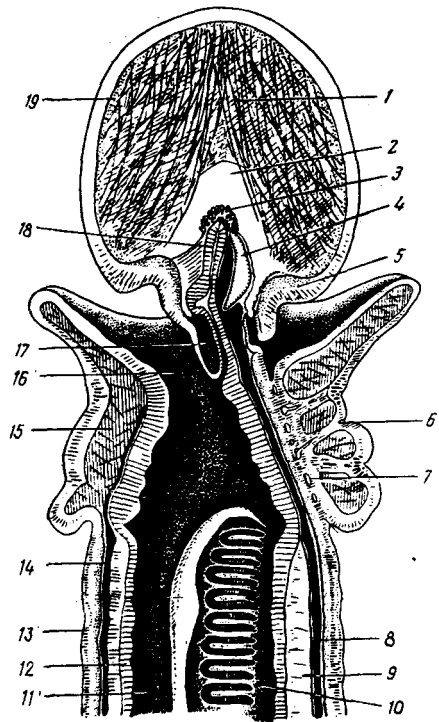


Рис. 163. Внутрішня будова *Saccoglossus kowalevskii* (бічний розріз через передній кінець тіла):

- 1 — поздовжні м'язи хоботка; 2 — його целом; 3 — гломерулус; 4 — перикардій; 5 — кільцевий нервовий тяж комірця; 6 — тяжі, що з'єднують нервову трубку із шкірою спини; 7 — канал нервової трубки; 8 — спинна кровоносна судина; 9 — спинний мезентерій тулуба; 10, 11 — спинний зябровий та черевний кишковий відділи глотки; 12 — черевний мезентерій тулуба; 13 — черевний нервовий тяж; 14 — червона кровоносна судина; 15 — комірцевий целом; 16 — ротова порожнина; 17 — скелетна пластинка; 18 — нотохорда; 19 — кільцеві м'язи хоботка

ника, де відбувається перетравлення та всмоктування їжі. Передня частина цього відділу, який часто називають печінковим, має на спинній стороні численні бічні кишеньки, в яких відбувається перетравлення їжі під дією ферментів, що продукуються клітинами цих виростів. Задня частина середньої кишки має вигляд простої трубки, яка недалеко від заднього кінця тіла переходить у коротку задню кишку, що відкривається назовні анальним отвором. Слід зазначити, що всі відділи травної системи, крім ротової порожнини, мають ентодермальне походження.

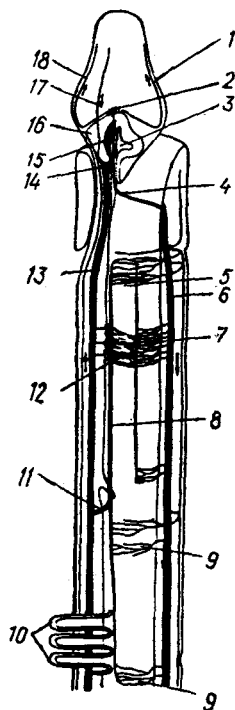


Рис. 164. Схема будови кровоносної системи *Balanoglossus*:

1 — черевна артерія хоботка; 2 — гломерулус; 3 — нотохорда; 4 — навкологлоткова судина; 5 — капіляри стінки тіла; 6 — черевна поздовжня судина; 7 — капіляри черевної стінки глотки; 8 — бічна поздовжня судина; 9 — капіляри кишечника; 10 — печінкові вирости; 11 — судина, що з'єднує бічну та спинну поздовжні судини; 12 — зяброві судини; 13 — спинна поздовжня судина; 14 — її передній кінець; 15 — серцева лакуна; 16 — перикардій; 17, 18 — відповідно вена та артерія хоботка

Кишководишні — ґрунтоїдні тварини. Вони заковтують великі маси ґрунту, з якого добувають мікроскопічних тварин та водорості, рослинні та інші органічні рештки, якими живляться.

Звільнення крові від екскретів відбувається в судинах *гломерулуса* (див. далі), у стінках яких є фагоцитарні клітини. Вони наповнюються продуктами розпаду і виводяться разом із водою назовні через пору хоботка.

Кровоносна система кишководишних розвинена досить добре (рис. 164). У спинному мезентерії залягає спинна судина, по якій кров рухається ззаду наперед. На рівні стравоходу частина крові надходить по бічних приносних судинах у лакуни в стінках зябрових щілин, де окиснюється. Потім окиснена кров через виносні судини знову потрапляє в спинну судину, яка в хоботку впадає в серцеву лакуну, що міститься між нотохордом та перикардієм, який лежить дорзальніше. *Перикардій* — замкнений мішечок, збудований із целомічного епітелію та м'язів. Через нього кров не проходить, але завдяки його ритмічним скороченням проштовхується по двох навкологлоткових судинах, що є в комірці, з

серцевої лакуни до черевної судини. По ній кров тече до заднього кінця тіла. Спереду від серцевої лакуни утворюється сітка дрібних судин (*гломерулус*), де, як вважають, відбувається звільнення крові від продуктів розпаду. З черевної судини через численні петлеподібні судини, що проходять у стінці тіла, навколо кишечника та інших внутрішніх органів, кров повертається спочатку в бічні кровоносні судини і далі — в спинну судину.

Дихання відбувається за допомогою зябрового апарату, що тісно пов'язаний з кишечником. Зяброві щілини, які пронизують стравохід (див. рис. 163), мають підковоподібну форму, їхні стінки підтримує складний скелет з вилоподібних паличок — місцевих потовщень базальної мембрани, що запобігає спаданню стінок. Кожна зяброва щілина утворена вип'ячуванням стінки стравоходу, яке підходить до бічної стінки тіла, де відкривається отвором назовні. Вода, що надходить у рот, проходить через зяброві щілини назовні, віддаючи кисень у кровоносні лакуни, які пронизують перетинки між щілинами. Така будова зябрового апарату не відома для інших безхребетних, і лише серед хордових вона набуває значного поширення.

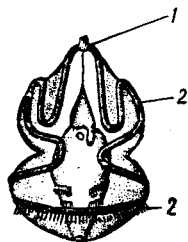
Нервова система представлена суцільним субепітеліальним нервовим плетивом, що має два основних згущення у вигляді спинного та черевного поздовжніх тяжів; на початку комірця обидва тяжі з'єднуються кільцевим тяжем. Далі в комірці і хоботок переходить лише спинний тяж. Тулубні ділянки тяжів, а також комірцеве кільце розташовані поверхнево в епітелії. Спинний же стовбур комірця займає таке положення лише на молодих стадіях розвитку, пізніше він занурюється під шкіру спочатку у вигляді жолобка, а далі відділяється від шкіри, утворюючи товстостінну *нервову трубку*. У деяких видів у ній зберігається просвіт, але в більшості його немає. При переході в хоботок спинний стовбур поділяється на дві гілки, які охоплюють основу хобота. Через відсутність центрального відділу нервового апарату вважається, що нервова система кишководишних стоїть на низькому ступені розвитку.

Органів чуття немає, зовнішні подразнення сприймаються численними чутливими клітинами шкірного нервового сплетіння, серед яких виявлено й світлочутливі клітини. Відомо, що всі частини тіла кишководишних реагують на механічні подразнення та світло. При цьому тварина починає тікати, закопуватися в ґрунт тощо. Найсильніше на такі подразнення реагує хоботок.

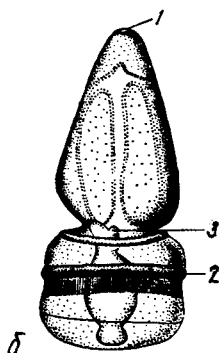
Статевого диморфізму немає. Статеві залози в самиць і самців (їх буває понад 30) розташовані в середній частині тулуба вздовж кишечника. Кожна гонада відкривається назовні власною протокою. Запліднення здебільшого зовнішнє.

Дробіння яєць повне, майже рівномірне та, як правило, радіальне. У результаті ембріонального розвитку формується личинка, яка за будовою є типовою диплєвролюю (див. с. 204). Спочатку вона має мішкоподібний кишечник, з його одного непарного та двох парних вип'ячувань виникають целомічні мішки та мезодерма (ентероцельний спосіб утворення целома). Біля аборального полюса на майбутній черевній стороні утворюється вторинний рот, а на місці бластопора (первинний рот) виникає анус (явище вторинноротості, див. рис. 160).

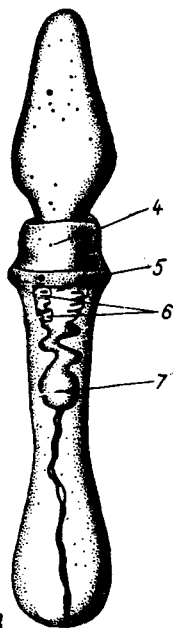
Сформована личинка (рис. 165, а) має тім'яний орган у вигляді невеликої пластинки з пучечком війок та парою простих вічок, а також два ріночки з великих війок — навколоротовий та навколопорошицевий; останній утворює



а



б



в

Рис. 165. Личинка кишководишних та її метаморфоз:

а — торнарія; б — початок метаморфозу; в — молода донна форма з трьома парами зябрових щілин; 1 — тім'яна пластинка; 2 — війчастий шнур; 3 — зяброва кишеня; 4 — комірцеві; 5 — комірцева пора; 6 — зяброві щілини; 7 — залишки війчастого епітелію

численні звивини. Личинка активно плаває у воді султанчиком догори, постійно обертаючись навколо своєї осі, через що вона й дістала назву *торнарія* (від лат. *topo* — свердлийти). Вона активно живиться, заганяючи до рота їжу за допомогою війок. Через певний час торнарія опускається на дно, де остаточно перетворюється на дорослу особину. При цьому тіло личинки поділяється перетяжками на три відділи: два передніх ростуть порівняно слабо, а задній збільшується в багато разів і перетворюється на тулуб (рис. 165, б, в).

Серед кишководишних є один вид — *Balanoglossus proliferans*, який здатний роз-

множуватись не тільки статевим, але й нестатевим способом. У результаті поперечного поділу тіла дорослої особини, у якої немає гонад, утворюються нові особини, які вже здатні до статевого розмноження. Чергування статевого і нестатевого поколінь відбувається постійно, тому в цьому разі слід говорити про справжній *метагенез*. Цікаво зазначити, що особини обох поколінь настільки різко відрізняються зовні, що їх приймали за два окремих види.

Для кишководишних характерний високий ступінь регенераційних процесів, що важливо при риючому способі життя та заковтуванні величезної кількості ґрунту з гострими частинками скелетів різних безхребетних. Цікаво, що невеличкий шматочок задньої частини тіла може в них добудувати все тіло, у той же час передня частина гине.

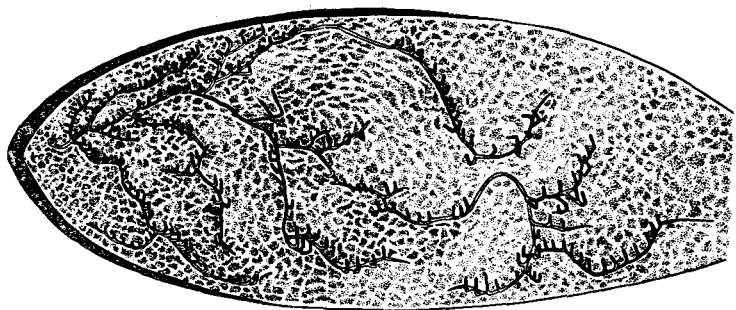
Кишководишні поширені в усіх морях Земної кулі, що мають нормальну солоність води, більшість з них трапляються в теплих морях у припливно-відпливній зоні або на мілководді в інших місцях. Одні риють в ґрунті непостійні ходи або постійні U-подібні нірки зі стінками, скріпленими слизом, інші мешкають на поверхні ґрунту, ховаючись під камінням, у порожніх черепашках моллюсків, набитих піском, у заростях водоростей чи під корінням вищих рослин у прибережній смузі. Деякі види повзають по поверхні морського дна. Значно рідше кишководишних знаходять на великих глибинах, у тому числі й в глибоководних западинах.

КЛАС КРИЛОЗЯБРОВІ (ПТЕРОВАНСІЯ)

Крилозяброві — реліктова група морських тварин, що налічує близько 30 сучасних та близько 1000 вимерлих видів. Сучасні види об'єднують в три роди: *Atubaria*, *Cephalodiscus* та *Rhabdopleura*, і всі вони, за винятком *Atubaria heterolopha*, колоніальні тварини, що ведуть прикріплений спосіб життя.

Окрема особина крилозябрових має невеликі розміри, найбільший вид *Cephalodiscus densus* досягає 1,4 см, але більшість видів значно менші: від 0,2 до кількох міліметрів. Розміри колоній становлять, як правило, кілька сантиметрів, хоча є й такі, що досягають 25 см висоти при ширині 19 см.

Тіло дорослих крилозябрових, як і кишководишних, поділяється на три відділи (рис. 166). Хоботок, або головний щит, у них сплюснений, має непарну ціломічну порожнину, з'єднану із зовнішнім середовищем двома порами, на його черевній стороні містяться залози, що продукують хитиноподібну речовину, з якої будуються трубки, в яких живуть ці



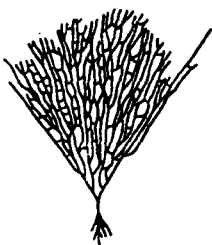
a



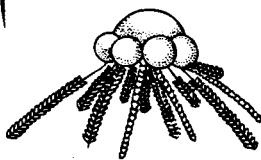
б



в



г



д

Рис. 166. Колонії крилозязбрових:

a — *Rhabdopleura portali* на черепашці молюска;
 б — *Certhiodiscus inaequatus*; в—д — викопні
 граптоліти. в — колонія *Monogartus*; г — за-
 гальний вигляд колонії *Dictyonema*; д — плаваюча
 колонія *Diplogartus*

тварини. Комірець, як і тулуб, має парний целом, від нього відходить одна або кілька (до 8) виростів-рук, в які заходить целомічна порожнина. Кожна рука має два ряди порожнистих щупалець, вкритих, як і все тіло й руки, війчастим епітелієм. Вкорочений тулуб закінчується стебельцем або ніжкою різної довжини.

Покриви мають у цілому таку саму будову, як і в кишководишних, м'язова ж система втратила риси шкірно-м'язового мішка завдяки сидячому способу життя. У комірці є сильні м'язи рук, при скороченні яких руки втягуються в трубку (їх вип'ячування назовні відбувається при підвищенні тиску в целомах комірця при замкнених порах та скороченні м'язів його стінок), та м'язи глотки і два пучки потужних м'язів, що йдуть до головного щита і віялоподібно прикріплюються до його черевної стінки. Крім того, є поздовжні м'язи стінок тулуба та м'язи стебельця, які продовжуються по черевній стороні тулуба до комірця. При їх скороченні тварина втягується в трубку.

Травна система починається ротовим отвором, що міститься на межі між хоботком та комірцем на черевній стороні тіла, далі йде глотка (від її верхньої стінки відходить нотохорда, гомологічна такій у кишководишних, але коротша), що переходить у стравохід, а останній — в об'ємний мішкоподібний шлунок (рис. 167). Від шлунка відходить вузька кишка, яка робить петлю і відкривається на спинній стороні, майже на рівні рота. На відміну від кишководишних, у крилозябрових немає печінкових придатків, і їжа перетравлюється в шлунку.

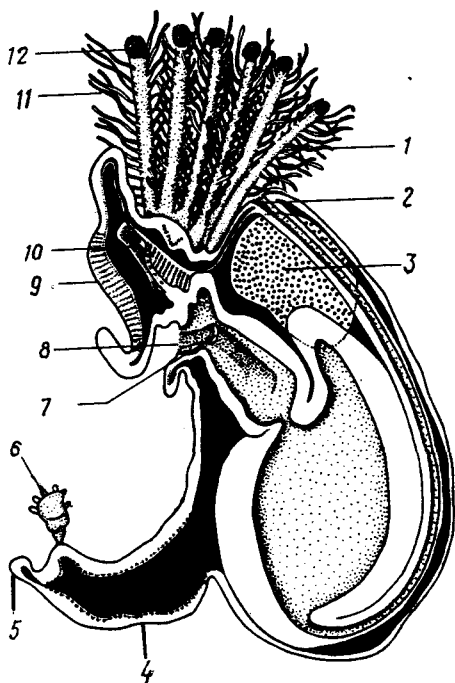


Рис. 167. Схема внутрішньої будови Siphonostoma:

1 — руки; 2 — анальний отвір; 3 — желудок; 4 — столон; 5 — початок брунькування; 6 — брунька; 7 — зяброва щитина; 8 — рот; 9 — головний щиток, або хоботок; 10 — серце; 11 — щупальця; 12 — залозисті кінці рук

Живляться крилозяброві пасивно: завдяки биттю всіх війок рук створюється потік води, який по війчастих борозенках, що йдуть по черевній стороні рук, приносить до рота діатомові водорості, радіолярії, дрібні личинки ракоподібних.

Пара зябрових щілин у стінці стравоходу є лише в представників двох родів: *Sephalodiscus* та *Atubaria*; в *Rhabdopleura* їх немає.

Кровоносна система крилозябрових має в принципі таку саму будову, як і в кишководишних, проте вона більш спрощена, особливо в мікроскопічних колоніальних *Rhabdopleura*.

Процеси виділення в цих тварин досліджено недостатньо. Вважається, що головну роль відіграє гломерулус, у той час як через целоמוдукти комірця та хоботка регулюється тургор у цих відділах.

Дихання відбувається як всією поверхнею тіла (особливо інтенсивний газообмін у руках), так і в стінках зябрових щілин.

Нервова система складається з нервового шкірного плевтика з відокремленим на спинній стороні комірця спинним ганглієм, від якого відходять черевний та спинний нервові тяжі, що є згущенням нервових клітин. Вони з'єднуються навкологлотковими конективами. На відміну від кишководишних, спинний ганглії не занурений під епітелій. Від нього відходять також спинний тяж та два слабше розвинені вентральні нервові тяжі рук. Органів чуття немає.

Крилозяброві в переважній більшості роздільностатеві, є лише кілька гермафродитних видів. Мішкоподібні гонади (одна в *Rhabdopleura* та дві в *Sephalodiscus*) розташовані в передній частині целома тулуба і кожна відкривається назовні на спинній стороні власною коротенькою протокою. Статеве розмноження та розвиток крилозябрових вивчено недостатньо.

Поряд із статевим, крилозяброві розмножуються і нестатевим способом — брунькуванням, утворюючи колонії.

Усі крилозяброві, крім вже згадуваної *Atubaria heterolopha*, яка живе здебільшого на колоніях гідроїдних поліпів і вільно повзає по них, утворюють колонії, в яких зооїди живуть у спільних будиночках, або *ценоціях*, збудованих ними із виділень залозистих клітин хоботка. Ценоцій складається з трубочок, базально з'єднаних між собою перемичками, розгалужених і простих (див. рис. 166), вертикально піднятих над субстратом або розстелених на ньому, куцоподібних тощо. Колонії можуть бути справжніми або несправжніми. У

справжніх колоніях (рід *Rhabdopleura*) усі зооїди ценоція з'єднані між собою єдиним *столоном* характерного чорного кольору. Столони, розгалужуючись, стелються по поверхні, а від них піднімаються вертикально трубчасті будиночки, або *теки*, окремих зооїдів. При утворенні нової особини брунькуванням відповідна частина стінки теки руйнується нею, і далі вона будує власну теку. Зооїди можуть рухатися всередині своїх трубочок і виставляти назовні головний щит і руки, які при необхідності миттєво втягуються в трубку завдяки скороченню стебельця. У несправжніх колоніях (рід *Serphalodiscus*) зооїди можуть мати окремі теки, або вони живуть у спільних порожнинах, що відкриваються назовні багатьма отворами, прикріплюючись до стінок будиночків стебельцями. Тварини вільно рухаються в будиночку і можуть виповзати назовні і повзати по ценоцію.

Крилозяброві живуть на невеликих глибинах — від п'яти до 650 м, оселяючись на камінні, черепашках молосків та різних сидячих тваринах: гідроїдах, коралах, моховатках, губках тощо. Їх знайдено в холодних, теплих та тропічних частинах Світового океану, в тому числі й біля Антарктиди.

ВИКОПНІ КРИЛОЗЯБРОВІ

Представники сучасних крилозябрових дуже рідко трапляються в палеонтологічному літописі: *Rhabdopleura* відома з крейди, а *Serphalodiscus* — з ордовіка. Більшість вимерлих видів належить до викопних рядів, які до недавнього часу об'єднувались в особливий тип — Граптоліти (*Graptolitha*, рис. 166, в—д). Новітні дослідження показали, що граптоліти — штучна група, що включає різні таксони крилозябрових.

Основна маса граптолітів відома, починаючи з середини кембрію до початку карбону. Відомі вони лише по скелетах, які складались з хітиноподібної речовини або задублених білків (склеропротеїнів). Колонії граптолітів, або *рабдосоми*, починались з особливої комірчини — *сікули* більш-менш конусоподібної форми. Гострим кінцем колонія прикріплювалась до субстрату, від розширеного відходила порожниста нитка, вздовж якої розвивались дочірні теки. Стінки теки мали два шари: внутрішній складався з поперечних платівок, з'єднаних зигзагоподібним швом (як у сучасних *Rhabdopleura*), а зовнішній — з платівок, розташованих вздовж поздовжньої осі тіла. Така будова забезпечувала міцність та гнучкість колонії.

Будова рабдосом була дуже різноманітна. Бентосні колонії могли мати нерозгалужену чи розгалужену форму, відомі зірчасті, спіральні, сітчасті та іншої форми колонії. Частина рабдосом прикріплювалася до плаваючих предметів, наприклад водоростей, утворюючи так званий псевдопланктон. Існували й справжні планктонні колонії, наприклад *Lagonographus*. У центрі планктонної колонії був розташований особливий утвір — плавальний пухир (*пневматофор*), який мав тоненьку стінку з хітиноїдної речовини і був, ймовірно, заповнений газом. В інших планктонних видів замість пневматофора був *поплавець* — плоский утвір із подвійними сітчастими стінками, натягнений між гілками рабдосоми. Вважають, що прикріплені граптоліти мешкали на невеликих глибинах поблизу берегів, де накопичувались відклади глини. У цих відкладах і знайдено більшість граптолітів.

ТИП ГОЛКОШКІРІ (ECHINODERMATA)

Голкошкірі — дуже своєрідний тип тваринного світу, що з'явився на Землі близько 580 млн років тому. Більша частина його видів уже вимерла (знайдено близько 13 тис. викопних видів), нині ж існують понад 6 тис. видів. Усі вони — виключно морські придонні тварини, що дуже чутливо реагують на опріснення. Вони трапляються в морях та океанах усіх широт Земної кулі від припливно-відпливної зони до максимальних глибин океанічних западин.

Голкошкірі, як правило, вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою симетрією та елементами білатеральної симетрії, у тілі яких розрізняють оральну, на якій розташований ротовий отвір, та протилежну аборальну сторону. Є всі підстави вважати, що радіальна симетрія є явищем вторинним, про що свідчать деякі викопні форми, двобічна симетрія личинок голкошкірих та будова ряду органів сучасних видів.

Зовнішня форма тіла голкошкірих досить оригінальна і набуває вигляду квітки, зірки, кулі, огірка тощо (рис. 168). Розміри коливаються здебільшого між 5 та 50 см, хоча відомі види й менші, і такі, що досягають кількох метрів.

Представники класів голкошкірих значно відрізняються один від одного, проте є ряд ознак, що властиві всім голкошкірим і чітко відособлюють їх від інших тварин.

Зовні голкошкірі вкриті одношаровим війчастим епітелієм (тільки у голотурій війок немає), в якому є багато залозистих клітин, що виділяють слиз, липкий та отруйний секрет. Тут є й пігментні клітини, які зумовлюють різ-

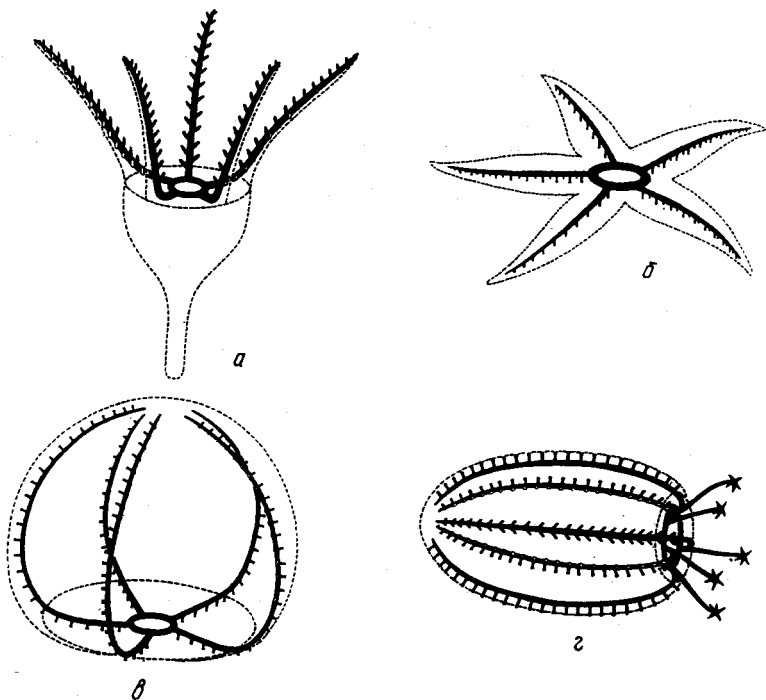


Рис. 168. Схема форми тіла голкошкірих:
 а — морські лілеї; б — морські зірки; в — морські їжаки; г — голотурії

номанітність і красу забарвлення багатьох голкошкірих. Під епітелієм залягає добре розвинений сполучнотканинний шар (*кутис*) мезодермального походження, який зсередини підстелений перитонеальним епітелієм, що обмежує целом. У плазмі клітин зовнішнього шару кутиса закладається *внутрішній скелет*, у вигляді мікроскопічних *біокристалів*, що складаються переважно з кальциту та незначного доповнення органічної речовини. Біокристали ростуть, набувають певної форми і випадають з клітин. Тут вони з'єднуються між собою, утворюючи невеличкі пластинки різноманітної форми або, зливаючись краями, утворюють великі губчасті пластини. На їх поверхні можуть формуватись різні вирости: *голки* (звідки й назва типу), *шпи*, особливі органи — *педицеларії* тощо. І прості, і модифіковані голки з'єднуються зі скелетом напівсферичними суглобними ямками, в яких легко рухаються.

Мускулатура в більшості голкошкірих розвинена слабо; вона міститься переважно у променях, де скелетні елементи з'єднуються між собою рухомо; оздоблені м'язами також

рухомі вирости тіла: амбулакральні ніжки, скелетні голки та педицеларії. Лише голотурії мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Усі м'язи голкошкірих гладенькі.

Голкошкірі — целомічні тварини. Целом у них, як і в інших вторинноротих, закладається у вигляді трьох пар мішків; з них, крім загальної порожнини, утворюються канали амбулакральної та перигемальної систем, осьові синуси, ампула осьового органа, статевий тяж.

Загальна порожнина тіла досягає в голкошкірих значного розвитку, за винятком морських лілей, в яких через наявність великої кількості сполучнотканинних тяжів, та в офіур — через розвиток особливих ектодермальних міхурів-бурс, що вдаються в порожнину тіла, її об'єм значно зменшується. Целом встелений війчастим епітелієм, який вкриває також поверхню всіх внутрішніх органів, що містяться в целомі, і заповнений прозорою рідиною, близькою за складом до морської води, але з домішками білків. У цій рідині міститься також велика кількість (розрізняють 14 типів) клітинних елементів (*целомоцитів*), які беруть участь у розподілі поживних речовин, диханні, виділенні, захисті організму від бактерій та паразитів. Відомо, що саме досліди з створення теорії фагоцитозу зірок привели І.І. Мечнікова до створення теорії фагоцитозу.

Порожнина тіла виконує також механічну функцію опори для стінок тіла, позбавлених скелета.

Найхарактернішим для представників типу похідним целома є *амбулакральна система*. Це система тонкостінних каналів, наповнених рідиною. У типовому випадку амбулакральна система сполучається із зовнішнім середовищем через *мадрепорову пластинку*, що знаходиться на поверхні тіла. Крізь численні пори в мадрепоровій пластинці морська вода надходить через *ампулу в кам'янистий канал* (його стінки просякнуті карбонатом кальцію), який з'єднується з *кільцевим каналом*, що оточує біляральну частину кишкової трубки. Від кільцевого каналу відходять і закінчуються сліпо п'ять *радіальних каналів*. Від них попарно відходять бічні гілочки різної будови до мускулястих *амбулакральних ніжок*, або шупалець, що виходять назовні тіла. Стінки каналів складаються із джгутикового епітелію, сполучної тканини, м'язового шару та зовнішнього війчастого перитонеального епітелію. Деталі будови амбулакральної системи в представників різних таксонів варіюють.

Будова травної системи різна, і ми розглянемо її при вивченні кожного з класів голкошкірих.

Спеціальних органів виділення немає. Звільнення організму від продуктів обміну здійснюють амебоїдні клітини, які є в целомічній рідині, а також кровоносній та амбулакральній

системах. Клітини, навантажені продуктами обміну, виводяться назовні крізь покриви тіла або відкладаються в сполучній тканині. Хімічну природу цих продуктів не досить вивчено, але відомо, що в голкошкірих до складу екскретів входять кератини та кератинін-сполуки, що характерні для хребетних тварин.

Характерною для голкошкірих є *перигемальна*, або *псевдогемальна*, система, що розвивається з відокремлених ділянок загального целома, і всі її канали мають стінки, вистелені перитонеальним епітелієм. Ця система включає *кільцевий* навколоротовий канал, що лежить між кільцевим амбулакральним каналом та навколоротовим кільцем нервової системи, і п'ять *радіальних каналів*. Вона тісно пов'язана з кровоносною системою і частково або повністю оточує останню. Перигемальна система містить ту саму рідину, що й целом, але з дещо більшою кількістю білка. Ця система супроводжує нервову систему, підстелюючи нервові тяжі. Вважається, що вона виконує функцію постачання їм поживних речовин та захисту від деформації. Крім того, перигемальна система є опорою для кровоносної системи, яка не має власних стінок.

Кровоносна система голкошкірих характеризується досить примітивною організацією через відсутність спеціальної мускулатури та клапанів. Регулярної циркуляції рідини в кровоносній системі немає. Основу системи становлять *навколоротове лакунарне кільце*, п'ять *радіальних лакун*, лакуни осевого органа, кишечника та гонад. Лакуни залягають у сполучній тканині й не мають власних стінок. Лише спинна і черевна кровоносні судини кишечника голотурій та морських їжаків, які відходять від навколоротового кільця, мають характер кровоносних судин. У деталях будова кровоносної системи різна в представників різних класів. Рідина кровоносної системи за складом близька до ціломічної й амбулакральної. Основна функція кровоносної системи — це транспортування поживних речовин, і лише в голотурій вона виконує ще й функцію газообміну.

Спеціальні органи дихання в голкошкірих розвинені слабо. До них можна віднести передусім *водяні легені* голотурій, де відбувається інтенсивний газообмін, а також *шкірні зябра* морських їжаків і зірок. Дихальну функцію виконують тонкостінні мішкоподібні камери-бурси в офіур, про які згадувалось вище, амбулакральні ніжки та інші тонкостінні ділянки поверхні тіла. У диханні беруть участь окремі клітини, що є в ціломічній рідині й амбулакральній системі, які мають дихальні пігменти.

Нервова система голкошкірих досить своєрідна: відокремленого центрального ганглію (мозку) у них немає. До її

складу входять три відділи, або системи — *ектоневральна*, *гіпоневральна* та *апикальна* (іноді її називають *ендоневральною*, або *аборальною*), що різною мірою розвинені в представників різних класів.

Кожен із відділів складається з нервового кільця та радіальних нервових тяжів, число яких відповідає числу радіальних амбулакральних каналів. У всіх голкошкірих найкраще розвинена ектоневральна нервова система, що розташована найбільш поверхнево на оральній стороні тіла. У найпростішому випадку вона має вигляд дифузного підшкірного плетива зі згущеннями нервових клітин та їх відростків у вигляді кільцевого та радіальних тяжів. У глибині тіла розташована друга, гіпоневральна, система, що також представлена майже у всіх голкошкірих (за винятком морських їжаків, у яких вона значно редукована або її зовсім немає).

На аборальній стороні міститься апикальна система, що досягає значного розвитку в морських лілей. У представників інших класів голкошкірих вона більш-менш редукована або її зовсім немає. Основна функція ектоневральної нервової системи — чутлива, двох інших — локомоторна (регуляція рухів).

Особливістю розвитку нервової системи голкошкірих є утворення нервових клітин за рахунок екто-, мезо- та ентодермального епітелію. Ектоневральна нервова система має ектодермальне походження, гіпоневральна та апикальна — мезодермальне; крім того, нервове плетиво, що є в стінках кишечника — ентодермальне.

Голкошкірі дуже чутливі до зовнішніх подразнень, хоча складно збудованих органів чуття в них немає. Численні чутливі клітини, або їх більші чи менші угруповання на амбулакральних ніжках, ротових щупальцях, шкірі тощо, виконують функції органів дотику, нюху, смаку, зору.

Більшість голкошкірих — роздільностатеві тварини. Гоноди розвиваються в тісному зв'язку з целомом. З одного із зачатків целома відходить *статевий синус*, в якому розвивається *статевий тяж*. Розростаючись, статевий синус утворює мішечки гонад, а статевий тяж — гонади. Мішечки зростаються зі стінками тіла, і тут виникають статеві отвори, які з'єднують гонади з оточуючим середовищем і слугують для виведення статевих клітин.

У голкошкірих, як правило, утворюється багато дрібних, бідних на жовток яєць, які викидаються у воду, де й відбувається їх запліднення. Розвиток яєць здебільшого проходить у воді, інколи яйця виношуються в особливих зародкових камерах (у офіур, голотурій та морських їжаків).

Дробіння яєць у голкошкірих повне, більш-менш рівномірне, радіального типу. У рідких випадках, при наявності в яйці великої кількості жовтка, дробіння наближається до поверхневого (наприклад, у морської лілеї *Isometra vivipara*). З яйця в більшості голкошкірих виходить вільно плаваюча личинка бластула, вкрита джгутиками; на цьому ембріональний розвиток закінчується. Процеси гастрюляції та початок органогенезу проходять вже під час постембріонального розвитку.

Ще до початку гастрюляції з вегетативного полюса бластули в бластоцель виселяються клітини мезенхіми, з яких пізніше будується личинковий скелет. Гастрюла утворюється шляхом поєднання процесів імміграції та інвагінації; зачаток кишечника (*архентерон*) має вигляд вузького циліндричного впинання (рис. 169, а,б). Після гастрюляції бластопор зміщується на черевну сторону і перетворюється на анус, а ближче до анімального полюса личинки виникає впинання ектодерми, яке сполучається з передньою частиною ентодермального зачатка кишки, утворюючи ротовий отвір (вторинний рот, рис. 169, в,г).

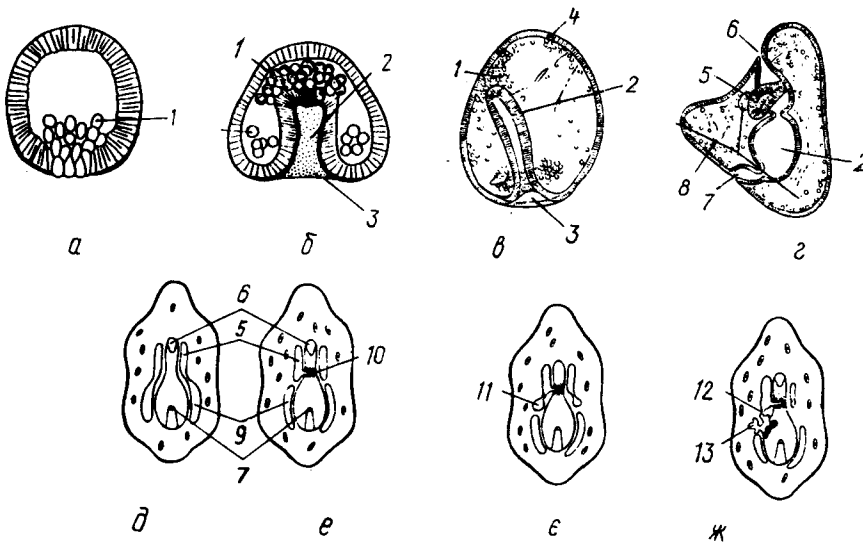


Рис. 169. Особливості ембріонального та постембріонального розвитку голкошкірих:

а — імміграція клітин мезенхіми в порожнину бластули; б — гастрюла; в—г — утворення рота і ануса; д—ж — послідовні стадії розвитку целома; 1 — клітини личинкової мезенхіми; 2 — зачаток кишечника; 3 — бластопор; 4 — ектодерма; 5 — зачаток передніх целомів; 6 — рот; 7 — анус; 8 — голка личинкового скелета; 9 — зачаток задніх целомів; 10 — поровий канал; 11 — відокремлення середніх целомів; 12 — зачаток кам'янистого каналу; 13 — перетворення лівого середнього целома в кільце амбулакральної системи

Целом утворюється ентоцерально: верхня стінка архентерона утворює вип'ячування, яке відшнуровується у формі замкненого целомічного мішка. Потім цей первинний целомічний мішок поділяється на правий та лівий целоми, кожен з яких, у свою чергу, ділиться на три частини. У результаті в личинки утворюються три пари целоми: перші (I) — на анімальному полюсі, другі (II) — посередині та треті (III) — біля вегетативного полюса (рис. 170). І лівий (рідше обидва) відкривається назовні порою. І та II целоми лівої сторони сполучаються між собою. Обидва III целоми, розростаючись, перетворюються на загальну порожнину тіла дорослої тварини; I та II праві целоми не розвиваються. Із I лівого целома утворюється частина осьового синуса та перигемальна система, а також мадрепорова пластинка, яка сполучає його із зовнішнім середовищем. II лівий целом (*гідроцель*) є зачатком амбулакральної системи, а канал, який сполучає I та II целоми, стає *кам'янистим каналом*.

Шкірні покриви навколо ротового отвору личинки дещо вдвплюються, утворюючи навколоротову западину, оторочену війчастим шнуром, який забезпечує личинці живлення і виконує локомоторну функцію. На цій стадії личинка називається

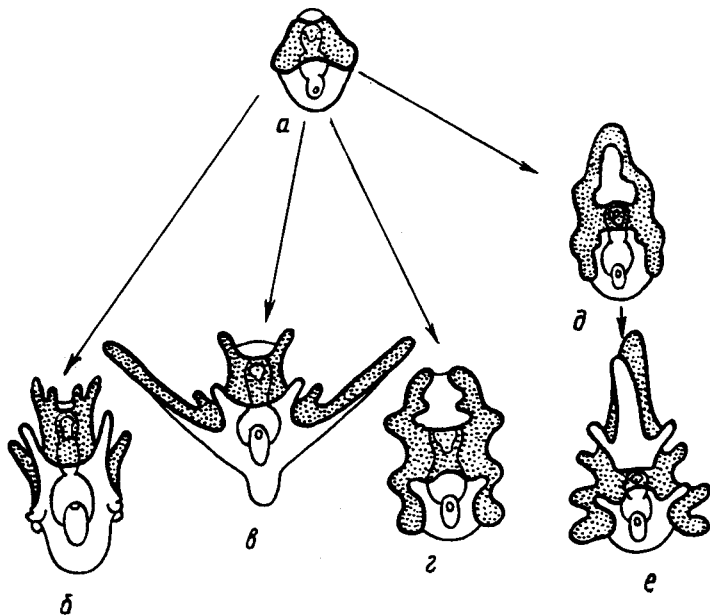


Рис. 170. Схема утворення типових личинкових форм у голкошкірих:

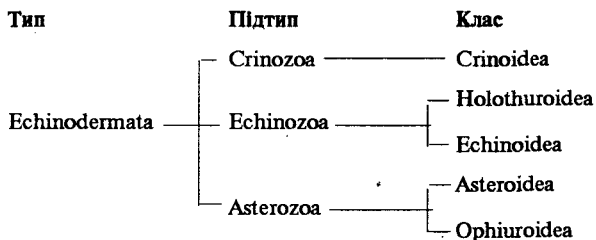
а — дiplewpa; *б* — ехіноплутеус; *в* — офіоплутеус; *г* — аурикулярія; *д, е* — біпінарія та брахіоларія

вається *диплеврулою*, чим підкреслюється білатеральносиметричний план її будови.

Потім починається ускладнення контурів навколоротової западини: по її краю з'являються лопаті або довгі вирости (руки), оторочені війчастим шнуром. Шляхом ускладнення будови диплеврули виникають личинки, характерні для різних класів голкошкірих (рис. 170). Детальніше будову цих личинок та перетворення їх на дорослих тварин буде розглянуто при описі відповідних класів.

Поряд зі статевим відомі випадки нестатевого розмноження, коли тіло морських зірок, офіур та деяких голотурій поділяється навпіл або на кілька частин. Кожна з частин потім відновлює ділянки тіла, яких бракує. Для голкошкірих вельми характерне явище регенерації. Рятуючись від ворогів, деякі голкошкірі відкидають частини тіла, нутрощі, а іноді й розпадаються на частини, після чого недостаючі частини тіла регенерують.

Тип Голкошкірі поділяється на п'ять класів, що об'єднані в три підтипи.



ПІДТИП СТЕБЕЛЬЦЕВІ, або ПРИКРІПЛЕНІ (CRINOZOA)

До цього підтипу належать голкошкірі, які постійно або тимчасово ведуть нерухомий спосіб життя, прикріплюючись до субстрату стебельцем або безпосередньо нижньою (аборальною) стороною тіла. Оральною стороною вони звернені догори, і на ній розташовані рот та анальний отвір. До цього підтипу належить лише один клас.

КЛАС МОРСЬКІ ЛІЛЕЇ (CRINOIDEA)

Відомо близько 4 тис. викопних видів та більше 620 сучасних, що поширені переважно в тропічних районах Індій-

ського та Тихого океанів, хоча трапляються і у водах Антарктики та Арктики. Розміри морських лілей коливаються від кількох сантиметрів до 2,5 м. Назва класу пов'язана з подібністю цих тварин до квіток, що підкреслюється ще й їх яскравим забарвленням. Частина лілей усе своє життя прикріплені до субстрату або можуть відриватись від нього на

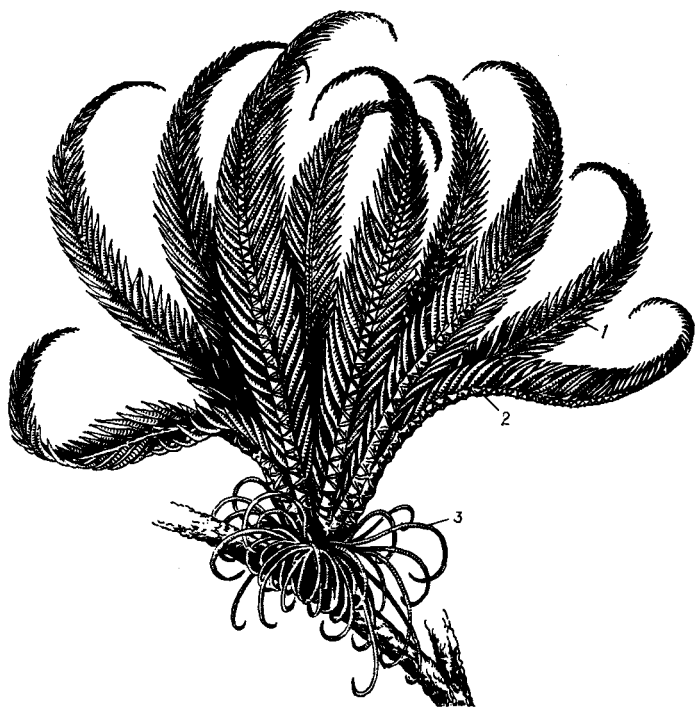


Рис. 171. *Heliometra glacialis*:
1 — пінули; 2 — промені, або руки; 3 — щипці

деякий час, пересуваючись на невелику відстань. Інші ведуть вільний спосіб життя. Вони плавають або повзають, тримаючи ротову поверхню завжди догори; періодично вони зупиняються й прикріплюються до субстрату (рис. 171).

Тіло морських лілей складається з невеликого, більш-менш келихоподібного тулуба, від якого відходять п'ять довгих променів, або рук, які при своїй основі роздвоюються, тобто їх стає десять, але здебільшого руки багаторазово галузяться, і їх кількість може досягати 200.

Одношаровий епітеліальний покрив є лише в молодих особин, у дорослих усі зовнішні скелетні пластинки оголені.

Під епітелієм на безскелетних ділянках залягає сполучна тканина.

На оральній плоскій стороні тулуба лише в деяких молодих особин та в кількох видів протягом всього життя є великі скелетні пластини, проте, як правило, скелет оральної сторони недорозвинений і представлений дрібними вапняковими склеритами.

Аборальна келихоподібна сторона вкрита суцільним панцирем, утвореним нижньою центральною пластиною (часто вона має напівсферичну форму) та двома-трьома віночками з п'яти скелетних пластинок, частина яких займає радіальне, частина — інтеррадіальне положення. У деяких морських лілей скелет аборальної сторони значно редукується, внаслідок чого змінюється і форма тулуба, і він стає майже дископодібним. У деяких лілей функцію скелета аборальної сторони тулуба виконують хребці рук (див. далі).

У більшості видів, що ведуть прикріплений спосіб життя, від аборальної сторони тіла відходить стебельце, що складається з вапнякових члеників циліндричної чи дископодібної форми, зв'язаних м'язовими волокнами, що забезпечує рухливість стебельця. Довжина стебельця в сучасних видів — 75—90 см, а у викопних форм вона досягала 21 м. Верхній членик стебельця звичайно зростається з центральною пластинкою аборальної сторони тулуба, утворюючи дно келиха.

До субстрату морські лілеї прикріплюються по-різному. В одних видів для прикріплення слугує кінцевий членик стебельця, який розширюється у вигляді диска, гачка тощо, в інших є численні тонкі вирости, корінці, у третіх — рухомі вусики (цирі), які можуть бути й на інших члениках стебельця.

Вусики є і в безстебельчастих морських лілей. Вони розташовані на центральній аборальній пластинці скелета, що має спеціальні ямки для їх прикріплення (рис. 172). Через отвори на дні ямок до цир проходять нерви. За допомогою численних цир (їх може бути до 100) з кігтикками на кінці безстебельчасті лілеї тимчасово чіпляються за ґрунт.

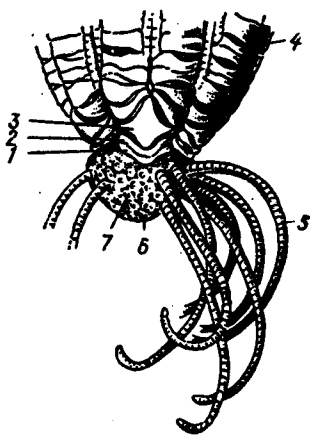


Рис. 172. Будова нижньої частини тіла морської лілеї:

1 — радіальна пластинка; 2, 3 — перший та другий членики руки; 4 — руки; 5 — цирі; 6 — центральна пластинка; 7 — ямки для прикріплення цир

Руки морських лілей мають добре розвинений скелет, що складається з окремих циліндричних члеників, або *хребців*, які називають також *брахіальними пластинками*, та невелику м'яку частину, в якій проходять деякі внутрішні органи (рис. 173). Перший хребець кожної руки зростається з пластинками аборальної частини скелета тулуба, а другий з'єднується з ним через дві суглобні ямки, і ще кілька хребців тісно прилягають до нього. Далі починається вільнорухлива частина руки.

Членики рук з'єднуються між собою еластичними тяжами та м'язовими волокнами, що забезпечує їх надзвичайну гнуч-

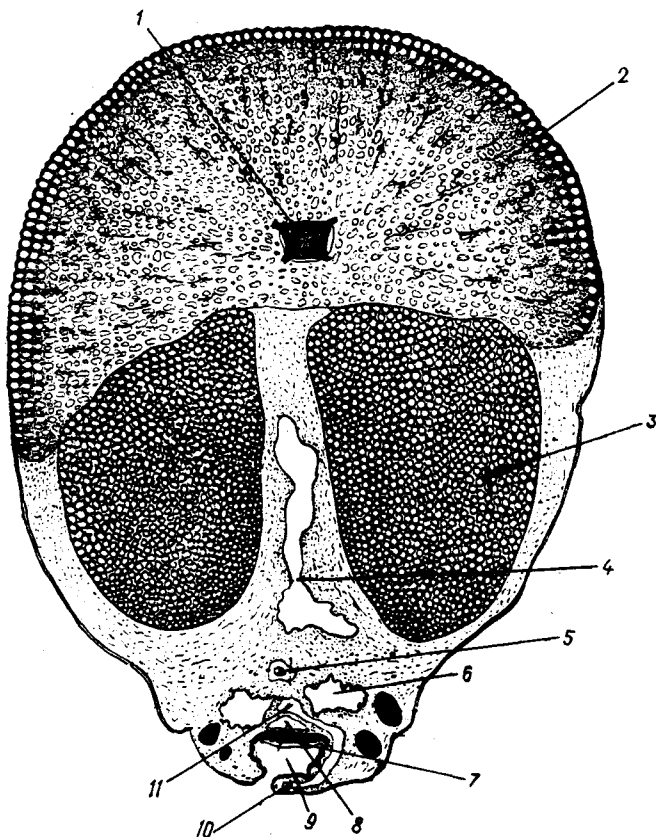


Рис. 173. Поперечний розріз через руку *Helimetra glacialis*:

1 — брахіальний стовбур апікальної нервової системи; 2 — товща хребця; 3 — інтербрахіальні м'язи; 4 — оральний синус целома; 5 — радіальний канал амбулакральної системи; 6 — бічний каналець амбулакральної системи; 7 — амбулакральний жолобок; 8 — радіальний перигемальний канал; 9 — ектонервальна нервова система; 10 — генітальний синус; 11 — аборальний синус целома

кість та рухливість. Проте в деяких місцях з'єднання члеників відбувається без м'язів, і саме по межі таких члеників дуже часто має місце *автономія* (мимовільне відокремлення частини тіла). У центрі кожного хребця рук є отвір, через який проходить *брахіальний стовбур* апікальної нервової системи. Майже до кожного хребця то справа, то зліва причленовані бічні гілочки — *пінули*, які мають таку саму будову, як і руки. На внутрішній стороні хребців та їх розгалужень, включаючи пінули, є різною мірою розвинене заглиблення, по якому проходить радіальна амбулакральна борозенка, вкрита війчастим епітелієм.

За допомогою рук вільноживучі морські лілеї можуть досить вправно повзати або плавати. Крім того, руки утворюють досконалий ловецький апарат, що забезпечує лілей їжею.

Мускулатура розвинена слабо. М'язи є лише в руках (між члениками рук, у пінулах та амбулакральних щупальцях), а також між члениками стебельця та цир.

Порожнина тіла дорослих тварин у значній частині заповнена сіткою сполучнотканинних перекладин, що вистелені

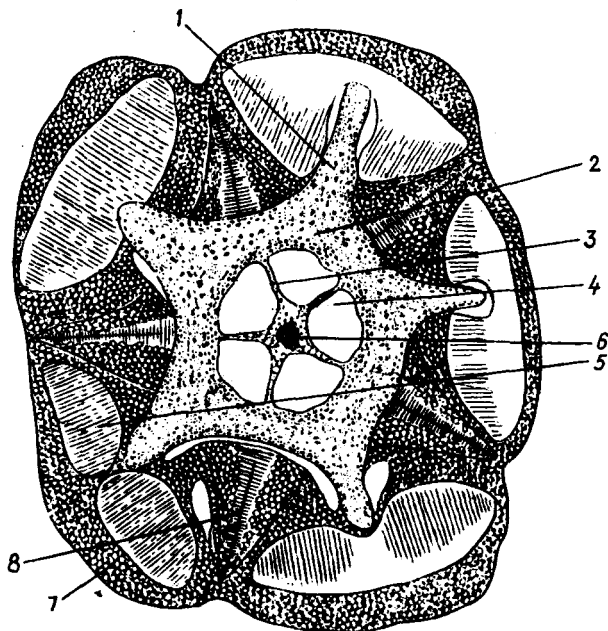


Рис. 174. Горизонтальний розріз келиха морської лілеї:

1 — радіальний нервовий стовбур; 2 — центральна нервова капсула; 3 — перетинка п'ятикамерного синуса; 4 — його камера; 5 — м'язи; 6 — осьовий орган; 7, 8 — відповідно центральна та радіальна пластинки аборального скелета

целомічним епітелієм, завдяки чому целом стає губчастим. Вільні ділянки целома зберігаються поблизу оральної сторони тіла, де він заходить і в руки, та в нижній частині келиха біля центральної пластинки, де целомічна порожнина поділяється перетинками на п'ять камер і тому називається *п'ятикамерним органом* (рис. 174). Целом з келиха продовжується в стебельце та цирі. У центральній частині тулуба знаходиться осьовий целомічний синус, в якому міститься губчаста частина так званого *осьового органа*, який починається у вигляді суцільного тяжа в п'ятикамерному органі.

Амбулакральна система складається з навколоротового кільця та п'яти радіальних каналів, що розгалужуються відповідно до розгалуження рук, включаючи пінули. Від цих каналів відходять бічні каналці, які входять у два ряди *амбулакральних щупалець*, що містяться на оральній стороні променів та пінул. Щупальця не мають присосків і слугують як органи дихання й дотику. Від кільцевого каналу відходять кам'янисті канали — від п'яти до 150 в окремих видів. Вільними кінцями вони відкриваються в порожнину тіла. Мадрепоровій пластинці повною мірою відповідає вся оральна сторона тіла морських лілей, пронизана численними так званими *водяними порами*, які з'єднують целом з оточуючою тварину водою. Рух амбулакральних щупалець зумовлений дією м'язів та тиском целомічної рідини.

Травна система починається ротовим отвором, який в одних видів займає на оральному диску (рис. 175) центральне положення, в інших — зсунутий дещо вбік. Рот веде в стравохід, який продовжується в довгий ентодермальний кишечник, вкритий війчастим епітелієм; він спочатку прямує до дна аборальної сторони тіла, потім утворює від однієї (у видів з центральним положенням ротового отвору) до чотирьох петель і повертає до оральної сторони, де через коротеньку задню кишку відкривається анальним отвором на невеликому горбку, розташованому в одному з інтеррадіусів.

Морські лілеї живляться численними мікроскопічними тваринними та рослинними організмами, а також частинками детриту. Через густу сітку щупалець на амбулакральних борознах рук їжа відфільтровується з води і спрямовується потоком води, який створюється завдяки швидким обертальним рухам щупалець та биттю війок, по борозенках до ротового отвору. У деяких досліджених у лабораторії видів, зокрема в північноатлантичного виду *Antenodon pestatus*, харчові частинки при цьому обволікались слизом, що виділяють слизові клітини.

Перигемальна система недорозвинена; вона представлена п'ятьма тонкими радіальними каналами, що тягнуться вздовж

рук під радіальними каналами амбулакральної системи. Як біля основи рук, так і на їх кінцях, ці канали закінчуються сліпо.

Кровоносна система складається з навколоротового плевтика лакун, які переходять у лакуни стінок кишечника та

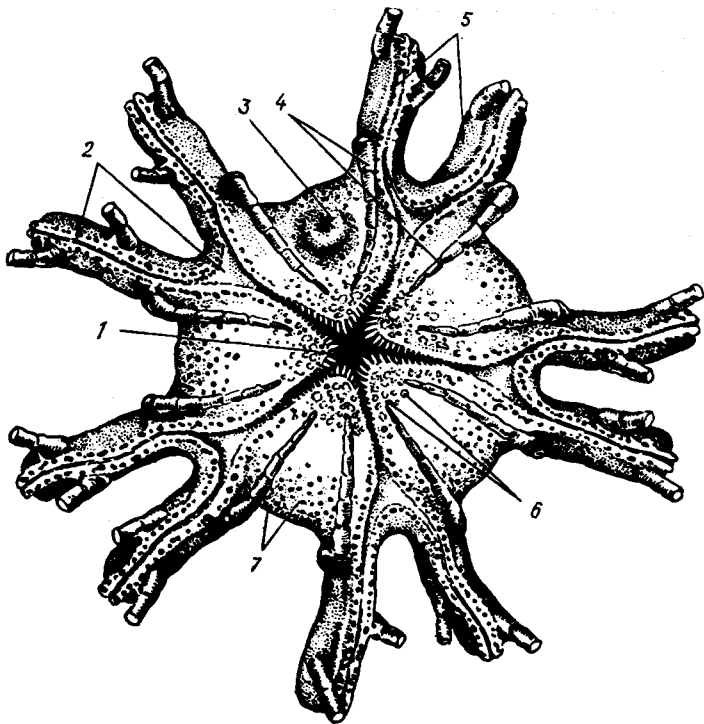


Рис. 175. Оральный диск *Heliometra glacialis*:

1 — ротовий отвір, оточений папілами; 2 — амбулакральні борозенки; 3 — анальний горбок; 4 — перша пара пінул; 5 — руки; 6 — рудиментарні пластинки орального скелета; 7 — водяні пори

осьового целомічного синуса. Від навколоротового кільця відходять також радіальні лакуни, що містяться в стінках статевого тяжа рук та пінул (див. далі).

Дихання в морських лілей відбувається через вільні від скелета ділянки шкіри та амбулакральні шупальця.

Нервова система морських лілей характеризується сильним розвитком її апікальної частини, яка складається зі скупчення нервових клітин (центральної нервової капсули), що містяться всередині п'ятикамерного органа, та п'яти ра-

діальних нервів, що пронизують всі членики рук та пінули. Ця система керує життєво важливими рухами рук лілій.

Ектоневральна частина нервової системи складається з навкологлоткового кільцевого та п'ятох радіальних нервових тяжів, що йдуть вздовж амбулакральних борозенок рук. Таку саму будову має гіпоневральна нервова система, що розташована глибше ектоневральної. Розвинені ці системи слабше, ніж апікальна. Існує думка, що з ними пов'язані лише чутливі клітини, які у великій кількості містяться в шкірному епітелії та є хемо- та фоторецепторами.

Усі морські лілеї роздільностатеві, але статевого диморфізму в них немає. Гонади формуються в руках. Від орального кінця згадуваного осевого органа починається статевий столон, від якого в руки направлені п'ять статевих тяжів, які галузяться відповідно до галуження рук. Кінцеві гілочки заходять у пінули, де перетворюються в сліпо замкнені мішечки, в яких розвиваються статеві клітини. Вихід чоловічих статевих продуктів із пінул назовні відбувається через особливі пори, а жіночих — через розриви стінок пінул. У багатьох видів спочатку викидається у воду сперма, що стимулює в жіночих особин виділення яйцеклітин.

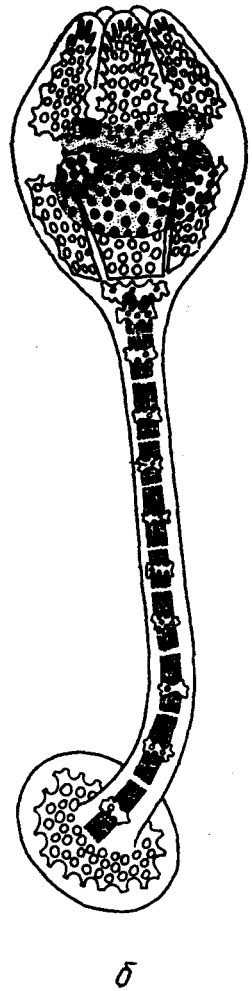
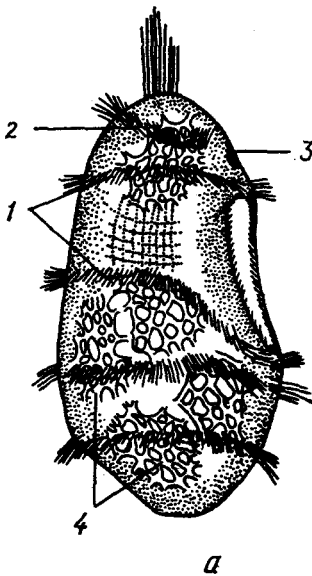
Запліднення здебільшого зовнішнє. Якщо ж запліднення внутрішнє, то сперматозоїди активно проникають у тіло жіночої особини. Із заплідненого яйця розвивається мішкоподібна личинка — *долюлярія*, яка не має ні ротового, ні анального отворів, з тім'яною китицею війок та п'ятьма війчастими поясками (рис. 176, а); протягом двох-трьох днів вона веде планктонне існування, а потім осідає на дно і прикріплюється переднім кінцем до субстрату або якогось твердого предмета, а інколи — до тіла своїх батьків.

Тіло личинки починає видовжуватись і поділяється на стебельце та келихоподібний тулуб, на вершині якого проривається ротовий отвір; війчасті кільця й тім'яна китиця руйнуються. У мезодермі келиха та стебельця закладаються скелетні пластинки. Ця стадія називається *пентакринусовою* через подібність до стебельчастих лілей з роду *Pentacrinus*. По краях келиха з'являються вип'ячування, які перетворюються на руки (рис. 176, б).

Подальший розвиток у прикріплених і неприкріплених форм відбувається по-різному. У перших утворюються все нові й нові членики стебельця, розвиваються цирі та додаткові відгалуження, якими стебельце міцно з'єднується з субстратом. У других через кілька місяців прикріпленого життя келих мимовільно відламується, і лілея переходить до вільного способу життя.

Рис. 176. Личинки морської лілеї *Ap-
tedon rosacea* — доліолярія (а) та пен-
такринус (б):

1 — судильні війчасті смужки; 2 — напівкільцева
передня війчаста смужка; 3 — прикріпна ямка; 4 —
скелетні пластинки



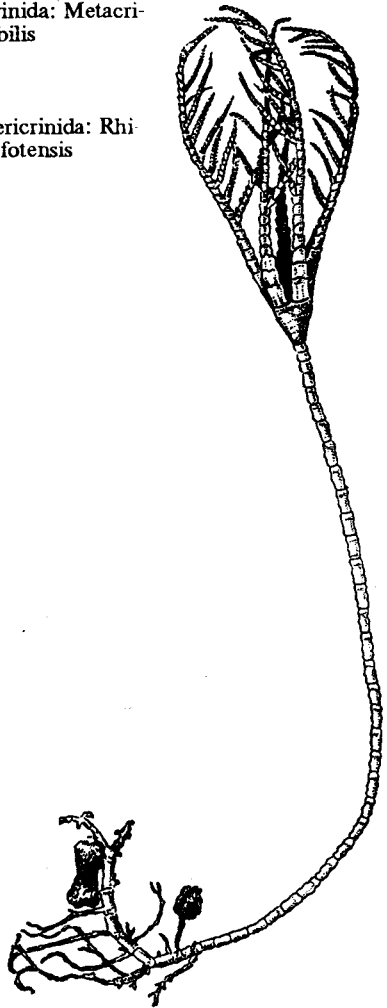
Усі сучасні морські лілеї належать до підкласу Членисті морські лілеї (*Articulata*), що включає чотири ряди.

Клас	Підклас	Ряд
Crinoidea	Articulata	Isocrinida
		Millericrinida
		Cyrtocrinida
		Comatulida



Рис. 177. Ряд Isocrinida: Metacrinus nobilis

Рис. 178. Ряд Millericrinida: Rhizocrinus lofotensis



Перші три ряди, до яких належать лише близько 80 видів, об'єднують прикріплених морських лілей, четвертий, найчисленніший, ряд — неприкріплених.

Ряд Ізокриніди (Isocrinida). До цього ряду належать види з довгим мотузкоподібним стебельцем, на якому на всьому протязі розташовані віночки цир, по п'ять у кожному кільці (рис. 177). Руки відносно тулуба досить довгі, розгалужені. Скелет аборальної частини тулуба включає і бранхіальні пластинки рук. На оральній стороні він представлений чис-

ленними дрібними склеритами, їх згущення у вигляді покривних пластинок вздовж харчових борозенок майже закривають останні.

Більшість видів цього ряду належать до роду *Metacrinus*, наприклад, тихоокеанський вид *M. suborbis* з довжиною тіла до 19 см, а стебельця — до 1,5 м при товщині 0,8 см, що живе на глибині 200—300 м, або *M. pobilis*, що має майже біле стебельце та жовтувату або червоно-оранжеву крону і трапляється в морях Індо-Малайської області на глибині близько 250 м.

Ряд Мілерікриніди (Millericrinida). Представники цього ряду відрізняються від ізокринід меншими розмірами та відсутністю цир на стебельці, які можуть бути лише при його основі й слугувати для прикріплення до субстрату. Один з найвідоміших видів цього ряду — *Rhizocrinus lofotensis* (рис. 178) — дуже поширений в Атлантиці на глибині від 140 до 4000 м. Це невеликий вид, що разом зі стебельцем досягає 8—10 см. Він має п'яти-, а іноді чотири- і семипроменевий келих. Його промені не галузяться, але вкриті міцними пінулами. Північноатлантичний вид *Bathycrinus carpenteri* значно більший за розмірами; довжина його стебельця — 27 см, рук — 3 см; стебельце закінчується кількома грубими корінцями, якими тварина прикріплюється до субстрату.

Ряд Циртокриніди (Cyrtoocrinida). Представники цього ряду значно відрізняються від інших стебельчастих, і передусім формою тіла та рук. Існує думка, що їх будова найближча до предкових форм. Так, у глибоководного виду *Hyocrinus bethelianus*, що живе на глибині 3000—5000 м в південній частині Тихого океану і досягає 15 см довжини, тулубний келих (рис. 179) порівняно з іншими стебельчастими лілеями відносно досить високий. Скелетні пластинки аборальної сторони не зрощені між собою і не скріплені бронхіальними пластинками. Руки починаються від краю келиха. На оральній стороні є великі вапнякові пластинки, а дрібні покривні пластинки оточують харчові борозенки. На стебельці ніколи не буває цир. Ще оригінальнішу будову має *Nolorus gangii*, якого знайдено на невеликій глибині (200—300 м) у Карібському морі. Він має короткий (близько 4 см висотою) грубий келих, скелетні пластинки якого повністю злиті, стебельце недорозвинене, і тварина прикріплюється до твердого субстрату дном келиха. Рот міститься в центрі оральної сторони і оточений п'ятьма кремезними руками, що дихотомічно розгалужуються над першим базальним членником. Усі десять рук тварини різної довжини: з одного боку вони довші, ніж з іншого. Пінули на руках, на відміну від

інших лілей, підгорнені всередину і утворюють уздовж кожної руки майже цілісну трубку, через яку потоками води до рота заносяться планктонні організми.

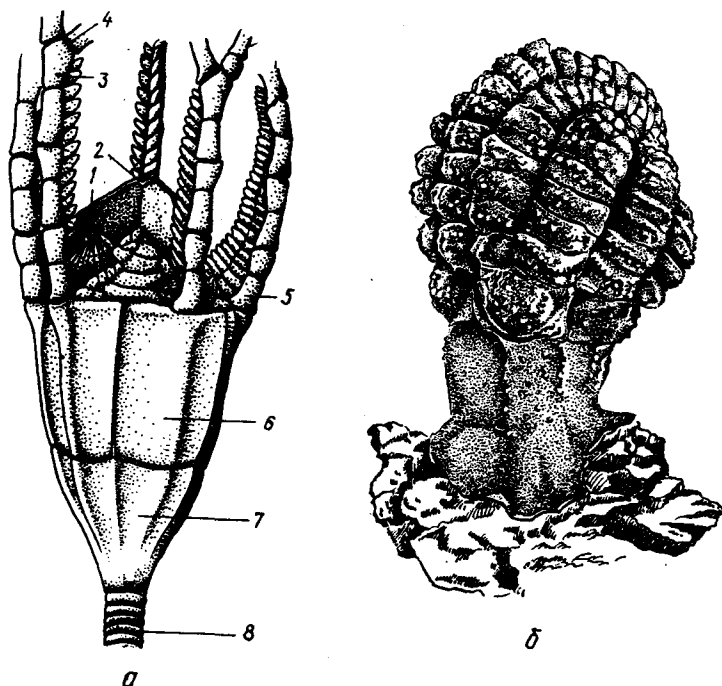


Рис. 179. Ряд *Cyrtocrinida*: *Hyocrinus bethelianus* (а) та *Hologopus rangii* (б):
1 — анальний отвір; 2 — ротовий отвір; 3 — руки; 4 — перше розгалуження рук; 5 — перший членик
рук; 6 — радіальна пластинка; 7 — базальна пластинка; 8 — стебельце

Ряд Коматуліди (*Comatulida*). У цьому ряді об'єднано всіх морських лілей, які в дорослому стані ведуть вільний спосіб життя. До нього належить більше 550 видів, тобто переважна більшість рецентних (нині живучих) морських лілей. У процесі розвитку в багатьох коматулід значно редукується скелет тулуба, і брахіальні пластинки рук тією чи іншою мірою його заміщають, утворюючи стінки невеликого келиха, на якому розташовані порівняно довгі розгалужені руки з довгими пінулами. На аборальній стороні келиха в багатьох коматулід є численні дуже рухливі цири, якими тварина прикріплюється до субстрату.

Цири мають різну будову залежно від того, на яких ґрунтах живуть ті чи інші види. Якщо дно замулене, то цири, довгі, тонкі, прямі і, немов ходулі, підтримують тварину на поверхні; якщо ж кам'янисте, то цири короткі, гачкоподібні й

ними тварина міцно охоплює каміння, скелет коралів тощо. Деякі види весь час лежать на дні, але більшість лілей постійно відривається від опори і деякий час плаває. Плавання має перервний характер: пройшовши невелику відстань, тварина осідає на дно і прикріплюється до нього, потім знову пливе і т.д. Рухаються коматуліди за допомогою рук, причому багатопрорієві особини під час плавання використовують поперемінно різні секції всіх рук, а малопрорієві — різні руки. Так само під час плавання частиною рук, які витягуються вперед, тварина чіпляється за якийсь предмет за допомогою пінул, які можуть виділяти ще й липкий секрет. Потім ці руки одноразово скорочуються, і водночас вільні руки відштовхуються від субстрату.

Майже всі коматуліди мають гарне забарвлення з широким діапазоном барв — однотонне, строкате або плямисте.

Живлення коматулід проходить тільки в спокійному стані.

Найбільша родина ряду — Antedonidae, яка нараховує більше 130 видів. Антедоніди трапляються від літоралі (узбережної зони морського дна, що звільнюється від води під час відпливу) до глибини 6000 м і досить часто — в середніх широтах. Вони здебільшого десятипрорієві. Добре вивчено представників роду *Antedon*, що населяють прибережні європейські води, зокрема *Antedon bifida* (рис. 180). Це морська лілея з варіюючим забарвленням: від інтенсивно пурпурового до рожевого та жовтого, а іноді й строкатого. Живе вона на глибинах від 5 до 450 м, прикріплюючись сильними зігнутими цирами до кореневищ та стебел морських водоростей. Вона має тонкі, гнучкі промені завдовжки 12,5 см. Вони дуже крихкі, і важко зустріти екземпляр, який має всі десять неушкоджених рук; як правило, частина з них знаходиться в стадії регенерації.



Рис. 180. Ряд Comatulida:
а — *Antedon bifida*; б — *Comatula purpurea*

Регенераційна здатність антедонів, як і багатьох інших коматулід, настільки велика, що вони поновлюють не тільки відламані промені, але й половину тіла, якщо їх розрізати навпіл.

Надзвичайно привабливі представники досить численної (до 100 видів) родини Comasteridae. Серед них більшість багатопроменевих, з довгими променями (до 20—25 см) видів, що живуть у прибережних водах тропіків і мають строкате яскраве забарвлення, яке робить їх ще більш схожими на квіти. Ротовий отвір зсунутий у них до краю, а анальний займає центральне положення. Ще одна їх особливість — наявність так званих ротових пінул, що складаються з численних стиснутих з боків члеників, на верхній стороні яких розташовані зубчики, які надають кінцям пінул пильчастий вигляд. Існує думка, що ними тварина може захоплювати дрібних тварин і переносити їх на харчові жолобки. Серед комастерид є види з різною довжиною променів. Розрізняють передні (ловецькі) руки та коротші задні, в яких формуються статеві продукти.

Цікаві антарктичні морські лілеї, що виявляють турботу про нащадків. Так, у лілей роду *Phrixometra* ембріони розвиваються у виводкових камерах, розташованих у статевих пінулах самиць. В одних видів, таких як *Phrixometra longipinna*, лілеї виходять з капсул на стадії пентакринуса, в інших (*Ph. nutrix*) — після повного сформування дорослої особини.

ПІДТИП ЕХІНОЗОЇ (ECHINOZOA)

У цьому підтипі об'єднано два класи голкошкірих: *Holothuroidea* та *Echinoidea*.

КЛАС ГОЛОТУРІЇ, АБО МОРСЬКІ ОГІРКИ (HOLOTHUROIDEA)

На відміну від інших голкошкірих, голотурії менш вибагливі до солоності води, деякі безногі голотурії можуть жити навіть у досить опрісненій воді мангрових боліт. Усього відомо 1100 видів; з них у Чорному морі зареєстровано вісім, з яких найбільш поширений вид — *Stereoderma kirschbergi*.

Голотурії — досить великі за розміром тварини, їх середній розмір 10—40 см, проте є види з довжиною тіла, що перевищує 2 м. Більша частина голотурій забарвлена в бурий, брудно-білий та сірий кольори, але є види з яскравим забарвленням різних кольорів.

Тіло голотурій, на відміну від інших голкошкірих, витягнуте в напрямі від орального до аборального полюсу, і більшість з них схожа на товстих черв'їв. Проте є майже циліндричні, веретеноподібні, кулеподібні або іншої форми види.

У голотурій розрізняють передній кінець, який відразу ж можна розпізнати по віночку щупалець навколо рота, та протилежний — задній, де розташований анальний отвір (рис. 181). На відміну від інших голкошкірих, орально-аборальна вісь тіла голотурій розташована не перпендикулярно, а паралельно субстрату, і тварини лежать немов на боці. Звернена до субстрату сторона умовно називається черевною, а протилежна їй — спинною. У багатьох голотурій черевна сторона тією чи іншою мірою сплюснена, а спинна опукла.

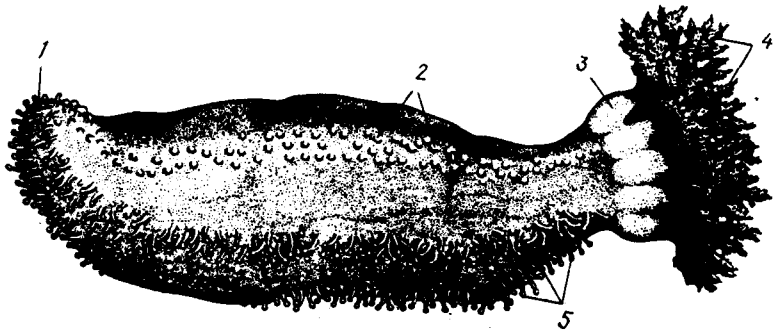


Рис. 181. *Cucumaria frondosa*:

1 — клоакальний отвір; 2 — амбулакральні ніжки бівіума; 3 — ампули щупалець; 4 — щупальця; 5 — амбулакральні ніжки тривіума

Тіло голотурій вкрите безвійковим епітелієм. Покриви більшості з них м'які через значну редукцію скелета, який представлений лише мікроскопічними вапняковими тільцями різної форми (рис. 182), що розсіяні в кутисі та його різноманітних виростах. Крім цього своєрідного зовнішнього скелета, в голотурій є ще внутрішній скелет — навкологлоткове вапнякове кільце, до складу якого входять п'ять великих радіальних та багато дрібних інтеррадіальних склеритів. Воно є місцем прикріплення різних м'язів і захищає навкологлоткове нервово кільце.

У зв'язку з редукцією скелета в голотурій значно розвинена мускулатура. Під шкірою лежить суцільний шар кільцевої мускулатури, а під нею поздовжня мускулатура, що складається з п'яти стьожок. На передньому кінці тіла стьожки відходять від стінок тіла і під кутом прикріплюються до

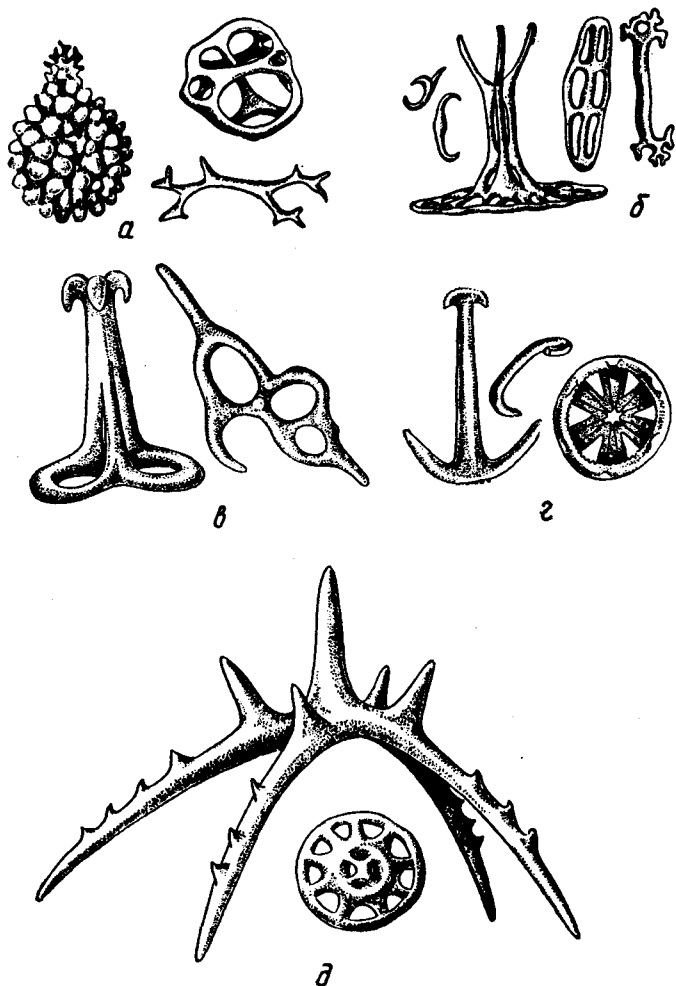


Рис. 182. Скелетні елементи шкіри голотурій:

а — гіллястошупальцевих, *б* — щитоподібношупальцевих, *в* — джкоподібних, *г* — безногих, *д* — боконогих голотурій

краю ротового отвору. Скорочення цих м'язів призводить до втягування переднього кінця тіла разом зі шупальцями. Ряд м'язів, що прикріплені одним кінцем до вапнякового кільця навколо глотки, а другим — до переднього кінця тіла, викликають зворотний рух. Скорочення кільцевої мускулатури викликає видовження тіла голотурії, поздовжньої — різке вкорочення.

Під шарами м'язів залягає війчастий перитонеальний епітелій, який вистилає об'ємну порожнину тіла з внутрішніми органами. У голотурій порожнина тіла виконує механічну функцію опори для м'яких стінок тіла, позбавлених скелета.

Амбулакральна система голотурій починається невеликою мадрепоровою пластинкою, яка міститься в одному з інтеррадіусів бівіума позаду переднього кінця тіла; у більшості голотурій вона не досягає поверхні тіла і відкривається в цілому. Від мадрепорової пластинки відходить кам'янистий канал; іноді таких каналів буває багато. Кам'янистий канал або канали впадають, як і в усіх інших голкошкірих, у кільцевий амбулакральний канал, розташований безпосередньо за навколоротовим скелетним кільцем. Від нього відходять п'ять радіальних каналів, які в голотурій спершу йдуть уперед, посилаючи від себе відгалуження в навколоротові щупальця, які є видозміненими амбулакральними ніжками, а потім повертаються назад, розміщуючись між кільцевими та поздовжніми м'язами (див. рис. 181). Від радіальних каналів відходять бічні гілочки до амбулакральних ніжок, від яких у порожнину тіла направлені видовжені ампули, останні видаються з-під смуг поздовжньої мускулатури (рис. 183). Амбулакральні ніжки розташовані на поверхні тіла меридіональними рядами: три з них (*тривіум*) — по черевній стороні, два (*бівіум*) — по спинній. Амбулакральні ніжки тривіума мають присоски і беруть участь у русі. Ніжки бівіума часто втрачають присоски, стають тонкішими і виконують тільки чутливу функцію. У безногих голотурій радіальних каналів амбулакральної системи взагалі немає. Ці голотурії рухаються тільки завдяки роботі м'язів тіла.

Від кільцевого каналу між радіальними каналами відхо-

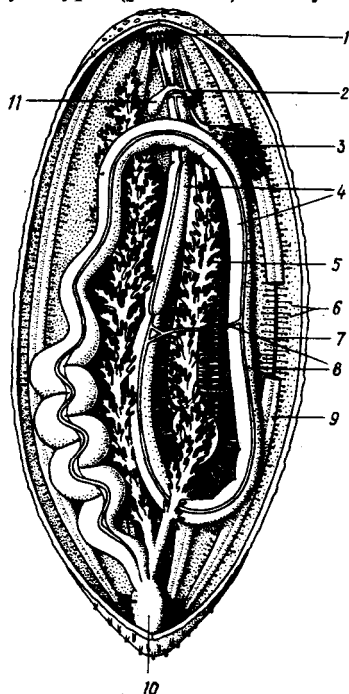


Рис. 183. Схема внутрішньої будови голотурії:

1 — втягнуті щупальця; 2 — кільцевий канал; 3 — трубочки гонади; 4 — кишечник; 5 — водянні легені; 6 — ампули амбулакральних ніжок; 7 — радіальний канал амбулакральної системи; 8 — кровonosні судини; 9 — поздовжні м'язи; 10 — клоака; 11 — полів міхур

дять, як правило, єдиний тонкостінний часто великих розмірів мішок, стінки якого легко розтягуються. Це так званий *поліве міхур*, що слугує резервуаром для амбулакральної рідини. Зрідка полієвих міхурів буває багато — до 20 і більше.

Травна система починається ротовим отвором, який завдяки спеціальним кільцевим м'язам може закриватись. Рот оточують щупальця, що є, як згадувалось вище, видозміненими амбулакральними ніжками. Число щупалець коливається від 8 до 30, а їх будова дуже відрізняється в представників різних рядів (рис. 184). Вони відіграють значну роль у здобуванні їжі, як при її активному відловлюванні, так і при збиранні на поверхні ґрунту, або закопуванні в нього. Крім того, вони беруть участь у русі, правлять за органи дотику, а іноді й дихання.

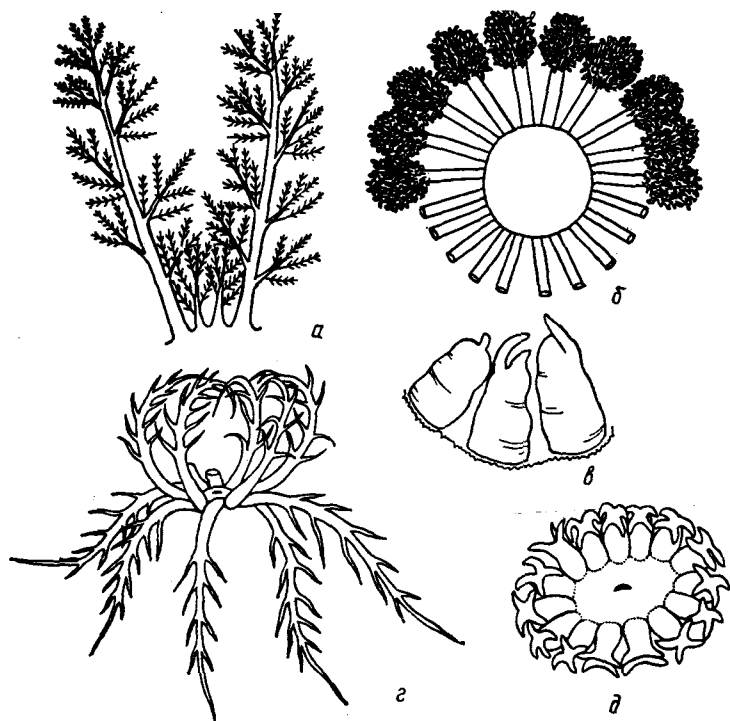


Рис. 184. Схема будови ротових щупалець голотурій:

а — гіллясті; б — щитоподібні; в — рукоподібні; г — пірчасті; д — пальцеподібні

Рот веде до глотки, яка проходить крізь вапнякове кільце і продовжується в порівняно вузький стравохід, що іноді має на кінці розширення. Стравохід переходить у довгу середню кишку, яка прямує до заднього кінця тіла (низхідна частина), у задній третині робить петлю і повертається вперед (висхідна частина), а потім знову повертає назад до анального отвору, перед яким кишка потовщується, утворюючи клоаку (див. рис. 183). Кишковий канал на всьому протязі підвішений до стінок тіла мезентеріальними тяжами, а клоака, крім того, ще й добре розвиненими м'язами. У небагатьох голотурій кишечник має іншу будову.

У деяких голотурій з ряду щитоподібнощупальцевих у клоаку впадають протоки так званих *кюв'єрових органів*. Це залозисті трубчасті утвори, які при подразненні голотурії викидаються через клоаку назовні й перетворюються на довгі білі липкі нитки, до яких прилипає предмет або істота, що була подразником.

Перигемальна система у голотурій складається лише з радіальних каналів (рис. 185).

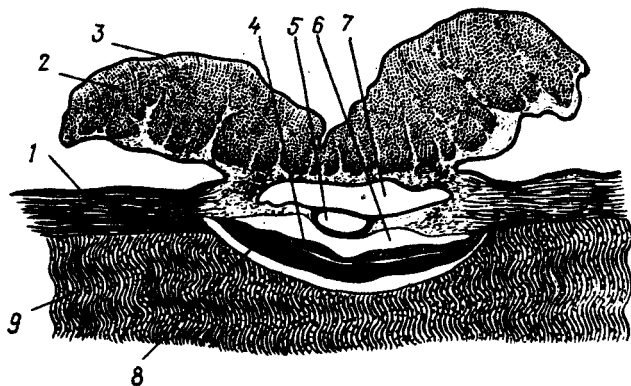


Рис. 185. Поперечний зріз стінки тіла *Cucumaria frondosa*:

1 — поперечні м'язи інтєррадіальних ділянок тіла; 2 — поздовжні м'язи радіальних ділянок тіла; 3 — перитонеальний епітелій; 4 — гіпонеуральна нервова система; 5 — радіальна кровоносна лакуна; 6 — радіальний перигемальний канал; 7 — радіальний амбулакральний канал; 8 — ектонеуральна нервова система; 9 — сполучна тканина в товщі стінки

Кровоносна система розвинена краще, ніж в інших голкошкірих. Крім великої кількості лакун у сполучній тканині, у них є лакунарне навкологлоткове кільце, п'ять пар радіальних лакун, що розташовані між радіальними амбулакральними каналами та нервами, і, крім того, у стінках кишечника утворюється система добре розвинених судин (рис. 186), серед яких за розмірами виділяються дві — черев-

на та спинна. Черевна судина щільно прилягає до кишечника, супроводжуючи його по всій довжині і віддаючи на стінку кишечника дрібні гілочки, що його обплітають. Спинна судина з'єднана з кишечником мезентерієм, який обплетений численними її відгалуженнями. Між судинами різних петель кишечника нерідко є поперечні судини, що вільно

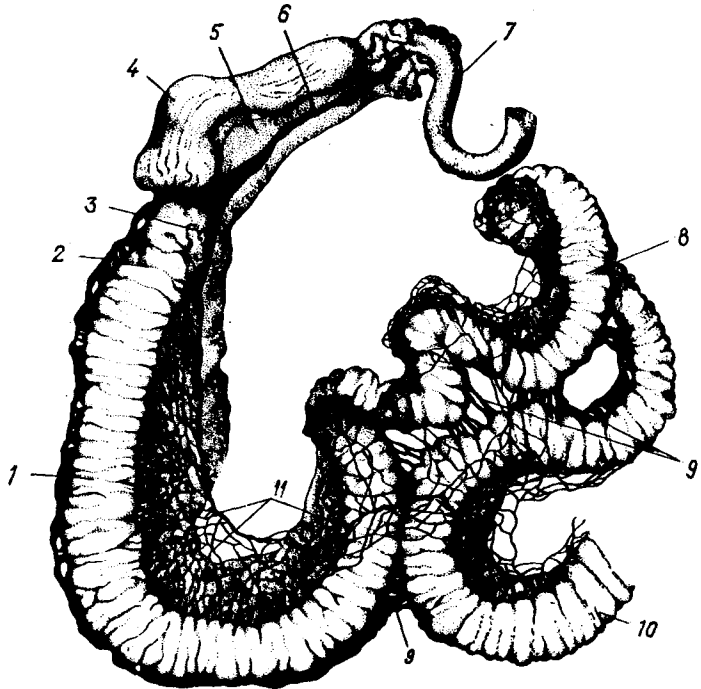


Рис. 186. Кровоносна система *Cucumaria frondosa*, що пов'язана з кишечником: 1 — передня низхідна петля кишечника; 2 — черевна та 3 — спинна кровоносні судини; 4 — волю; 5 — мезентерій; 6 — кровоносна судина стравоходу; 7 — стравохід; 8 — висхідна петля кишечника; 9 — анастомози між висхідною та низхідною частинами черевної судини; 10 — задня низхідна петля кишечника; 11 — «чудова сітка»

перетинають порожнину тіла в оточенні целомічного епітелію. У деяких групах голотурій перетинки спинної судини утворюють складне сплетіння, що зветься «чудовою сіткою». Іноді чудова сітка обплітає ліву легеню (див. далі), і тоді кисень з неї надходить не в целомічну рідину, а в кров.

Дихання в багатьох голотурій відбувається через шкіру та амбулакральні щупальця, а в представників трьох рядів (*Dendrochirota*, *Aspidochirota* та *Molpadonia*) є спеціальні органи дихання, так звані *водяні легені* (див. рис. 183). Це два довгих,

часто дуже розгалужених, іноді яскраво забарвлених стовбури, що лежать по обидва боки кишечника в порожнині тіла і займають значну її частину. Вони пов'язані зі стінками тіла і петлями кишечника м'язовими та сполучнотканинними тяжами. У задній частині стовбури обох легенів з'єднуються і однією протокою відкриваються в клоаку. Внутрішні стінки легенів вкриті ектодермальним миготливим епітелієм. Далі йде сполучна тканина і шар добре розвинених м'язів і знову шар сполучної тканини; останній вкритий целомічним епітелієм. Завдяки ритмічним скороченням і розслабленням м'язів вода то втягується через клоаку в легені, заповнюючи найдрібніші їх розгалуження, то виштовхується. При цьому розчинений у воді кисень через тонкі стінки легенів надходить у целомічну рідину і розноситься по всьому тілу.

Крім дихання, водяні легені виконують ще й функцію виділення, бо через їх стінки з целомічної рідини виводяться амебоїдні клітини (*целомоцити*), наповнені продуктами обміну, які потім через клоаку виводяться назовні. Спеціальних органів виділення немає, і лише в безногих голотурій є пристосування, що мають до них певне відношення. У цих голотурій уздовж кишкового мезентерія розташовані миготливі лійки, в які потрапляють ті самі целомоцити, навантажені екскретами, склеюються в окремі тільця, після чого знову виштовхуються в целомічну рідину.

Нервова система голотурій заглиблена під шкіру. Ектоневральна нервова система складається з кільця, що розташоване всередині вапнякового навколوجلоткового кільця і знаходиться під його захистом, та п'ятох товстих радіальних нервових тяжів. Останні йдуть паралельно радіальним амбулакральним каналам та гіпоневральному нервовим тяжам, майже зливаючись з ними. Кільцевої частини гіпоневральної системи та повністю апікальної нервової системи в голотурій немає. Від навколоротового ектоневрального нервового кільця відходять бічні нервові волоконця до кожного щупальця, що оточує ротовий отвір, ротової мембрани та глотки. Від радіальних тяжів іннервуються всі амбулакральні ніжки, а також численні чутливі клітини шкіри, найбільші скупчення яких припадають на передній та задній кінці тіла. З радіальними нервами пов'язані також органи рівноваги, *отоцисти* (рис. 187), які є в деяких глибоководних форм. Вони мають форму міхурця, всередині якого плавають дрібні *отоліти*. У небагатьох голотурій біля основи щупалець є світлочутливі клітини, за допомогою яких тварина визначає ступінь освітленості.

Більшість голотурій роздільностатеві; на відміну від інших голкошкірих, статевого тяжа у них немає, і є лише одна

гонада, яка складається з різної великої кількості довгих сліпозамкнених трубочок, на зовнішніх стінках яких формуються статеві клітини (див. рис. 183). Усі трубочки зливаються в одну статеву протоку, яка відкривається в спинному інтєррадіусі поблизу переднього кінця тіла, інколи біля основи або навіть на кінці одного із щупалець.

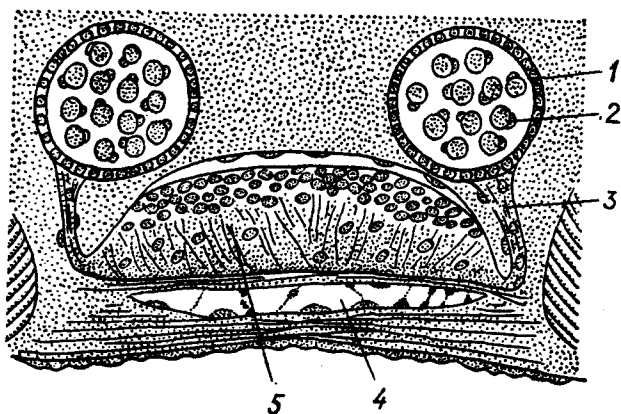


Рис. 187. Отоцисти голотурій (поперечний зріз):

1 — отоциста; 2 — отоліти; 3 — нерв отоцисти; 4 — радіальний канал амбулакральної системи; 5 — радіальний нерв

Певна кількість видів голотурій — гермафродити, у них статеві залози продукує і яйця, і сперматозоїди, в одних видів поперемінно, в інших — одночасно. В обох випадках спочатку виводяться чоловічі, а потім жіночі статеві продукти. Яйця розсіюються у воді і не з'єднуються в кладки. Запліднення в більшості видів відбувається у воді.

Розвиток голотурій може проходити двома шляхами. У одних, що мають бідні на жовток яйця, з яйця виходить джгутикова бластула або гастрюла, вона кілька тижнів плаває і за цей час її будова дуже змінюється. Спочатку вона перетворюється на білатеральносиметричну диплеврулу, потім у неї утворюється звивистий війчастий шнур; на цій стадії личинка називається *аурикулярією*. Вона вільно плаває у воді, активно поїдаючи дрібні планктонні організми, завдяки чому швидко росте і переходить у наступну стадію — *долюлярію*. Останню легко впізнати по діжкоподібній формі та віночках війок, що оперезують її тіло. Долюлярія спочатку плаває, потім опускається на дно; вона не живиться і розвивається за рахунок поживних речовин, накопичених аурикулярією. Згодом у личинки з'являються зачатки навколоро-

тових щупалець та амбулакральних ніжок, війчастий покрив зникає, ця стадія називається *пентакулою*, вона вже нагадує молоду особину (рис. 188).

У голотурій, що мають багаті на жовток яйця, з яйця відразу виходить так звана *псевдодоліолярія*, яка відрізняється від справжньої доліолярії положенням ротового отвору; не-

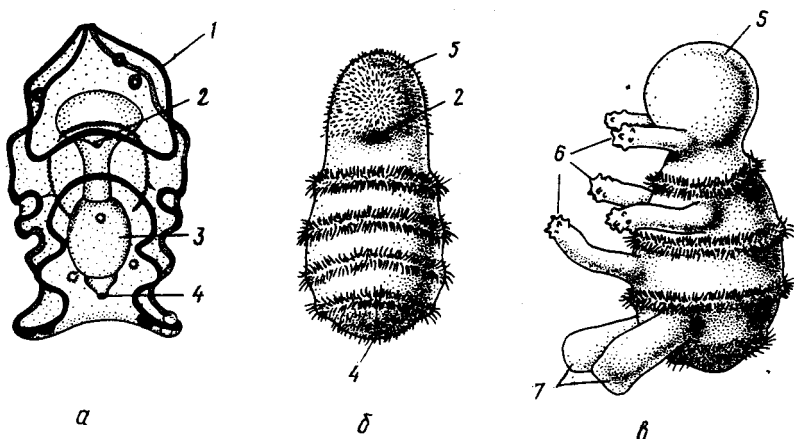


Рис. 188. Личинки голотурій:

a — аурикулярія *Synapta vittata*; *б*, *в* — доліолярія та пентакула *Cusumana planca*; 1 — війчастий шнур; 2 — рот; 3 — шлунок; 4 — анус; 5 — передротова лопать; *б* — навколоротові щупальця; 7 — амбулакральні ніжки

вдовзі вона перетворюється на пентакулу. Відомі також види, в яких з яйця відразу виходить пентакула.

У ряду видів голотурій, і передусім мешканців арктичних вод, має місце турбота про нащадків. У простішому випадку яйця та личинки розвиваються на поверхні тіла матері, під захистом різних шкірних виростів, в інших з'являються заглиблення в тілі, наприклад, виводкові камери, що вдаються в целомічну порожнину тіла, або ж розвиток проходить в яєчнику чи порожнині тіла. Як відбувається в цьому разі запліднення, поки неясно, але розвиток йде по іншому шляху.

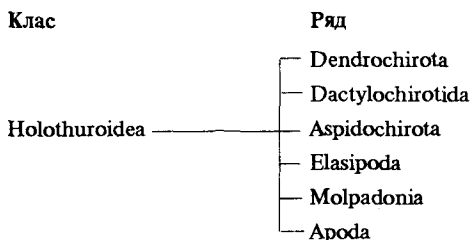
Для голотурій характерний високий ступінь регенераційних процесів. Відомо, що при сильному подразненні голотурії здатні до автотомії ряду органів — стінка клоаки розривається, і через неї тварина викидає або тільки кишечник, ліву легеню чи гонади, або ж усі внутрішні органи. При цьому тварина не гине, і через короткий строк регенерує всі втрачені органи. Деякі голотурії можуть розділитися навпіл на передню та задню частини, після чого кожна з них регенерує втрачену, тобто в них відбувається нестатеве розмноження.

Голотурії, як вже згадувалось, донні тварини; звичайно вони повільно рухаються по дну за допомогою амбулаторальних ніжок, щупалець або м'язових скорочень тіла, рідше закопується в ґрунт і ще рідше плавають все життя. При подразненні голотурії втягують передню частину тіла із щупальцями, виштовхують воду з клоаки і перетворюються на щільну грудочку.

Практичне значення голотурій зумовлене тим, що близько 40 їх видів, що носять загальну назву трепанги, споживають в їжу. Промисел трепангів особливо розвинений біля берегів Японії, Китаю, Індонезії та Філіппін, ловлять їх і вздовж берегів Африки, Америки, Австралії тощо. Трепангів продають сушеними, вареними, солоними, а також консервованими. У східній медицині трепангів називають «морським женьшенем». В їх м'ясі багато білків та цінних мінеральних солей.

Голотурії дають притулок багатьом безхребетним (найпростішим, червам, молоскам, ракоподібним) та риbam, які мешкають на поверхні їх тіла, в кишечнику, полієвих міхурах, водяних легенях, кровоносній системі тощо.

Клас голотурій поділяють на шість рядів.



Ряд Гіллястощупальцеві (Dendrochirota). Це досить великий ряд голотурій, усі представники якого мають порівняно довгі сильно розгалужені щупальця (див. рис. 184) і краще, ніж в інших голотурій, виявлену п'ятипроменеву симетрію.

Форма тіла в окремих представників дуже різноманітна і добре пристосована до умов існування. Більшість гіллястощупальцевих — мешканці прибережних вод та середніх (до 1000 м) глибин, і лише поодинокі види живуть на великих глибинах.

Широко відомі представники родини Cusumariidae, так звані морські огірки. Вони мають більш-менш циліндричне або веретеноподібне тіло, іноді сильно зігнуте, з 10 щупальцями. Дуже поширений біля берегів Японського, Охотського та Жовтого морів японський морський огірок (Cusumaria

японіса, рис. 189, а), що є предметом інтенсивного промислу. Він має приплюснуту черевну сторону, на якій по радіусах розташовані довгі амбулакральні ніжки з сильними присосками, за допомогою яких він рухається. Спинні ж амбулакральні ніжки перетворились на амбулакральні чутливі сосочки. До родини *Cucumariidae* належить вже згадуваний вид *Stereoderma kirschbergi*, що живе в Чорному морі біля берегів Криму. Якщо більшість морських огірків ведуть малорухомий спосіб життя, лежачи на морському дні, представники родини *Sclerodactylidae* часто зариваються в ґрунт так, що над поверхнею виступають тільки передній з ротовим та задній з анальним отворами кінці.

Цікаву будову мають представники родини *Psolidae*. Тіло їхнє сплюснене, і частина черевної сторони перетворилась на плоску повзальну підшву, вкриту м'якою шкірою, а опукла частина вкрита лускоподібними пластинками скелета (рис. 189, б).

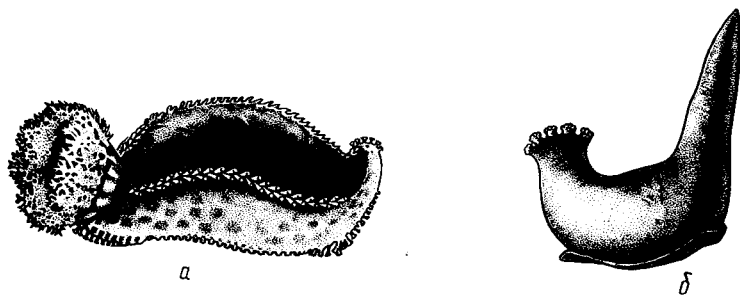


Рис. 189. Гіллястошупальцеві голотурії:
а — *Cucumaria japonica*; б — *Psolus phantopus*

Ряд Пальцешупальцеві (*Dactylochirotida*). До цього ряду належать голотурії, що мають 8—30 пальцеподібних шупалець і досить незвичну для голотурій форму. Так, у представників родини *Rhopalodinidae* форма тіла булаво- або колбоподібна через сильне скорочення спини та розростання черевної сторони. У цих тварин є 10 радіусів та 10 інтеррадіусів: п'ять спускаються по «горлу» колбоподібного тіла і п'ять піднімаються догори. Ротовий і анальний отвори розташовані на витягнутому кінці тіла майже поруч, а між ними міститься статевий отвір. А в представників родини *Ypsilothuridae*, наприклад *Ypsilothuria bitentaculata*, тіло майже кулеподібне, вкрите великими прозорими пластинками, що мають отвори для амбулакральних ніжок (рис. 190).

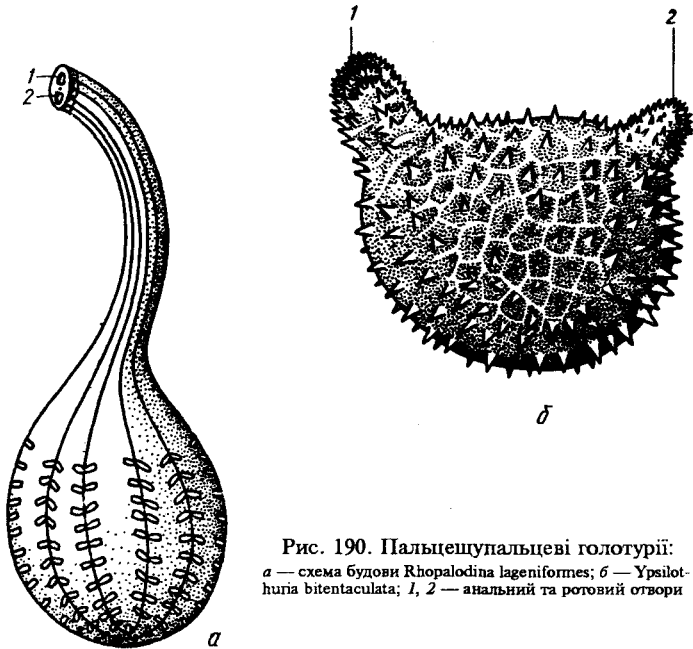


Рис. 190. Пальцешупальцеві голотурії:
 а — схема будови *Rhopalodina lageniformes*; б — *Ypsilohuria bitentaculata*; 1, 2 — анальний та ротовий отвори

Ряд Щитоподібношупальцеві (*Aspidochirota*). Це найбагатший видами ряд голотурій, представники якого мають короткі щитоподібні шупальця, які не втягуються всередину тіла через відсутність відповідних м'язів. Зовні багато з них нагадує великих червів. До цього ряду належить більшість промислових видів — трепангів (рис. 191, а, б).

Найбільша родина цього ряду Справжні голотурії (*Holothuriidae*) — мешканці теплих морів, що живляться органічними рештками з ґрунту. Серед справжніх голотурій є отруйні види, наприклад, отрута чорної голотурії (*Ludwigohuria atra*) використовується жителями островів Тихого океану для глушіння риби. Проте людина не сприйнятлива до неї, і цей вид голотурій використовують в їжу.

Цікаве пристосування для плавання є в представників родини *Synallactidae*, що живуть на більших глибинах. Наприклад, *Euphronides tanneri* має добре розвинену крайову складку і помітно відокремлену передню частину тіла (рис. 191, в). Ця голотурія може довго плавати, піднімаючись на значну відстань від ґрунту. Їжу вона добуває як у товщі води, так і з ґрунту.

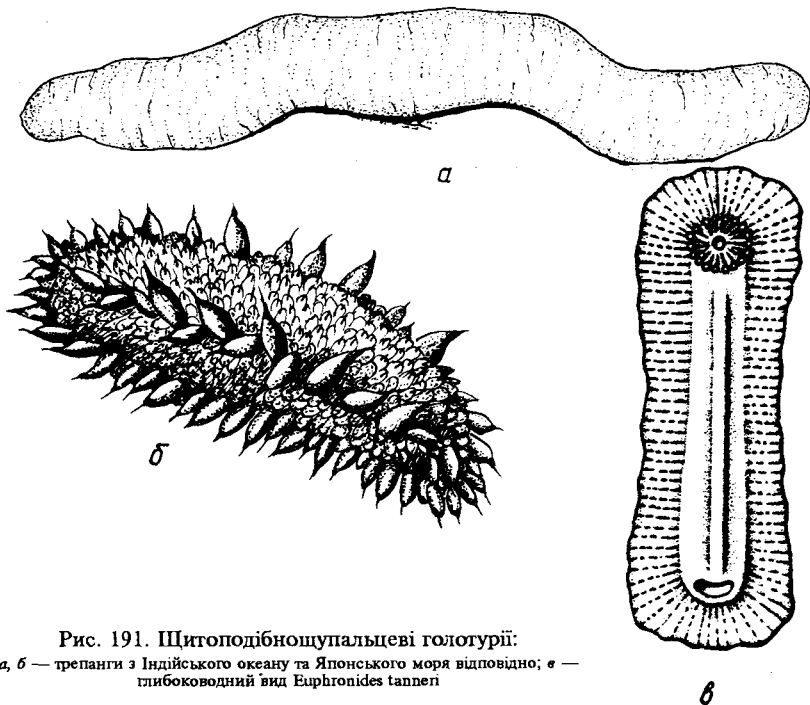


Рис. 191. Щитоподібношупальцеві голотурії:
 а, б — трепанги з Індійського океану та Японського моря відповідно; в —
 глибоководний вид *Euphronides tanneri*

Ряд Боконогі (Elasipoda). Серед представників ряду є як глибоководні донні тварини, так і справжні пелагічні форми, які все життя плавають у воді. Як і в представників попереднього ряду, у боконогих короткі щитоподібні або іншої форми шупальця не втягуються всередину тіла. У глибоководних форм великі черевні амбулакральні ніжки розташо-

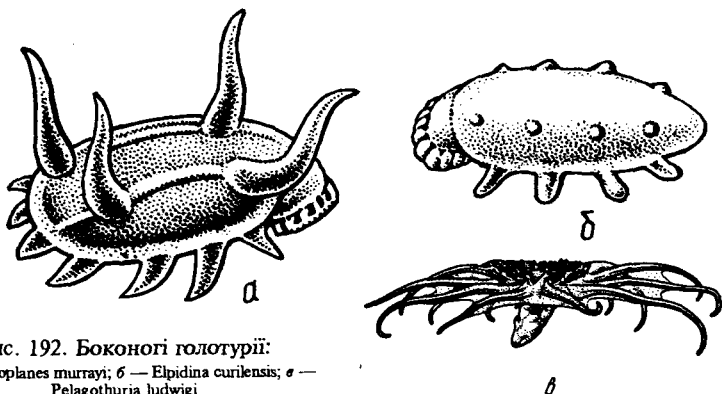


Рис. 192. Боконогі голотурії:
 а — *Scotoplanes murrayi*; б — *Elpidina curiensis*; в —
Pelagothuria ludwigi

вані по боках тіла; на спині вони редуковані або видозмінені у вирости складної форми (рис. 192, а, б).

Деякі інші форми мають голотурії з родини Pelagothuriidae (рис. 192, в), що ведуть пелагічний спосіб життя. Зовні вони схожі на невеликих медузок. Ці тендітні створіння рожевого або фіолетового кольору мають драглисте тіло, позбавлене будь-яких скелетних елементів, що значно зменшує їх масу. Навколо рота, що оточений 12—16 короткими щупальцями, внаслідок розростання стінки тіла утворюється плавальний диск, по краях якого розташовані довгі відростки. У кожному з них є канал, що сполучається з амбулакральним каналом щупалець.

Ряд Діжкоподібні (Molpadonia). Тіло в представників ряду має діжкоподібну або веретеноподібну форму, задній кінець



Рис. 193. Діжкоподібні голотурії:
а — *Molpadia musculus*; б — *Trichostoma arcticum*

завжди витягнутий у вигляді довгого або короткого хвоста (рис. 193), амбулакральні ніжки редуковані, щупальця сильно вкорочені (див. рис. 184), пристосовані для розривання ґрунту. У шкірі, крім звичайних скелетних пластинок різної форми, є округлі тільця червоного або бурого кольору, що містять фосфор. Живуть діжкоподібні голотурії на замулених ґрунтах, закопуючись у них, залишаючи над поверхнею ґрунту хвіст з анальним отвором на кінці. Через нього багата на кисень вода надходить до водяних легень.

Ряд Безногі (Apođa). Тіло безногих голотурій червоподібне, на задньому кінці рівномірно закруглене. Шкіра прозора, але, як правило, шорстка або навіть бородавчаста через скопичення скелетних тілець. Амбулакральних ніжок, як і радіальних каналів, немає. Ротовий отвір оточений щупальцями різної будови, які сполучаються безпосередньо з кільцевим амбулакральним каналом.

Дихають безногі голотурії через тонкі покриви, водяних легень у них немає. Як уже згадувалось, на відміну від інших голотурій, у безногих є спеціальні органи виділення — війчасті лійки. Багато видів зариваються в ґрунт, ховаються під камінням; тропічні види живуть між коралами. Саме безногі голотурії менш вибагливі до солоності води, і деякі види

мешкають у сильно опрісненій воді мангрових боліт.

У Чорному морі мешкають чотири види цих голотурій. Один з них — *Oestergzenia thomsoni* — має здатність при найменшому подразненні розпадатись на окремі шматки, при цьому кінець зі щупальцями заривається в ґрунт і поновлює втрачені частини, інші шматки гинуть. Подібна поведінка характерна і для деяких інших видів родини Synaptidae, до якої належать як найкрупніший вид голотурій, *Synapta maculata*, що сягає 2 м 10 см (при діаметрі 5 см), так і найменший — *Leptosynapta minuta*, завдовжки 0,5 см.

Цікавий спосіб життя в *Synaptula hydriiformes* (рис. 194), яка живе серед водоростей або гілок коралів, чіпляючись за них щупальцями. Живляться ці голотурії виключно водоростями. Молодь вони виношують у порожнині тіла.



Рис. 194. Безногі голотурії: *Synaptula hydriiformes*

КЛАС МОРСЬКІ ІЖАКИ (ECHINOIDEA)

Морські іжаки, як і морські лілеї, живуть лише в морській воді з солоністю близько 35 ‰ і дуже чутливі до її найменшого опріснення. Це придонні малорухливі тварини з розміром тіла від одного-двох до тридцяти сантиметрів у діаметрі. Багато з них мають яскраве, іноді строкате забарвлення. Зараз відомо близько 900 видів сучасних та більше 2500 викопних видів.

Форма тіла здебільшого округла, кулеподібна, проте є види яйцеподібні, дископодібні або серцеподібні. Переважна більшість морських іжаків звернені до субстрату трохи сплющеною стороною, в центрі якої розташований рот. Цю сторону називають оральною, протилежну, на якій міститься анальний отвір, відповідно — аборальною.

Усе тіло іжаків, за винятком двох невеликих м'яких шкірястих ділянок навколо рота (*перистом*) та анального отвору (*перипрокт*), вкрите суцільним панцирем, утвореним вапняковими скелетними пластинками, що нерухомо з'єднані краями. Виняток становлять іжаки родини Шкірястих іжаків (*Echinothuriidae*), в яких окремі пластинки скелета роз'єднані ділянками шкіри, завдяки чому пластинки рухомі. Якщо

вийняти такого їжака з води, його кулясте тіло здувається і стає дископодібним.

Панцир складається з 20 рядів пластинок, що скомпоновані в десять парних смужок, п'яти амбулакральних (радіальних) та п'яти інтерамбулакральних (інтеррадіальних), які йдуть від перистома до перипрокта по меридіанах (рис. 195). Амбулакральні смужки складаються з двох рядів невеликих пластинок (у кожному ряді по кілька десятків), що мають отвори, крізь які виходять амбулакральні ніжки. Кожна така смужка на аборальному полюсі закінчується невеликою очною пластинкою, на якій розташоване невеличке вічко. Інтерамбулакральні смужки також складаються з двох рядів пластинок, але значно більшого розміру і без отворів. Ці смужки закінчуються генітальними пластинками із статевим отвором. Одна з них є разом з тим і мадрепоровою пластинкою (див. далі).

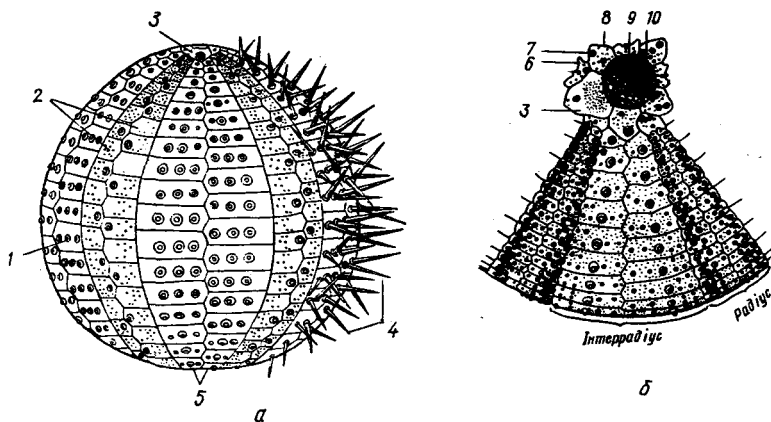


Рис. 195. Схема будови панцира морських їжаків:

a — загальний вигляд; *b* — частина панцира з аборальної сторони; 1 — горбки для прикріплення голок; 2 — амбулакральні пластинки з отворами для амбулакральних ніжок; 3 — мадрепорова пластинка; 4 — голки; 5 — інтерамбулакральні пластинки; 6 — очна пластинка; 7 — генітальна пора; 8 — генітальна пластинка; 9 — анус; 10 — перипрокт

На зовнішній поверхні пластинок скелета є численні півкулясті горбки, на дні кожного з яких міститься суглобовий горбок, з яким з'єднується суглобовою ямкою циліндрична вапнякова паличка — голка. Зчленування голки з горбком охоплене суглобною сумкою з м'язовими волокнами, що приводять голку в рух. Голки бувають різної довжини (іноді в два-три рази довші за діаметр тіла їжака) та форми (рис. 196, *a*, *b*). Вони можуть бути гладенькими, шпигуватими, кільчастими і навіть гіллястими; дуже міцними і майже волосоподібними. У багатьох їжаків голки розташовані більш-менш правильними меридіональними рядами, за їх допомогою їжаки рухаються.

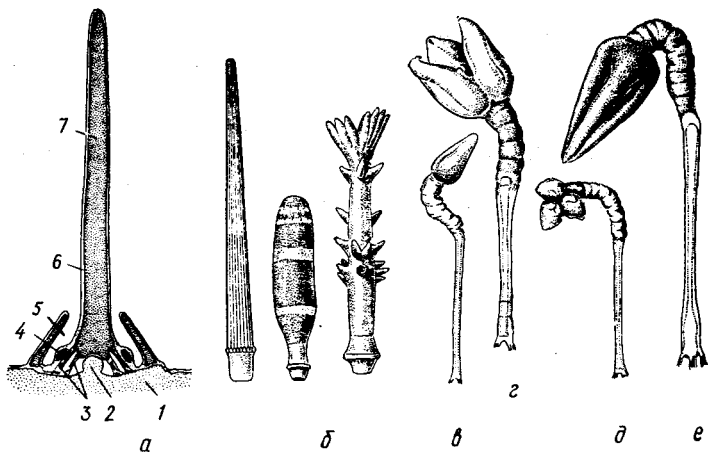


Рис. 196. Голки морських їжаків:

a — схема прикріплення голки; *б* — типи голок; *в, г, д, е* — педицеларії: змієголова, шароносна, трилисна та тризуба відповідно; 1 — пластинка панцира; 2 — суглобна голівка; 3 — м'язи; 4 — нервово кільце; 5 — суглобна сумка; 6 — епітелій; 7 — голка

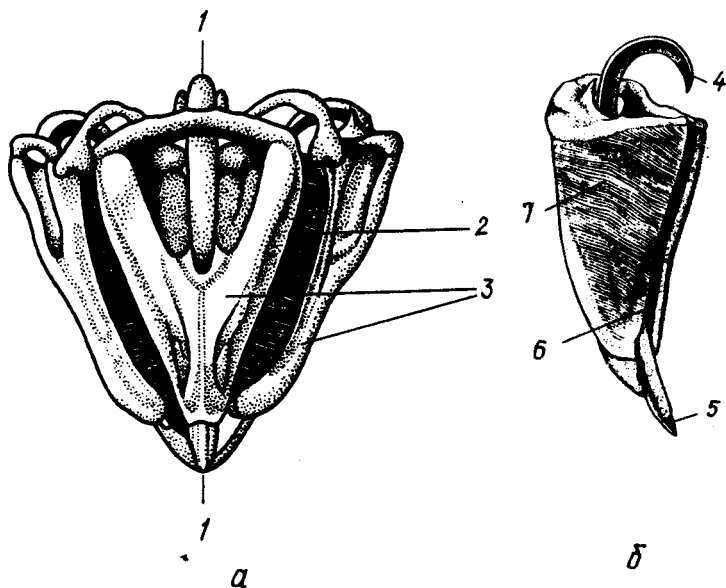


Рис. 197. Аристотелів ліхтар:

a — загальний вигляд; *б* — пірамідка із зубом; 1 — зуб; 2 — м'язи між пірамідками; 3 — пірамідки; 4 — аборальний гачок зуба; 5 — оральний кінець зуба; 6 — внутрішній жолобок пірамідки; 7 — реберця для прикріплення м'язів

Поряд із звичайними, на скелетних пластинках розташовані видозмінені голки — так звані *педицелярії*. Вони складаються з рухливого стебельця зі скелетною опорною віссю і трьох рухливих кінцевих гачків, які за допомогою особливих м'язів можуть з'єднуватись до купи і роз'єднуватись, утворюючи своєрідні щипчики. Педицелярії мають різну форму (рис. 196, в—е) і призначення. Основна функція більшості з них — санітарна. Верхнє положення анального отвору, через який виділяються неперетравлені рештки їжі, та нерівність поверхні тіла, призводять до його забруднення. Кожна стороння частинка, що потрапляє на поверхню тіла їжака, відразу ж підхоплюється педицелярією, яка передає її сусіднім педицеляріям, поки частинка не потрапить на амбулакральні ніжки, що виштовхують її у воду. Використовуються педицелярії і при захопленні їжі та як органи захисту. Так звані *куленосні педицелярії* мають отруйні залози, що містяться в стебельці та розширеній голівці. Залози цих педицелярій виділяють сильнодіючу отруту, небезпечну навіть для людини.

У більшості морських їжаків (за винятком серцеподібних), крім зовнішнього, є досить великий внутрішній скелетний утвір — жуйний апарат, що носить назву *аристотелів ліхтар* (рис. 197). Він складається з скелетних елементів, зв'язок, що їх з'єднують, та м'язів, що зумовлюють їх рух. Аристотелів ліхтар має форму п'ятигранної піраміди, спрямованої вершиною до ротового отвору. Основні складові частини ліхтаря — п'ять *пірамідок*, або *щелеп*, всередині яких вільно рухаються по одному зубу, що безперервно ростуть. Кожен зуб трохи зігнутий по всій довжині, на аборальному кінці загинається у вигляді гачка, а на оральному він загострений і видається з ротового отвору назовні. Поверхня зубів вкрита емаллю.

Тіло їжаків зовні вкрите одношаровим війчастим епітелієм, що продовжується і на голки (голими лишаються лише їх кінчики). Загальна порожнина тіла досить об'ємна і заповнена ціломічною рідиною.

Амбулакральна система починається мадрепоровою пластинкою, яка трохи видається над поверхнею аборального полюса. Крім статевого, вона пронизана численними дрібними отворами, що ведуть в кам'янистий канал, який починається розширенням (ампулою), а далі різко звужується і прямує вниз до невеликого кільцевого каналу, який лежить на аристотелевому ліхтарі. В інтеррадіусах від кільцевого каналу відходять невеликі губчасті вип'ячування з системою лакун, що їх раніше вважали полієвими міхурами, але за

будовою вони ближчі до тідеманових тілець морських зірок (див. с. 269), та радіальні канали. Останні спускаються по ліхтарю до орального полюса, а потім піднімаються по меридіанах кулі аж до перипрокта, проходячи посередині між двома рядами амбулакральних пластинок у кожному радіусі.

Від радіальних каналів відходять численні бічні гілочки до амбулакральних ніжок (рис. 198). Бічні каналці короткі й майже відразу після відгалуження розширені в сильно сплюснені в орально-аборальному напрямі ампули. Від ампули відходять два каналці, які пронизують стінки радіальної скелетної пластинки (тому одній ніжці відповідають дві пори) і, з'єднавшись разом, вливаються в порожнину амбулакральної ніжки. Ніжка має вигляд довгої вузької трубочки, здатної сильно витягуватись та скорочуватись завдяки дії сильних м'язів її стінок. На кінці ніжка в більшості їжаків розширюється в присосок. У товщі стінок ніжок розсіяні вапнякові *спікули*; крім того, скелетні утвори є в присосках (рис. 199).

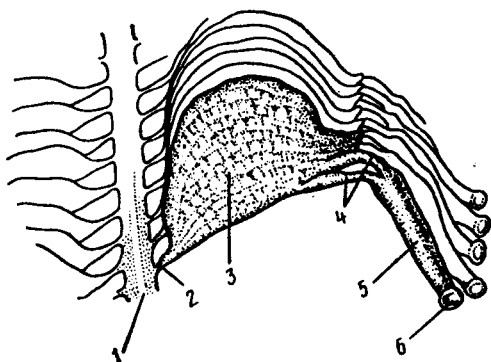


Рис. 198. Відпрепарована ділянка радіального амбулакрального каналу:
1 — радіальний амбулакральний канал; 2 — бічні каналці; 3 — ампула; 4 — парні каналці; 5, 6 — амбулакральна ніжка та її присосок

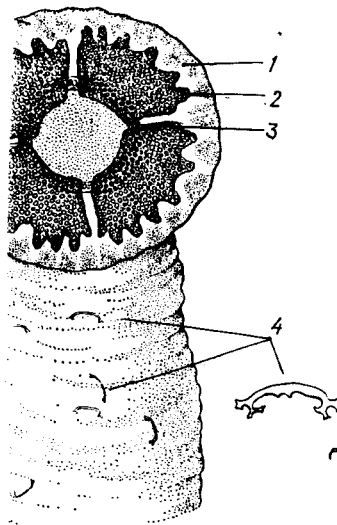
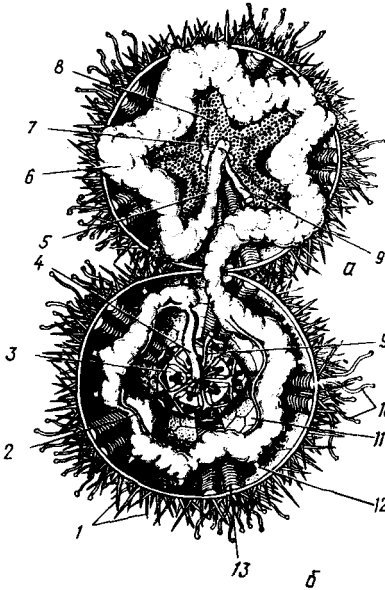


Рис. 199. Скелетні елементи амбулакральної ніжки:
1 — присосок; 2 — пластинки присоска; 3 — кільце присоска; 4 — спікули

Більшість амбулакральних ніжок слугують для руху та дихання. Невелика частина довших та товщих ніжок, що розташовані навколо перистома та на аборальному полюсі, мають чутливу функцію.

Травна система морських їжаків починається ротовим отвором, що оточений п'ятьма зубами аристотелевого ліхтаря. Він веде в розташовану всередині ліхтаря глотку, яка переходить у стравохід, що виходить з ліхтаря, піднімається



майже до аборального полюса, де різко розширюється, переходячи в середню кишку. Остання робить у порожнині тіла дві петлі і закінчується короткою задньою кишкою, що відкривається на аборальному полюсі анальним отвором. Середня кишка має фесстончастий вигляд і прикріплена до тіла брижею (рис. 200).

Рис. 200. Загальний вигляд *Strongylocentrotus droebachinensis* на розтині:

a, б — відповідно оральна та аборальна половини: 1 — голки; 2 — сифон; 3 — аристотелів ліхтар; 4 — стравохід; 5, 6 — задня та середня кишки; 7 — протока статеві залози; 8 — гонада; 9 — осьовий комплекс; 10 — амбулакральні ніжки; 11 — інтеррадіальні пластинки панцира; 12 — мезентерій кишечника; 13 — ампули амбулакральних ніжок

Із кишечником зв'язана тонка трубка — *сифон*. Вона починається на межі між стравоходом та середньою кишкою, йде паралельно до неї і знову в неї впадає біля початку другої петлі. Через сифон проходить проковтнута з їжею вода. Вважається, що сифон виконує дихальну функцію.

У неправильних морських їжаків у зв'язку зі зменшенням об'єму тіла спостерігається скорочення довжини всіх відділів травного тракту.

Правильні морські їжаки живляться переважно рослинною їжею, зокрема водоростями, які зішкрябають з поверхні каміння за допомогою зубів, хоча багато з них всеїдні. Поїдають вони й гідроїдних поліпів, кільчастих червів, губок, асцидій, різні мертві рештки організмів.

Неправильні морські їжаки переважно детритофаги. В їх кишечниках завжди багато піску разом з діатомовими водоростями, форамініферами, фрагментами губок, червів, моллюсків, кишковопорожнинних.

Особливістю живлення морських їжаків, мабуть унікальною, є утворення в їх травному тракті дискретних правильної

форми харчових кульок, вкритих стабільною слизовою оболонкою, що не перетравлюється. Ця оболонка відіграє важливу роль у захисті стінок кишечника від гострих частинок, що можуть бути в їжі. Певні переваги має й процес дефекації — матеріал, що виводиться, має вигляд компактних слизьких кульок, які легко виводяться через анальний отвір.

Спеціальних органів виділення в їжаків немає. Частина екскретів відкладається в шкірі та деяких тканинах, але більшість із них виводиться назовні за допомогою амебоїдних клітин, що містяться в целомічній рідині, у кровоносній та перигемальній системах. Амебоїдні клітини, наповнені екскретами, виходять із тіла через покриви, і передусім найбільш тонкостінні шкірні зябра. Поновлення запасів амебоїдних клітин відбувається в осьовому органі (див. с. 258).

Перигемальна система не має кільцевого каналу, є лише п'ять радіальних каналів.

Кровоносна система їжаків розвинена добре. Паралельно амбулакральному кільцю розташована оральна кільцева кровоносна лакуна, від якої відходять п'ять радіальних лакун, усі вони розташовані у вигляді щілин між радіальними амбулакральними та перигемальними каналами (рис. 201). Крім того, від кільцевої лакуни відходять дрібні бічні розгалуження, які входять у полієві міхури. На протилежному полюсі розташована навколоанальна кільцева лакуна, від якої в інтєррадіусах відходять лакуни до статевих залоз.

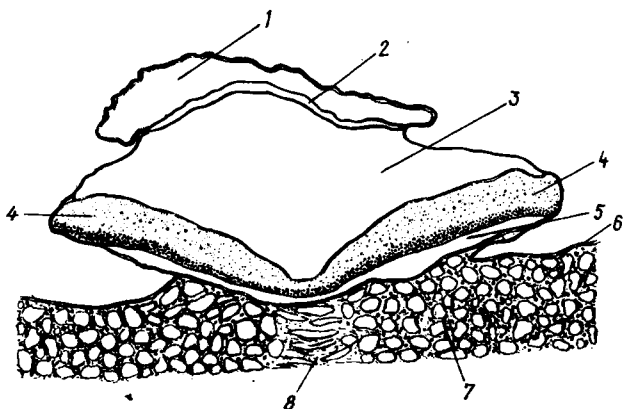


Рис. 201. Поперечний розріз через декальцінований радіус дорослого їжака: 1 — радіальний амбулакральний канал; 2 — радіальна кровоносна лакуна; 3 — радіальний перигемальний канал; 4 — радіальний стьожкоподібний нервовий стовбур; 5 — епіневральний канал; 6 — перитонеальний епітелій; 7 — декальціноване тіло скелетної пластинки; 8 — межа між скелетними пластинками

Обидві кільцеві лакуни з'єднані між собою так званим *осьовим органом*, що має досить складну будову. Він утворений плетивом кровоносних лакун у сполучній тканині, що розташоване між двома осьовими ціломічними синусами; завдяки пульсації правого з них (він носить назву перикардій) викликається рух рідини в кровоносній системі. Крім того, уздовж кишечника тягнуться зовнішня та внутрішня кровоносні лакуни. Бічні гілочки, що від них відходять, утворюють сплетіння на поверхні кишечника. Обидві лакуни з'єднуються в одну, що йде вздовж стравоходу до навкологлоткового кільця. У кровоносну систему кишечника постійно надходять зі стінок кишечника поживні речовини, які потім через осьовий орган та радіальні лакуни розносяться по всьому тілу, отже, основна функція кровоносної системи — транспорт поживних речовин.

Газообмін у їжаків пов'язаний з ціломічною рідиною, в якій поряд з іншими є клітини з дихальними пігментами (ехінохромом, спінохромом тощо). Особливо інтенсивний газообмін проходить у так званих *перистомальних зябрах*, що є вип'ячуваннями особливої ділянки ротового целома, розташованого навколо стравоходу. Стінки цих зябер вкриті тонким шаром шкіри, і тому розчинений у воді кисень легко проходить крізь них у ціломічну рідину. Певну роль у газообміні відіграє також амбулакральна система та сифон, що супроводжує кишечник.

У нервовій системі морських їжаків найкраще розвинений її ектоневральний відділ, його оральне кільце розташоване паралельно амбулакральному кільцевому каналу на аристотелевому ліхтарі. Від нього відходять п'ять радіальних нервів, які занурені глибоко під шкіру і лежать на дні епіневральних каналів під радіальними перигемальними та амбулакральними каналами (див. рис. 201). Гіпоневральний відділ нервової системи або недорозвинений (від нього залишаються лише п'ять скупчень нервових клітин, що лежать близько від кільцевого нерва ектоневрального відділу), або в серцеподібних морських їжаків його зовсім немає. Апікальний відділ представлений невеликим кільцевим нервом та п'ятьма інтєррадіальними нервовими тяжами, що іннервують гонади.

Крім численних чутливих клітин, що, як і в усіх голкошкірих, розсіяні по всій поверхні тіла, у морських їжаків є п'ять примітивних вічок, про які вже згадувалось, та невеликі кулько- або булавоподібно потовщені на кінцях видозмінені голки — *сферидії*, які, ймовірно, є органами рівноваги (рис. 202).

Морські їжаки роздільностатеві тварини, гермафродити трапляються дуже рідко. У молодих особин статевий тяж розташований навколо задньої кишки, він має п'ятикутну форму і, розростаючись, дає початок п'ятьом статевим залозам, розташованим інтеррадіально. Від залоз (мішкоподібних яєчників чи сім'яників) відходять статеві протоки, які підходять до великих інтеррадіальних пластинок на аборальному полюсі і відкриваються на них статевими порами.

Закінчуючи огляд внутрішньої будови морських їжаків, слід згадати про так званий *осьовий комплекс*, що характерний і для представників двох наступних класів: *Asteroidea* та *Ophiuroidea*. Він є просторовим об'єднанням осевого органа, кам'янистого каналу з мадрепоровою пластинкою, двох відокремлених ділянок целома — лівого та правого осевих синусів та статевих синуса (ділянки целома навколо задньої кишки, в якому міститься статевий тяж). Детальніше осьовий комплекс розглянемо в класі *Asteroidea*.

Морські їжаки досить плодючі: в яєчнику однієї особини розвивається одночасно 10—60 млн яєць, а розмноження протягом року відбувається кілька разів. Запліднення зовнішнє і відбувається звичайно протягом першої доби після виходу статевих клітин. Ембріональний розвиток завершується утворенням джгутиконосної бластули; у деяких видів на *анімальному полюсі* вона несе ще пучок довгих нерухомих джгутиків. Бластула звільняється від оболонки і стає вільноплаваючою личинкою. Після закінчення процесу гастрюляції в будові личинки починаються зміни, які призводять до формування характерної для їжаків білатеральносиметричної личинки *ехіноплутеуса* (рис. 203), яка характеризується наявністю чотирьох — шести пар бічних виростів, так званих *рук* і має всередині досить складний личинковий скелет. Ехіноплутеус веде пелагічний спосіб життя, плаваючи по спіралі і активно поїдаючи дрібні планктонні організми.

Перехід до радіальносиметричної дорослої особини проходить досить швидко (до години) і супроводжується формуванням молоді особини їжака з боку личинки, яка неначе

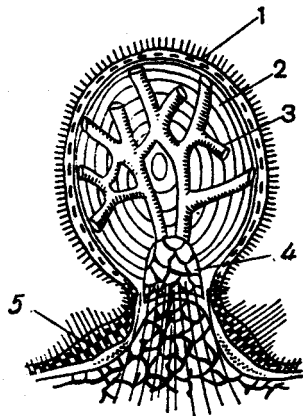


Рис. 202. Сферидій морського їжака (у розрізі):

1 — війчастий епітелій; 2 — вапнякове тіло сферидія; 3 — система каналів; 4 — стебельце сферидія, зчленоване з горбиком панцира; 5 — чутливі клітини

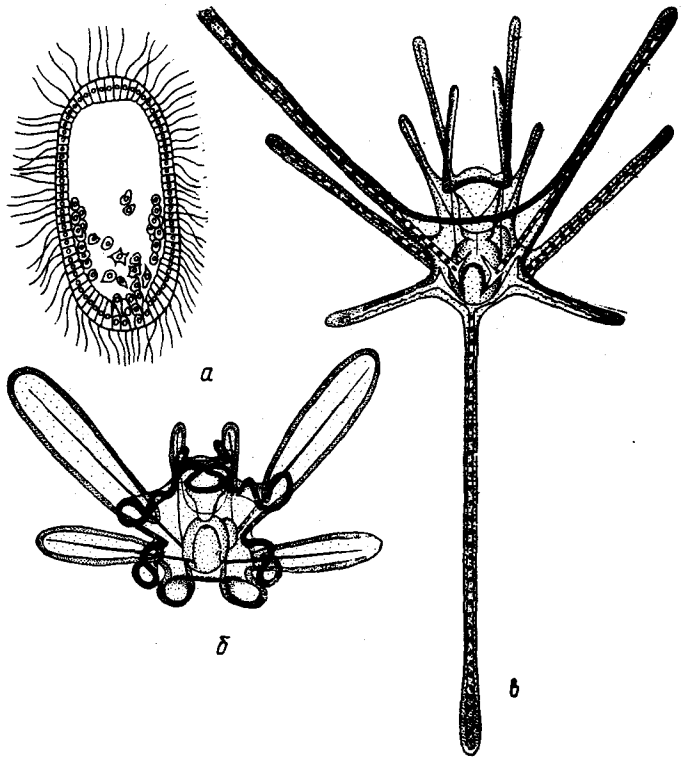


Рис. 203. Личинки морських їжаків:
a — бластула *Echinocyamus pusillus*; *б, в* — ехіноплутеуси *Clypeaster humilis* та *Lovenia elongata* відповідно

вибруньковується з ехіноплутеуса, більша частина якого руйнується. Під час метаморфозу, коли починається редукція рук, тіло тварини стає більш компактним і важким і осідає на дно; тільки-но сформований їжак починає повзати.

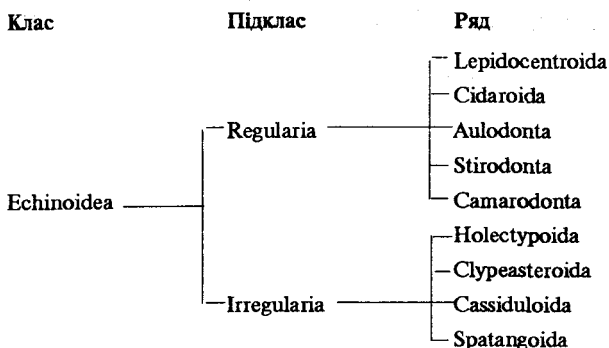
У деяких морських їжаків, що мають великі багаті на жовток яйця, розвиток прямий.

Незважаючи на міцний панцир та отруйні педицеларії, морських їжаків залюбки поїдає багато інших тварин: морські зірки, ракоподібні, червононогі молоски, птахи, морська видра, пелікан. Існують спостереження, що птахи піднімають їжаків і кидають їх із висоти на скелі, після чого викльовують м'які частини.

Ікра деяких видів морських їжаків дуже поживна і використовується в їжу людиною в сирому, підсоленому або від-

вареному вигляді. Її також консервують для довгого зберігання.

Клас Echinoidea включає два підкласи та дев'ять рядів.



ПІДКЛАС ПРАВИЛЬНІ ІЖАКИ (REGULARIA)

До цього підкласу належать морські їжаки, що мають власне ознаки, відмічені для всього класу. Тіло їх має більш-менш кулеподібну форму, анальний отвір лежить в центрі перипрокта. До підкласу належить більшість сучасних поширених видів.

Ряд Лепідоцентроїди (Lepidocentroida). Більшість видів цього ряду вимерли приблизно 250 млн років тому, і до наших днів дожили лише представники підряду шкірястих їжаків (Echinopothugiina). Як вже згадувалось, скелетні пластинки панцира в них роз'єднані ділянками шкіри, завдяки чому вони рухомі й можуть заходити одна за одну. Більшість лепідоцентроїдів глибоководні, хоча кілька видів знайдено на невеликій глибині; так, пурпурово-червона *Agaesonia thetidis* живе в прибе-

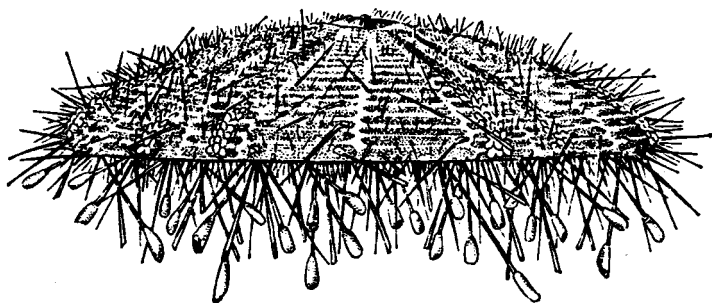


Рис. 204. Ряд Lepidocentroida: *Hydrosoma luculentum*

режних водах Нової Зеландії. Вийнята з води, вона відразу здувається, і її сферичний панцир перетворюється на диск через втрату рідини. На глибині 200—400 м живе *Hydrosoma luculentum*, що має цікаву будову голок з копитоподібними розширеннями на кінцях (рис. 204).

Ряд Списоносні (*Cidaroida*). Представники цього ряду, на відміну від інших їжаків, не мають перистома, і навколоротове поле в них повністю вкрите амбулакральними та інтерамбулакральними пластинками. Поряд з невеликими голками на радіальних пластинках на інтеррадіусах у них є нечисленні товсті дуже довгі голки (рис. 205) різної форми: гладенькі, ребристі або схожі на спис (звідки й назва ряду). Більшість списоносних віддають перевагу малим глибинам (до 500 м), хоча трапляються і значно глибше. Звичайно вдень вони ховаються, а вночі виходять на своїх голках-ходулях.

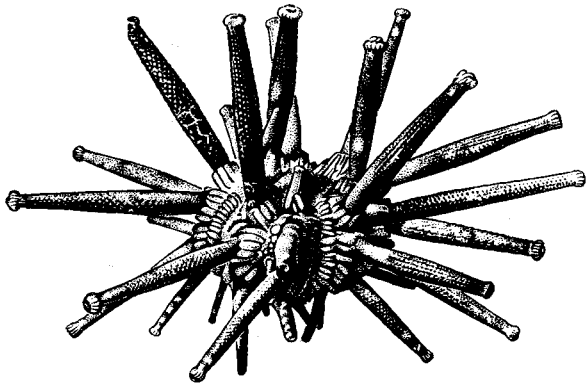


Рис. 205. Ряд *Cidaroida*: *Eucidaris tibuloides*

Ряд Аулодonti (*Aulodonta*). Найвідоміша родина цього ряду — діадемові (*Diadematidae*), що мають численні довгі й тонкі голки (іноді на вершині вони розширюються — рис. 206), зі спіралью розташованими шипиками, гострі вершини яких спрямовані назад. Шкіра навколо голок має залозисті клітини, які виділяють отруйний секрет. Голки дуже рухливі й миттєво реагують на найменше подразнення. Якщо людина ледь доторкнеться до такого їжака, його голки впиваються глибоко в тіло, застрягають там і часто обломлюються; виділена отрута збільшує біль. Часто такі скабки викликають важкі гнійні процеси. Діадемові дуже поширені в субтропічних та тропічних водах.

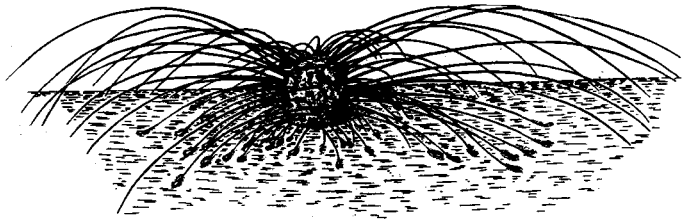


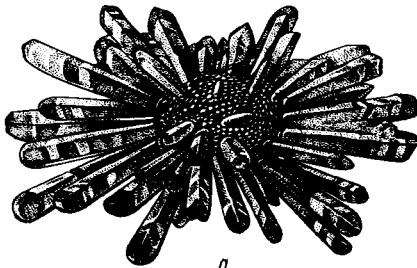
Рис. 206. Ряд Aulodonta: *Plesiodiadema indicum*

Ряд Списоподібнозубі (Stirodonta). Найважливіша ознака представників ряду — наявність на зубах аристотелевого ліхтаря внутрішнього кілеподібного виступу, що робить їх схожими на спис. Панцир *Stirodonta* вкритий довгими міцними голками. Найбільш відомі види родини *Argasiciidae*, наприклад досить звичайний у Середземному морі біля берегів Африки *Argasia lixula*, що живе на скелях у зоні прибою у вузьких розщелинах. Ніжки його мають досить сильні присоски, за допомогою яких він може підніматись по абсолют-но прямовисних скелях у пошуках їжі.

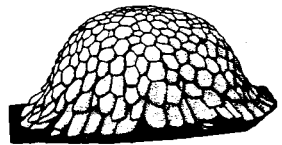
Ряд Камародонти (Camarodonta). До цього ряду належать усі інші правильні їжаки, у тому числі основна частина істівних видів. Представники ряду мають особливо міцний жуйний апарат. Внутрішні відростки (епіфізи) щелеп (пірамідок) аристотелевого ліхтаря з'єднуються, утворюючи склепіння, звідки й назва ряду (самага — склепіння).

Одна з найвідоміших родин морських їжаків — *Strongylocentrotidae*, серед яких багато істівних, як наприклад, найбільший серед сучасних їжаків *Strongylocentrotus franciscanus* (їх діаметр досягає 25 см), що мешкає біля узбережжя Каліфорнії (США), або значно менший (діаметр до 4 см) *Hemiscentrotus pulcherrimus*, якого добувають у великій кількості (до 16 тис. тонн на рік) біля берегів Японії.

Цікаву будову голок мають представники родини *Echinometridae*, що живуть на літоралі Індійського та Тихого океа-



а



б

Рис. 207. Ряд Camarodonta:

а — *Heterocentrotus mammillatus*; б — *Podophora pedifera*

нів. Так, *Heterocentrotus mammillatus* (рис. 207, *a*) має товсті міцні голки різної довжини, що використовуються при ритті нірок у коралових вапняках, а *Podophora pedifera* (рис. 207, *b*), що живе в зоні сильного прибою, вкритий зверху короткими багатокутними голками, а по краю оральної сторони — лопа-топодібними.

Деякі види їжаків із цієї родини завдають певної шкоди портовим спорудам. Так, пурпурний стронгілоцентротус (*S. purpuratus*), вкритий численними міцними пурпурного кольору голками, висвердлює ними заглиблення в сталевих сваях. Серед їжаків родини *Toxoneustidae* є також їстівні види, але є й отруйні, отрута яких небезпечна і для людини. Укол голкою *Toxoneustes pileolus* одного пальця викликає тимчасовий параліч майже всього тіла.

ПІДКЛАС НЕПРАВИЛЬНІ ЇЖАКИ (IRREGULARIA)

Тіло неправильних їжаків сильно сплющене в орально-аборальному напрямі і має різну форму. Анальний отвір зміщується по інтеррадіусу з центра аборального полюса до краю, а іноді й на оральний полюс. Інтеррадіус, на якому розташований анальний отвір, називається заднім, а протилежний йому радіус — переднім. Інші радіуси та інтеррадіуси розташовуються більш-менш симетрично по боках площини, проведеної через передній радіус та задній інтеррадіус, через що тіло тварини стає білатеральносиметричним (рис. 208). Амбулакральні ніжки верхньої частини

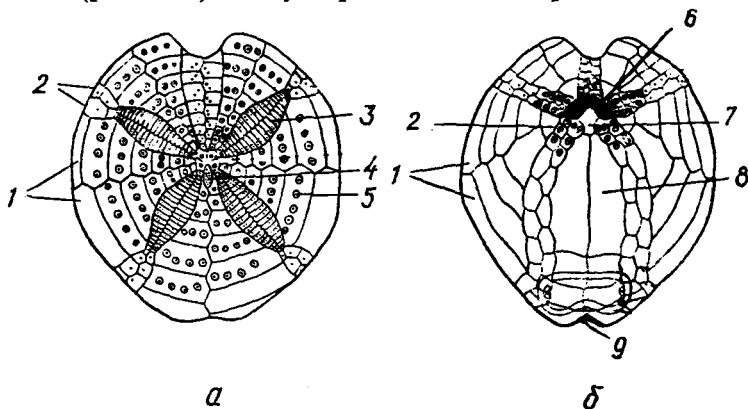


Рис. 208. Схема будови панцира неправильних їжаків — зі спинної (*a*) та черевної (*b*) сторін:

1, 2 — інтерамбулакральні та амбулакральні пластинки; 3 — петалойд; 4 — мадрепорова пластинка; 5 — горбки для прикріплення голок; 6 — ротове поле; 7 — скребок; 8 — грудні пластинки; 9 — анус

тіла втратили функцію руху і перетворились на органи дихання — шкірні зябра.

До підкласу *Itegularia* належать чотири ряди. Представники двох з них — *Holectypoida* та *Cassiduloida* — процвітали в юрському та крейдяному періодах мезозойської ери, після чого майже вимерли, і до наших днів дійшли два види першого і близько 30 видів другого ряду. Розглянемо два інші ряди — *Clupeasteroida* та *Spatangoida*.

Ряд Щитоподібні (*Clupeasteroida*). Тіло щитоподібних дуже сплюснене і лише в небагатьох видів трохи потовщене. Його обриси майже колоподібні, іноді по краях є наскрізні отвори, як, наприклад, у *Echinodiscus biperforata*, або вирізи, як у *Rotulus orbiculus* (рис. 209). На верхній частині тіла є характерна фігура у вигляді п'ятипелюсткової квітки, що утворена розширеними амбулакральними рядами (*петалоїдами*). Голки панцира коротенькі й ніжні; вони так густо вкривають тіло їжака, що справляють враження оксамитового покриття. Більшість представників ряду живе в тропічних морях на м'якому ґрунті.

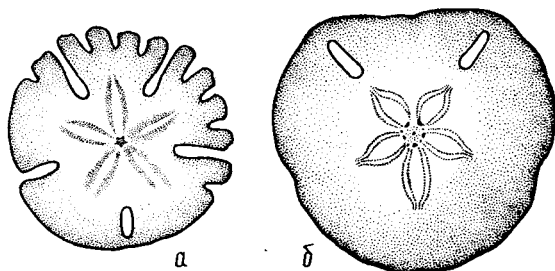


Рис. 209. Ряд *Clupeasteroida* (панцири):
а — *Rotulus orbiculus*; б — *Echinodiscus biperforatus*

Ряд Серцеподібні (*Spatangoida*). У багатьох *Spatangoida* на зовнішньому кінці переднього радіуса є заглиблення, через що їх тіло набуває серцеподібної форми, але серед них є й види яйцеподібні, пляшкоподібні тощо. У ряду видів не тільки анальний, але і ротовий отвір переміщується по передньому радіусу вперед, іноді до краю тіла, і тоді білатеральність таких їжаків ще більше посилюється (рис. 210).

На відміну від щитоподібних, у серцеподібних верхня частина тіла опукла, і на ній є чотири петалоїди. У внутрішній будові серцеподібних є також ряд відмін — у них немає аристотелевого ліхтаря, і має місце редукція однієї, двох або трьох гонад.

Представники ряду живуть у м'якому ґрунті, закопуючись у нього на два або й більше сантиметрів (до 15—20 см) і розшукуючи в цьому шарі їжу або добуваючи її в інший спосіб. Коли їжак сидить у ґрунті, з поверхнею його зв'язує

вертикальний хід (трубка), стінки якого укріплені слизистими виділеннями їжака. Через цей хід завдяки енергійним рухам голок створюється кругообіг води, який забезпечує киснем шкірні зябра, що розташовані на петалоїдах. Вертикальний хід використовується також для добування їжі: передні амбулакральні ніжки значно видовжуються, і за до-

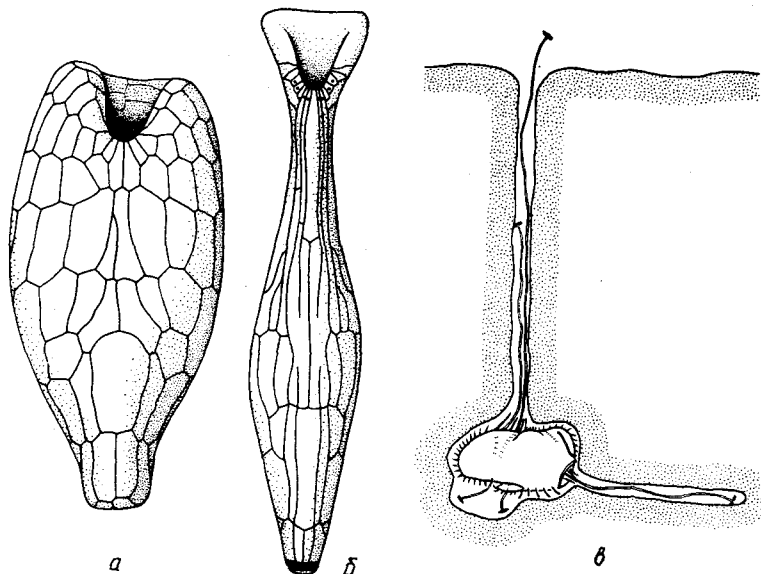


Рис. 210. Ряд Spatangoida:

a — *Pourtalesia jeffreysi*; *б* — *Echinocyrga paradoxa*; *в* — схема розташування їжака в ґрунті

помогою їх потовщеного липкого кінця на поверхні ґрунту навколо ходу досить швидко збирається необхідна кількість їжі. Потім ніжки втягуються в нірку, і їжа передається голками до рота. Водночас задні ніжки розтягуються назад у задню трубку, куди спрямовуються екскременти.

ПІДТИП АСТЕРОЗОЇ (ASTEROZOA)

У цьому підтипі об'єднано два класи: Морські зірки (*Asteroidea*) та Офіури, або Змієхвостки (*Ophiuroidea*).

КЛАС МОРСЬКІ ЗІРКИ (ASTEROIDEA)

Представники цього класу — мешканці морів та океанів, які ніколи не трапляються у водах із солоністю нижче 30 ‰.

Лише один вид *Marthasterias glacialis* зустрічається в Чорному морі поблизу Босфора (див. рис. 229, б). Відомо понад 300 викопних та близько 1500 сучасних видів.

Розміри тіла — від одного до 80 і більше сантиметрів. Зірки часто яскраво забарвлені в найрізноманітніші кольори, іноді строкато.

Тіло морських зірок більш-менш сплющене по орально-аборальній осі; у ньому, за невеликими винятками, розрізняють центральний *диск*, що поступово переходить у радіальні *промені*, або *руки*. Руки можуть бути зовсім короткі, як, наприклад, у *Patiria rectinifera*, що часто трапляється в Японському морі. Вони можуть лише трохи виступати по краях диска, і тоді тіло набуває форму п'ятикутника, або бути довшими, і довжина *радіуса* тіла (відстань від центра до кінця променя) значно перевищуватиме довжину *інтеррадіуса* (відстань від центра диска до його краю між радіусами). Оральною стороною морські зірки завжди звернені до субстрату. Типовою для зірок є п'ятипроменева будова, проте досить численні види — з шістьма або й більше (до 50) променями.

Поверхня тіла вкрита тонкою кутикулою, під нею міститься одношаровий війчастий епітелій, в якому, крім епітеліальних, є залозисті клітини (рис. 211). Основну масу стінки тіла (шкіри) становить сполучна тканина, у товщі якої залягають вапнякові пластинки скелета та м'язові волокна. Зсередини шкіра вистелена перитонеальним епітелієм, що обмежує целом.

На відміну від морських їжаків, тіло зірок не вкрите суцільним панцирем. Їх скелет складається з численних вапнякових пластинок, з'єднаних між собою сполучною тканиною та м'язами. Скелет оральної сторони розвинений сильніше, ніж протилежної, аборальної. По оральній і частково бічній стороні кожного променя розташовані вісім рядів скелетних пластинок (рис. 212). По краю кожного променя міститься один або два ряди *крайових*, або *маргінальних*, пластинок, до середини від них — по ряду *адамбулакральних* і по центру — два ряди *амбулакральних пластинок*, що розташовані під кутом одна до одної, утворюючи двосхилий дах над амбулакральною борозною. На кожній амбулакральній пластинці є невелике заглиблення, через яке проходить каналце амбулакральної ніжки.

Будова скелетних пластинок навколоротової ділянки тіла дещо інша. Тут перші амбулакральні пластинки значно розширені й перетворюються на оральні, а перші адамбулакральні, теж розширені, мають загострені, так звані зубні відростки, напрямлені до ротового отвору. Ступінь розвитку

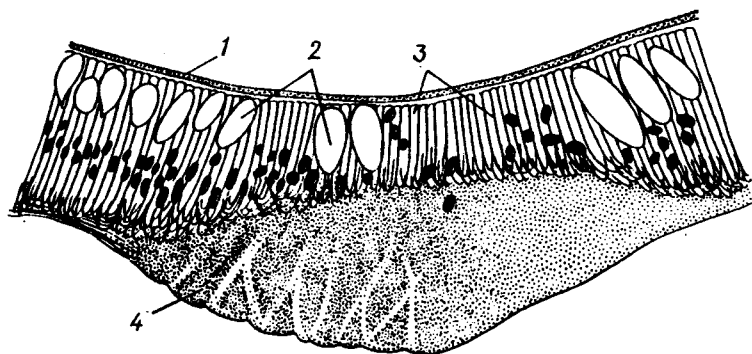


Рис. 211. Розріз через зовнішню стінку тіла *Asterias rubens*:
1 — кутикула; 2 — залозисті клітини; 3 — клітини епітелію; 4 — шар нервової тканини

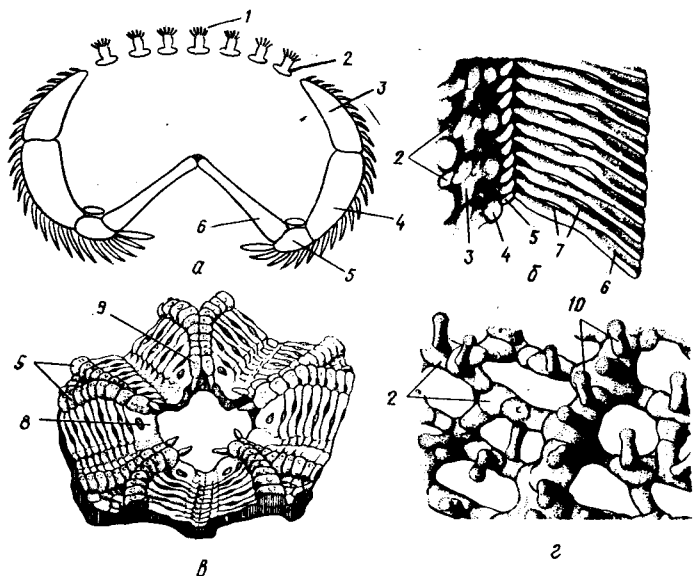


Рис. 212. Скелет морських зірок:

a — схема розташування скелетних пластинок на поперечному розрізі променя; *б* — вигляд зовні скелетних пластинок амбулакального жолобка; *в* — скелетні пластинки навколо ротової ділянки; *г* — аборальний скелет (вигляд зверху); 1 — паксилі; 2 — пластинки аборального скелета; 3 — верхня крайова пластинка; 4 — нижня крайова пластинка; 5, 6 — адамбулакральна та амбулакральна пластинки; 7 — отвори для амбулакральних ніжок; 8 — перша амбулакральна (оральна) пластинка; 9 — перша амбулакральна пластинка із зубним відростком; 10 — голки

скелета аборальної сторони в різних видів різний. Скелет складається з вузьких вапнякових пластинок, що можуть утворювати неправильну сітку або вкривати всю поверхню.

Серед скелетних пластинок аборальної сторони виділяється велика мадрепорова пластинка.

Скелетні пластинки як оральної, так і аборальної сторін несуть на своїй поверхні (крім пластинок амбулакрального ряду) численні скелетні придатки, здебільшого у вигляді голок та шипів. Голки можуть бути простими або у вигляді так званих *паксил* — вапнякових стовпчиків із дрібними шипиками та голками на верхівці. Як і в морських їжаків, частина голок видозмінена в педицелярії різної форми (рис. 213), що мають такі самі, як і в їжаків, функції — санітарну та захисну.

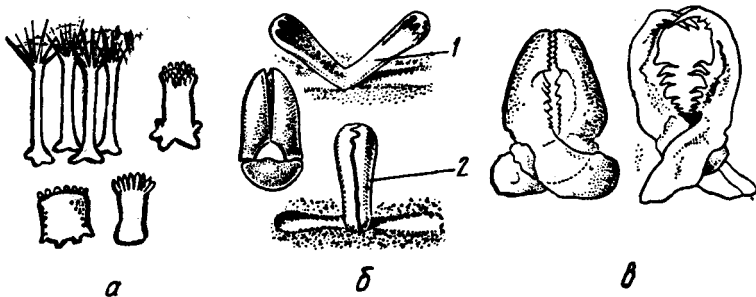


Рис. 213. Паксили (а) та педицелярії (б, в) морських зірок:
1 — відкрита педицелярія; 2 — закрита

Амбулакральна система морських зірок подібна до такої в морських їжаків, проте є невеликі відміни. Мадрепорова пластинка веде в ампулу і далі в кам'янистий канал, стінки якого вкриті вапняковими кільцями. Канал може бути звивистим або навіть спірально обвивати осьовий орган. Оральний кінець каналу зв'язаний з навколоротовим кільцевим каналом, що оточує ротовий отвір. Зверху на амбулакральному кільці попарно розташовані *тідеманові тільця*, їх звичайно буває дев'ять; в одному з інтеррадіусів на місці тідеманового тільця впадає кам'янистий канал. Існує думка, що тідеманові тільця виконують функцію лімфатичних вузлів і продукують амебоцити, як і лімфоїдна частина осьового органа. У кільцевий канал можуть впадати *полієві міхури* (іноді їх немає). Число їх варіює, іноді їх буває кілька навіть в одному інтеррадіусі.

Від кільцевого каналу беруть початок радіальні амбулакральні канали, які проходять до кінця кожного променя по дну амбулакральних борозенок під захистом амбулакральних пластинок орального скелета. По обидва боки від радіальних каналів відходять численні бічні відгалуження, які проходять

через отвори між амбулакральними пластинками і з'єднуються з амбулакральними ніжками. Всередину тіла від кожного з бічних каналців відходить ампула — тонкостінний мускулястий пухирець. На кінці амбулакральної ніжки є добре розвинений присосок (рис. 214), його немає лише на ніжках, розташованих на кінці променя. Тут амбулакральні ніжки виконують дотикову функцію.

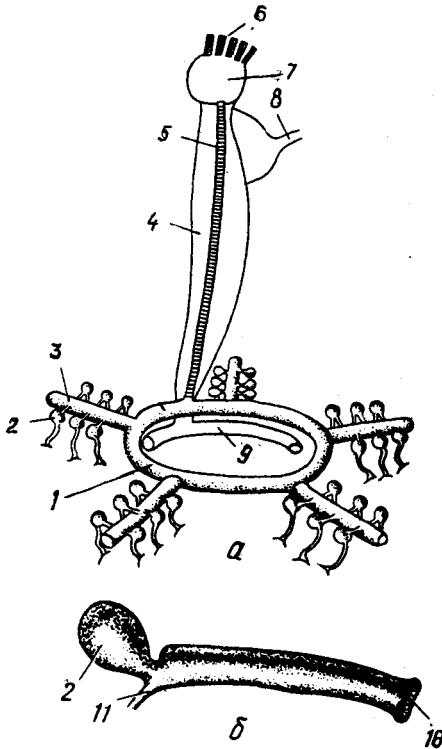


Рис. 214. Амбулакральна система морської зірки:

a — схема будови; *б* — амбулакральна ніжка; 1 — кільцевий канал; 2 — ампула амбулакральної ніжки; 3 — радіальний канал; 4 — осьовий синус; 5 — кам'янистий канал; 6 — мадрепорова пластинка; 7 — ампула; 8 — статевий столон; 9 — оральне перигемальне кільце; 10 — присосок; 11 — бічна гілочка радіального каналу

Основна функція амбулакральних ніжок — рух. Ніжки можуть скорочуватись або витягуватись у будь-якому напрямі. Скорочення відбувається завдяки роботі поздовжніх м'язів, що залягають в їхніх стінках, розтягування — внаслідок гідростатичного тиску амбулакральної рідини, яка нагнітається в ніжку з ампули при її скороченні. Витягуючи групу ніжок, зірка чіпляється присосками до субстрату, при цьому зчеплення

посилюється клейким слизом, що виділяється залозистими клітинами епітелію присоска. Потім ніжки скорочуються, рідина повертається в ампули, і зірка підтягує своє тіло. Далі ніжки відриваються від субстрату, витягуються, і все повторюється. У такий спосіб, при одночасній роботі багатьох ніжок, зірка рухається.

Травна система морських зірок пряма і дуже коротка. Ротовий отвір оточений м'якою перистомальною мембраною, що дає змогу йому широко розтягуватись. Від ротового отвору відходить коротенький стравохід, який переходить у

шлунок, розділений звуженням на два відділи. Перший — кардіальний шлунок, який може вивертатись назовні, має п'ять радіальних кишень; від другого — пілоричного шлунка — відходять п'ять радіальних трубчастих виростів, що заходять у промені і тут роздвоюються, перетворюючись на парні канали гронаподібних травних залоз, які іноді називають

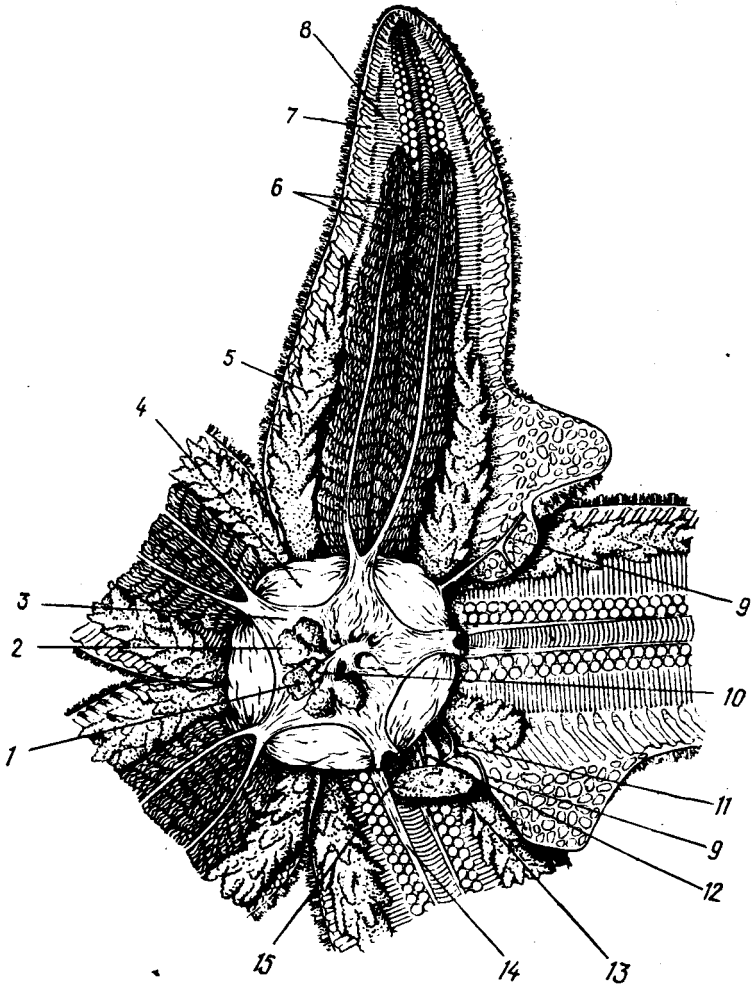


Рис. 215. Фрагмент розтину зірки *Asterias rubens* (вигляд з аборальної сторони):

1 — ділянка шкіри з анальним отвором; 2 — ректальні залози; 3 — пілоричний відділ шлунка; 4 — кардіальний відділ шлунка; 5 — гонада; 6 — печінкові виростки; 7, 8 — бічні та амбулакральні пластинки; 9 — статевий столон; 10 — задня кишка; 11 — статеві протоки; 12 — стінка осьового синуса; 13 — ділянка шкіри з мадрепоровою пластинкою; 14 — м'язи-ретрактори шлунка; 15 — кам'янисті канали

печінковими (рис. 215). Ці залози продукують ряд ферментів, що прискорюють перетравлення їжі. Тут же відбувається всмоктування поживних речовин. Пілоричний шлунок продовжується коротеньким тонким кишечником, від якого відходять два гронаподібні сліпі вирости; їх функція поки не відома. Потім іде ледь помітна пряма кишка, яка закінчується в центрі аборальної поверхні мікроскопічним анусом. У деяких морських зірок будова травної системи може бути спрощена, при цьому зникають задній відділ кишечника і анус. Неперетравлені рештки їжі у всіх зірок викидаються назовні через рот.

Більшість морських зірок — активні хижаки, що поїдають різних молосків, ракоподібних, кишковопорожнинних, губок, інших голкошкірих, риб або їхні трупі. Серед зірок є й такі, що поїдають лише певні види тварин. Утримання жертви, розкривання стулок молосків тощо відбувається за допомогою амбулакральних ніжок на рухливих руках. При нападі на велику здобич зірка вивертає свій кардіальний шлунок і огортає ним жертву, після чого починається її перетравлення. Цей процес закінчується в тілі зірки після того, як шлунок разом з напівперетравленою їжею особливими м'язами втягується назад. Проте серед зірок є й детритофаги, абсолютні або часткові. Встановлено, що частинки детриту, що потрапляють на оральну сторону морської зірки, переносяться разом зі слизом уздовж амбулакральних борозенок за допомогою амбулакральних ніжок та війок. У ряду морських зірок, що живляться детритом, відзначено великі розміри ректальних сліпих виростів, які регулярно скорочуються, виконуючи роль водяного насоса. При цьому вода надходить у ротовий отвір, а виводиться через анус. Доведено також можливість адсорбції епідермальними клітинами зірок органічних речовин, що розчинені у воді, і подальша їх асиміляція органами травної системи.

Перигемальна, або псевдогемальна система включає навколоротовий та радіальні канали, від яких відходять розгалуження в стінки амбулакральних ніжок, та каналці, які з'єднуються із загальним целомом. У зірок перигемальні канали розділені вертикальною перегородкою на дві частини (рис. 216). Як вже згадувалось, у товщі перегородок міститься кровоносна система.

Кровоносна система побудована за променевим типом (рис. 217). Від орального кільця в промені відходять радіальні кровоносні лакуни, що містяться в перегородці перигемальних каналів, і осьовий орган, який іде до аборальної сторони тіла. Він має вигляд довгастого мішка, що складається з

губчастої сполучної тканини, пронизаної густою сіткою кровоносних лакун. Біля аборальної сторони ця сітка судин переходить в аборальне кільце, яке залягає всередині статевого тяжа. Від аборального кровоносного кільця відходять лакуни до гонад.

До кровоносної системи слід, як і в їжаків, віднести перикардій (ділянку целома, що входить до складу осьового комплексу); його пульсація зумовлює проштовхування рідини в кровоносних лакунах осьового органа.

Осьовий комплекс (рис. 218) проходить в одному з інтеррадіусів між оральною та аборальною стінками тіла зірки. Він відокремлений від загального целома сполучнотканинними стінками. Внутрішня порожнина осьового комплексу поділяється на дві половини (правий та лівий осьові синуси). Правий синус (перикардій) розташований дещо ближче до аборальної сторони. Посередині осьового комплексу через обидва синуси проходять осьовий орган та кам'янистий канал із мадрепоровою пластинкою.

Функції осьового комплексу досить різноманітні. Рух води через мадрепорову пластинку регулює гідростатичний тиск в амбулакральній системі. У товщі осьового органа утворюються амебоцити, що вільно рухаються в порожнині тіла, тобто він виконує функцію лімфатичної залози, і, крім того, тут накопичуються продукти розпаду. Аборальна частина осьового органа постачає кров статевим

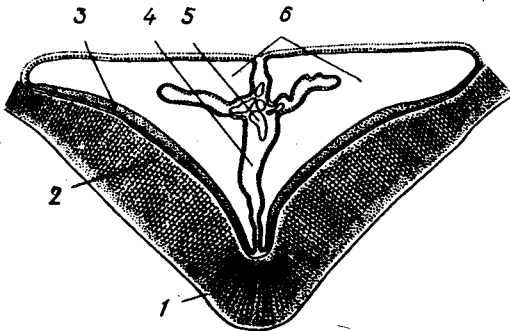


Рис. 216. Поперечний розріз променя нижче радіального амбулакрального каналу:

1 — зовнішній епітелій; 2, 3 — ектонейральна та гіпонеуральна нервові системи; 4 — перегородка; 5 — радіальні лакуни кровоносної системи; 6 — перигематальні радіальні канали

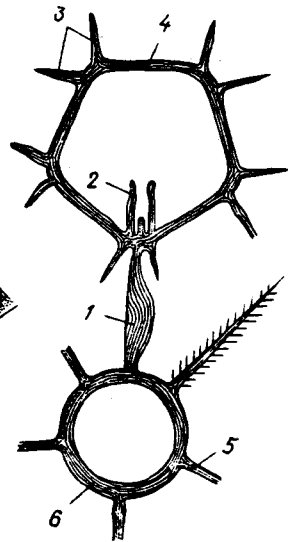


Рис. 217. Схема кровоносної системи морської зірки

1 — осьовий орган; 2 — гілки до кишечника; 3 — гілки до гонад; 4 — аборальне кільце; 5 — радіальний канал; 6 — оральне кільце

залозам і, можливо, виконує ще й функцію залози внутрішньої секреції. Аборальний відділ осьового синуса (перикардій), як уже згадувалось, здатний скорочуватись, викликаючи рух крові в осьовому органі.

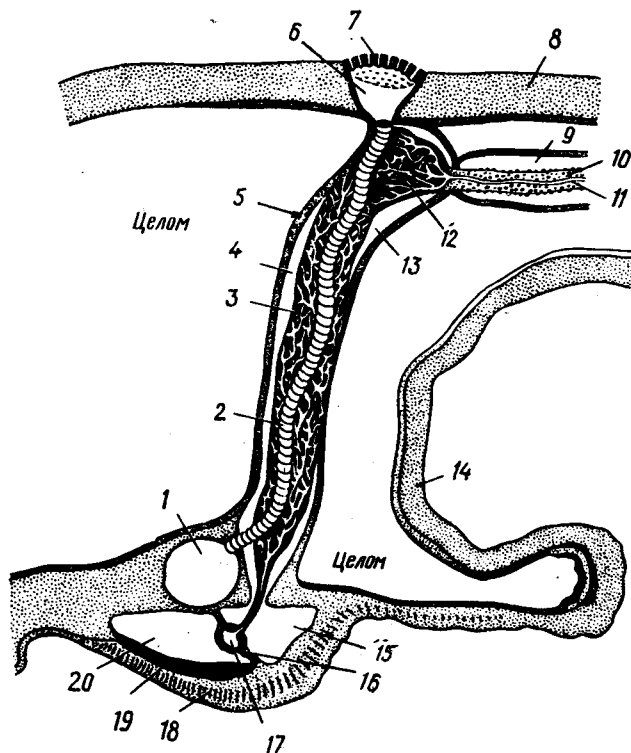


Рис. 218. Схема будови осьового комплексу морської зірки (вертикальний зріз через інтеррадіус):

1 — кільцевий канал амбулакральної системи; 2 — кам'янистий канал; 3 — оральний відділ осьового органа; 4 — лівий осьовий синус; 5 — стінка осьового синуса; 6 — ампула; 7 — мадрепорова пластинка; 8 — стінка тіла; 9 — статевий синус; 10 — статевий стовп; 11 — аборальна кровоносна лагуна; 12 — аборальний відділ осьового органа; 13 — правий осьовий синус; 14 — стінка шлунка; 15 — внутрішнє перигемальне кільце; 16 — септа; 17 — кільцева оральна кровоносна лагуна; 18, 19 — ектонервальна та гіпонервальна нервові системи; 20 — зовнішнє перигемальне кільце

Дихають морські зірки за допомогою шкірних зябер — численних тонкостінних вип'ячувань стінок тіла, в які заходить порожнина тіла; найбільше їх на аборальній стороні та по боках променів. Кисень крізь шкіру надходить безпосередньо в целомічну рідину. Газообмін відбувається і через інші тонкостінні ділянки тіла, у тому числі амбулакральні ніжки.

Нервова система зірок типова для голкошкірих: вона включає всі три різною мірою розвинені відділи (рис. 219). Ектоневральний відділ залягає майже цілком у зовнішньому епітелії і, крім плетива нервових клітин, має їх згущення у вигляді радіальних нервів, що йдуть уздовж дна амбулакральних борозенок, та навколоротового нервового кільця, з яким вони з'єднуються. У гіпоневральному відділі, що межує з ектоневральним, є також добре розвинені радіальні нерви, в той час коли гіпоневральне кільце недорозвинене. Апікальний відділ нервового апарату представлений п'ятьма радіальними тяжами, розташованими в ціломічному епітелії на аборальній стороні тіла; усі вони з'єднуються між собою на аборальному полюсі.

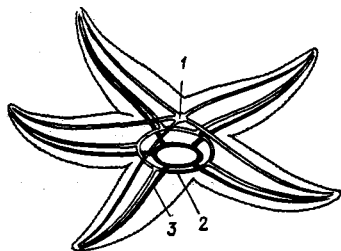


Рис. 219. Схема будови нервової системи морської зірки:
1, 2, 3 — відповідно апікальний, гіпоневральний та ектоневральний відділи

Із спеціальних органів чуття в більшості зірок є примітивні вічка типу очних ямок (рис. 220), які розташовані на кінці кожного променя біля основи видозміненої в щупальце амбулакральної ніжки. Слід, проте, відзначити, що й позбавлені очей морські зірки реагують на зміну інтенсивності освітлення, сприймаючи її нервовими клітинами, розсіяними в шкірі.

Незважаючи на те, що морські зірки, як і інші голкошкірі, мають досить примітивну будову нервової системи і в них

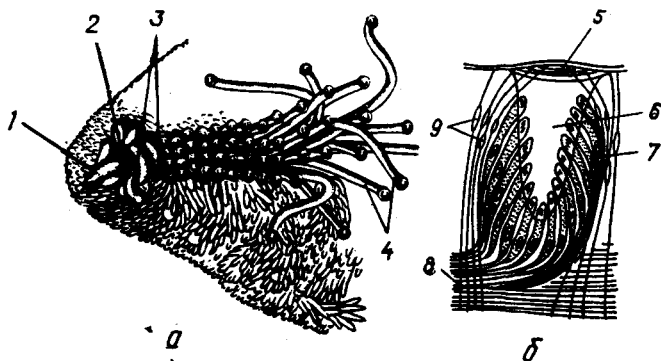


Рис. 220. Органи чуття морської зірки:

а — кінець променя; б — схема будови вічка; 1 — кінцеве щупальце; 2 — вічко; 3 — голки, що оточують щупальце; 4 — амбулакральні ніжки; 5 — лінза; 6 — очна ямка; 7 — чутливі клітини; 8 — нервові волокна; 9 — опорні клітини

немає ніяких мозкових гангліїв, було експериментально доведено, що в деяких зірок можна виробити умовні рефлексії.

Більшість морських зірок роздільностатеві, проте відомі й випадки гермафродитизму в різних його проявах. Так, у *Marthasterias glacialis*, поряд із роздільностатевими, трапляються особини з мозаїчними гермафродитними гонадами, а в деяких популяціях *Asterina gibbosa* гонади молодих особин продукують сперматозоїди, а в старшому віці — яйцеклітини. Статевого диморфізму, як правило, немає, але інколи в період розмноження особини різної статі різко відрізняються за розміром та забарвленням.

Гонади розташовані попарно в кожному промені, починаючись від його основи (рис. 221, див. також рис. 215), і в статевозрілих особин мають вигляд грон. Від кожної гонади відходить самостійна протока, яка відкривається в інтєррадіусі. Плодючість морських зірок дуже велика і може доходити до 200 млн яєць. Запліднення зовнішнє.

Розвиток морських зірок може відбуватись зі складним метаморфозом і прямим шляхом. Як і в морських їжаків, у більшості видів із заплідненого яйця ще на стадії бластули або гастрული виходить проста личинка, вкрита джгутиками. Личинки, які розвиваються з бідних на жовток

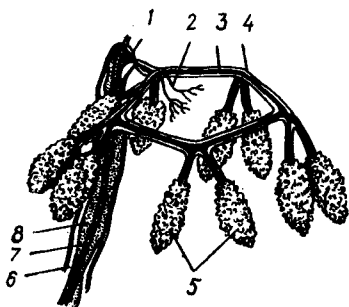


Рис. 221. Схема розташування гонад:

1 — аборальна частина осьового органа; 2 — шлункові гілочки кровоносної системи; 3 — статевий столон; 4 — статевий синус; 5 — гонади; 6 — лівий осьовий синус; 7 — кам'янистий канал; 8 — оральна частина осьового органа

яєць, проходять складний метаморфоз; вони ускладнюються і перетворюються на короткочасну стадію — *диплевулу*, яка перетворюється на *біпінарію*; для останньої характерна наявність коротких трикутних лопатей, облямованих війчастим шнуром (рис. 222, а). Пізніше на передротовій лопаті біпінарії з'являються три придатки циліндричної форми — *брахіюли* — з клейкими прикріпними дисками, і вона перетворюється на *брахіюлярію* (рис. 222, б). Брахіюлярія може прикріплюватись до різних підводних предметів. Крім того, вона має мускулястий присоскоподібний орган, яким надовго прикріплюється до субстрату, і в цьому стані закінчує перетворення на невеличку зірку; при цьому відбувається редукція частини тіла личинки.

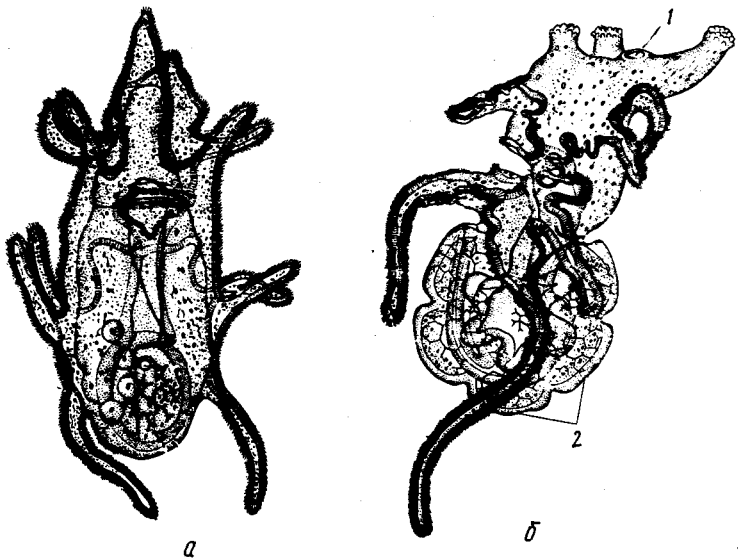


Рис. 222. Личинки *Asterias rubens* — біпінарія (а); брахіоларія (б):
1 — присосок; 2 — тіло зірки, що закладається

Личинки, які розвиваються з багатих на жовток яєць, прямо перетворюються на маленьку зірочку. У зірок, що розвиваються без метаморфозу, часто має місце турбота про нащадків.

Поряд зі статевим у деяких морських зірок відоме й нестатеве розмноження шляхом поділу диска через інтеррадіус навпіл або аутотомії рук з наступним поновленням бракуючої частини. Зі здатністю до розмноження шляхом поділу в морських зірок пов'язана здатність до регенерації цілого організму з одного променя або навіть його частини (рис. 223).

Морські зірки завдають великих економічних збитків, знищуючи устриць та інших цінних у промисловому відношенні молюсків, у тому числі об'єктів марікультур. Останніми роками точно встановлено, що морські зірки є серйозними конкурентами за їжу багатьом промисловим видам тварин: близько 80 % усіх донних тварин, якими вони живляться, поїдаються і морськими зірками.

У 60-х роках нашого століття на багатьох коралових рифах західної частини Тихого океану було відзначено катастрофічне збільшення кількості великої за розмірами (40—50 см у діаметрі) багатопроменевої зірки *Acanthaster planci*, що має ще назву «терновий вінець», яка поїдала коралові поліпи. Виникла небезпека руйнування коралових рифів, у тому числі

Великого бар'єрного рифу біля берегів Австралії. Тут знищення акантастерів провадилось аквалангістами, які вводили в тіло зірок формалін. У 90-х роках чисельність цих зірок зменшилась до звичайної норми.

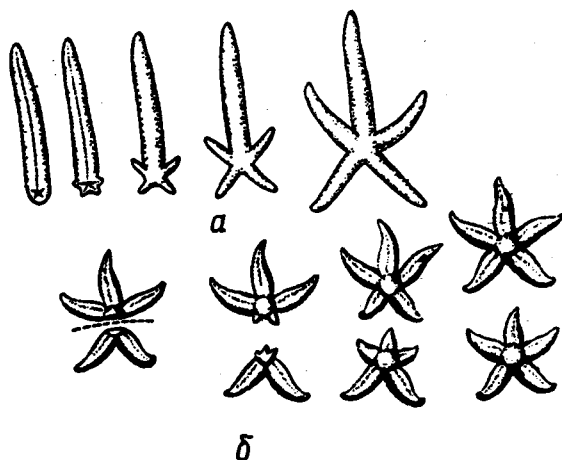
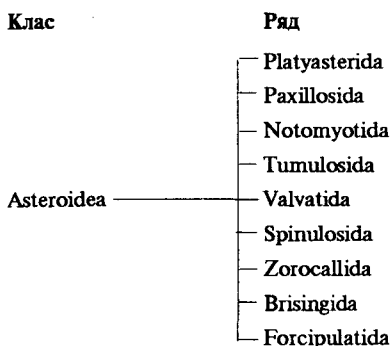


Рис. 223. Нестатеве розмноження морських зірок:

a — утворення зірки з відокремленого променя в *Linckia*; *b* — після поперечного поділу в *Nepanthia*

За останніми даними, сучасних представників Asteroidea поділяють на 9 рядів.



Ряд Плоскі морські зірки (Platyasterida). Представники цього ряду вимерли переважно в палеозої, а до наших часів дійшли лише види родини *Luidiidae* (рис.224), в яких амбулакральні ніжки не мають присосків. Звичайні на невеликих глибинах теплих морів досить великі види роду *Luidia* мають довгі гнучкі промені з численними голками по краях. Серед морських

зірок тільки в них шкірні зябра у вигляді розгалужених виростів. Живляться вони переважно офіурами та морськими їжаками, заковтуючи їх.

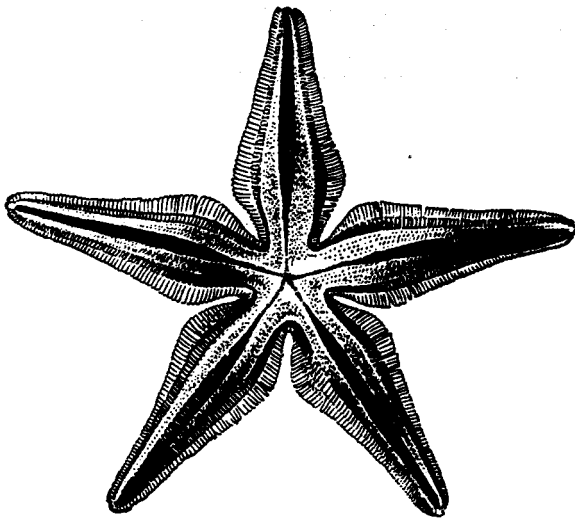


Рис. 224. Ряд *Platyasterida*: *Luidia latiradiata*

Ряд Паксилоносні (*Paxillosida*). Усі паксилоносні, як і види попереднього ряду, не мають присосків на амбулакральних ніжках; їх спинна сторона, як правило, вкрита паксилами, звідки й назва ряду. Дуже характерною ознакою є наявність добре помітних крайових пластинок, що облямовують диск та промені. Педицеларії завжди простої будови, без ніжок, містяться безпосередньо на скелетних пластинках.

Одна з найбільших родин ряду — це так звані Гребінчасті зірки (*Astropectinidae*), в яких крайові пластинки звичайно озброєні голкоподібними шипами. Ці плоскі п'ятипроменеві зірки, часто забарвлені в оранжево-червоні тони, часто оселяються на піщаному ґрунті, в який дуже швидко закопуються. В амбулакральних борозенках гребінчастих зірок часто поселяються багатощетинкові черви родини *Aphroditidae*. Зірка забезпечує червів їжею, а вони, у свою чергу, очищають її навколоротовий простір від залишків їжі.

Представники родини *Porcellanasteridae* (рис. 225) — найхарактерніші серед зірок мешканці океанічних глибин, де вони живуть на м'якому мулястому дні, зариваючись у нього. Вони не мають «печінкових» виростів та задньої кишки з анусом, живляться переважно детритом.

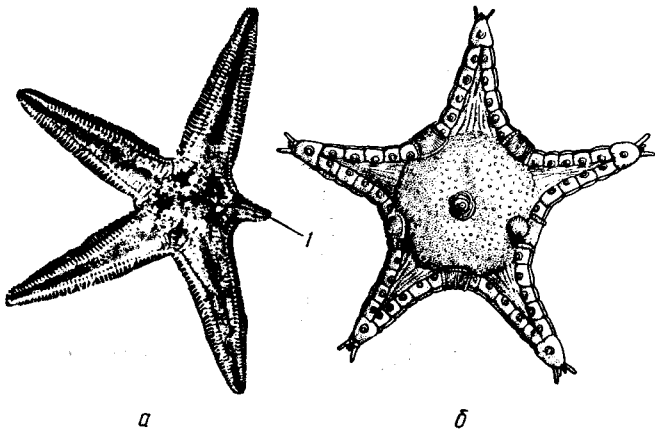


Рис. 225. Ряд Paxillosida:

а — *Astropecten aurantiacus*; б — *Porcellanaster coeruleans*; 1 — промінь, що перенерує

Ряд Нотоміютиди (Notomyotida). Це невеличкий ряд глибоководних п'ятипроменевих зірок, в яких є парні поздовжні м'язові тяжі по обох боках кожної руки.

Ряд Кулеподібні (Tumulosida). Зараз відомо всього чотири види єдиного сучасного роду *Podosphaeraster*, які мають вигляд кульки діаметром близько 1 см; зовні вони більше нагадують морських їжаків (рис. 226). Проте п'ять амбулакральних борозенок проходять у представників ряду лише по нижній півкулі, що відповідає оральній стороні.

Ряд Вальватиди (Valvatida). Назва ряду пов'язана з наявністю у вальватид лише простих двостулкових педицелярій.

До цього ряду належать численні різноманітні за будовою зірки, що об'єднуються в 12 родин; особливо багато їх на мілководдях у тропічній зоні Тихого та Індійського океанів. Так, тут живуть зірки роду *Archaster*, в яких (єдиний серед зірок випадок) під час розмноження має місце парування. Самці і самиці об'єднуються попарно за допомогою променів і потім одночасно викидають у воду статеві продукти; яйця одразу ж запліднюються.

На коралових рифах часто трапляється яскраво-синя зірка з п'ятьма довгими циліндричними променями — *Linckia laevigata*, для якої, як і для інших представників ряду, дуже характерним є особливий тип нестатевого розмноження. Лінкії мають здатність періодично довільно відкидати свої промені на певній відстані від диска. Частина променя, що відділилась, відповзає від материнської особини і починає самостійне життя. На місці злому спочатку формується зірка

з групою крихітних променів на кінці великого променя, а потім поступово розвивається зірка звичайного вигляду (див. рис. 223). У материнської особини досить швидко виростає нова рука. До цього самого ряду належить сумнозвісна зірка *Acanthaster planci* (рис. 227), про яку ми вже згадували.

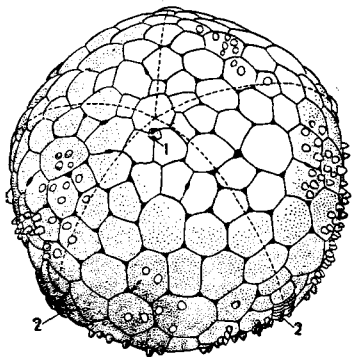


Рис. 226. Ряд Tumulosida: *Podospiraeraster polyplax* (вигляд зверху): 1 — анальний отвір; 2 — амбулакральні борозенки (пунктиром відмічено радіуси, що відповідають аборальній стороні променів)

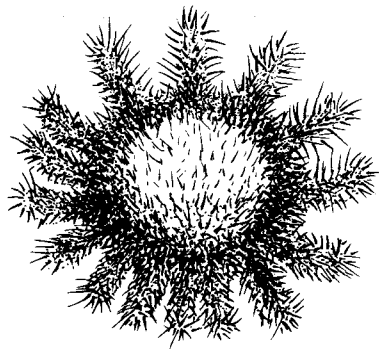


Рис. 227. Ряд Valvatida: *Acanthaster planci*

Ряд Голчасті (Spinulosida). Представники цього ряду позбавлені педицеларій, і в більшості з них слабо розвинені крайові скелетні пластинки; кількість променів і їх довжина різні. Дуже гарні рожеві з білими кінчиками променів багатопроменеві *Solaster papposus*.

У помірних і холодних водах морів і океанів обох півкуль дуже поширені представники роду *Henricia* — невеликі п'ятипроменеві зірки з вузькими майже циліндричними променями та маленьким диском. Скелетні пластинки дорзальної сторони вкриті в них дрібними голками настільки густо, що справляють враження оксамитового покриву. Цікаві живородні представники цього роду. Їхні зародки, з'єднані в клубок єдиним тяжем, виношуються зіркою на нижній стороні тіла під ротом. А в представників ро-

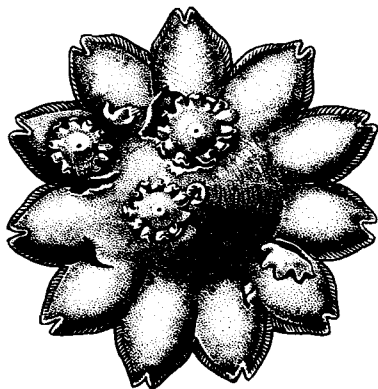


Рис. 228. Ряд Spinulosida: *Pterastris obscurus*

дини Pterasteridae (рис. 228), що мешкають переважно на великих глибинах, розвиток зародків відбувається в спеціальній *выводковій камері*, яка не має аналогів серед інших зірок. Ця камера утворюється на аборальній стороні тіла між власне його стінкою та розташованою над нею шкірною оболонкою (мембраною), яка підтримується верхівками спинних паксил. Порожнина камери сполучається із зовнішнім середовищем центральним отвором — оскулумом, численними дрібними отворами по всій поверхні та бічними отворами по боках променів. Завдяки ритмічним рухам мембрани в камері весь час циркулює вода, яка приносить кисень як до зародків, так і до шкірних зябер на дні камери.

У багатьох голчастих зірок паразитують ракоподібні, турбеларії тощо.

Три наступні ряди — Zorocallida, Brisingida та Forcipulatida — відрізняються від інших зірок характерною будовою педицеларій, які складаються з трьох рухомо з'єднаних скелетних частин — основної та двох стулок. Звичайно педицеларії сидять на мускулястих гнучких ніжках і можуть мати прямі стулки у вигляді пінцета або ж схрещені як ножиці. У першому ряді Zorocallida педицеларії тільки прямі, у Brisingida — тільки перехрещені. Обидва ряди нечисленні, і ми розглянемо лише ряд Forcipulatida.

Ряд Педицеларієві (Forcipulatida). Ці зірки мають звичайно невеликий диск і довгі гнучкі промені. Між оральною та аборальною сторонами в них немає різкої межі, оскільки маргінальні пластинки майже не відрізняються від аборальних. Педицеларії прямі або схрещені. Шкірні зябра є як на аборальній, так і на оральній стороні. Більшість видів ряду належить до родини Asteriidae. Типові представники цієї родини — рід *Asterias* (рис. 229) — звичайні мешканці мілководдя помірної зони північної півкулі. Один з найбільш вивчених видів — *Asterias forbesi*, який живе на Атлантичному узбережжі США. Це невелика п'ятипроменева зірка, не більше 20 см в діаметрі. Живиться вона переважно мідіями та устрицями, а також іншими моллюсками, дрібними ракоподібними, червами, мертвими і живими рибами, які заплутались у сітях. При відсутності їжі здатна до канібалізму. Ці зірки наносять величезні збитки устричним господарствам через свою ненажерливість. Пересуваючись по горизонтальних поверхнях, вони використовують свої ніжки як ходулі, і тільки рухаючись по схилу або вертикальній площині, підтягують тіло слідом за амбулакральними ніжками.

Живлячись двостулковими моллюсками, *A. forbesi* спочатку присмоктується численними амбулакральними ніжками

до стулок і потім починає їх роз'єднувати, прикладаючи при цьому силу до 4,5 кг. У більшості випадків їм вдається розслабити м'яз-замикач моллюска, і як тільки між стулками утворюється щілина, зірка проштовхує в неї свій вивернутий назовні шлунок, який поступово перетравлює тіло моллюска всередині його черепашки.

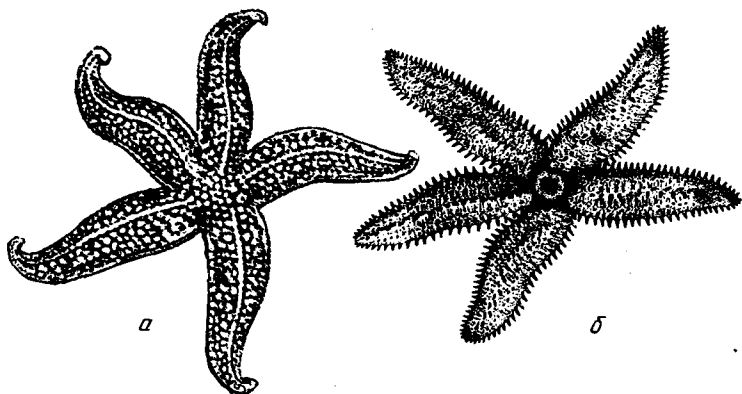


Рис. 229. Ряд Forcipulatida:
а — *Asterias forbesi*; б — *Marthasterias glacialis*

До родини *Asteriidae* належить одна з найбільших зірок — *Ruspodia helianthoides*, що живе на скелястих ділянках дна серед водоростей біля північно-східного узбережжя Тихого океану. Найбільші екземпляри досягають довжини 80 см і маси 4,5 кг.

КЛАС ОФІУРИ, або ЗМІЄХВОСТКИ (ORHIIUROIDEA)

Офіури, як і морські зірки, — типові мешканці морського дна; трапляються вони на всіх видах ґрунтів та на різних глибинах, проте менш вибагливі до солоності води. Чотири види живуть у Чорному морі, один з них, *Amphiura stapanovi*, ендемік цього моря. Описано більше 2000 видів офіур, що живуть в наш час, і 180 викопних.

Зовні офіури дуже схожі на морських зірок, проте їх промені, або руки, членисті і чітко відділені від центрального диска. Розміри офіур (від кінця одного променя до кінця протилежного) коливаються від кількох сантиметрів до одного метра, причому промені в кілька, а іноді і в 20 разів довші за диск. Середні розміри диска в більшості офіур — один-два сантиметри, хоча в окремих видів можуть досягати 10 см.

Забарвлені офіури менш яскраво, ніж зірки, хоча є серед них яскраво-червоні або малинові; здебільшого ж вони жовті, зеленуваті або бурі з різними контрастуючими плямами.

Тіло офіур, як і зірок, сплющене, диск має п'ятикутну або округлу форму, здебільшого до нього причленовані п'ять променів, рідше — шість—дев'ять. Звичайно промені прості, звужені до кінців, проте в деяких видів вони деревоподібно розгалужені.

Характерною ознакою офіур є наявність у них як зовнішнього, так і внутрішнього скелета. Зовнішній скелет, за невеликими винятками (ряд *Phynophiurida*), добре розвинений, і, на відміну від багатьох голкошкірих, не вкритий епітелієм, який є тільки в молодих офіур, але потім деградує так само, як і в морських лілей.

Диск змієхвосток (рис. 230) звичайно вкритий дископодібними пластинками, що утворюють суцільний панцир. Пластинки на аборальній стороні мають різні розміри. Іноді серед них розрізняють більші (*первинні*) пластинки, які складають скелет молодих офіур і зберігаються в процесі росту тварини поряд з новими (*вторинними*) пластинками, які з'являються. Первинні пластинки, у свою чергу, поділяють на ряд груп.

Оральна частина панцира, що вкриває диск, включає ряд різноманітних скелетних пластинок навколо ротового отвору, скелетні пластинки рук, що по радіусах далеко заходять на диск, та численні вторинні пластинки, розташовані в інтеррадіусах; іноді інтеррадіуси затягнуті тонкою шкірою.

Форма ротового отвору зіркоподібна, через те що його оточують п'ять трикутних скелетних утворів — *щелеп*, на верхівках яких розташовані *щелепні пластинки* із скелетними голочками на краях. Поряд зі щелепними пластинками містяться парні бічні та великі непарні інтеррадіальні ротові пластинки. Одна з непарних пластинок має пору, що сполучається з ампулою кам'янистого каналу, тобто виконує функцію мадрепорової пластинки.

Руки офіур мають як зовнішній скелет, так і внутрішній (рис. 231), причому елементи скелета групуються в членики, рухомо з'єднані між собою. У кожному членику є чотири пластинки зовнішнього скелета (оральна, аборальна та дві бічні) та складно збудований *хребець* — внутрішній скелет. Хребці поєднані між собою рухомо за допомогою м'язів, завдяки чому руки дуже гнучкі (звідси й назва — змієхвостки).

Бічні щитки зовнішнього скелета мають різно збудовані скелетні голки. Іноді зовнішній скелет може бути недорозвиненим або його зовсім немає.

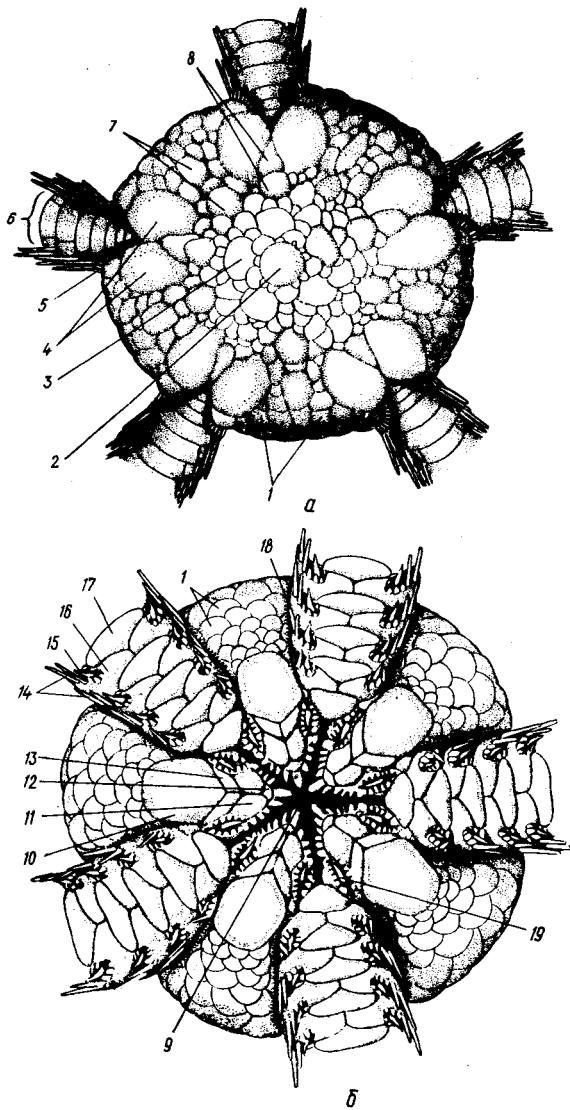


Рис. 230. Диск *Orphiura saigi* — з аборальної (а) та оральної (б) сторін:

1 — вторинні пластинки; 2 — центродорсальна пластинка, 3 — інфрабазальна; 4 — парні радіальні; 5 — папіли; 6 — рука зі скелетними пластинками та голками; 7, 8 — базальні та непарні радіальні пластинки; 9 — ротовий отвір; 10, 11, 12, 13 — відповідно оральна, кутова, щелепна, адоральна пластинки; 14 — скелетні голки; 15 — амбулакральні ніжки; 16, 17 — бічна та оральна пластинки рук; 18 — бурсальна щілина; 19 — біляртова амбулакральна ніжка

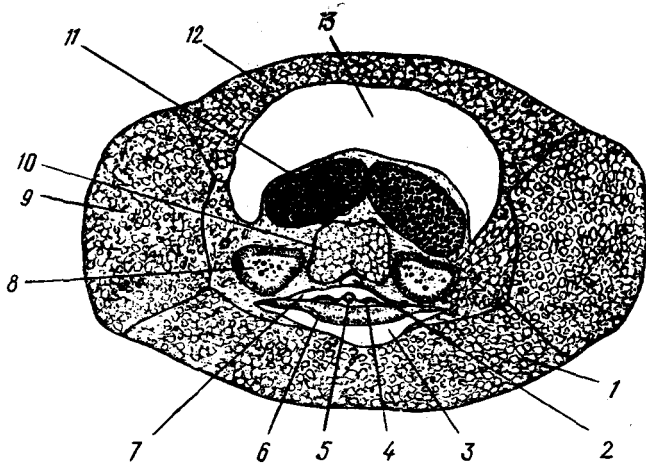


Рис. 231. Поперечний розріз через руку *Ophiura sarsi*:

1 — оральна скелетна пластинка; 2 — радіальний канал амбулакальної системи; 3 — епіневральний канал; 4 — гіпонеуральна нервова система; 5 — кровоносна лакуна; 6 — ектонеуральна нервова система; 7 — перигемальний канал; 8 — оральні міжхребцеві м'язи; 9 — бічна скелетна пластинка; 10 — хребець; 11 — аборальні міжхребцеві м'язи; 12 — аборальна пластинка; 13 — целом

Целом в офіур розвинений лише в диску, але й тут його об'єм значно зменшується через розвиток 10 бурс — глибоких інтєррадіальних вп'ячувань, розташованих в інтєррадіусах, які сполучаються із зовнішнім середовищем широкими щілинами (рис. 232) і беруть активну участь у розмноженні та газообміні. У променях целом має вигляд вузького каналу.

Амбулакральна система офіур у загальних рисах схожа з такою в морських зірок, але мадрепорова пластинка, яка розташована на оральній стороні, як уже згадувалось, має лише одну щілину, а радіальні канали, що беруть початок від кільцевого, заховані в оральному жолобку хребців рук. Амбулакральні ніжки виходять назовні через отвори на оральній пластинці скелета кожного члена рук; вони не мають ані ампул, ані присосків і виконують переважно функції дотику та дихання, хоча деякі види використовують їх як органи руху.

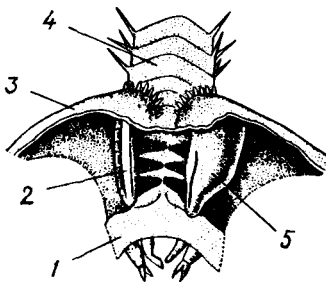


Рис. 232. Розтин частини тіла в межах одного радіуса офіури (зліва стінку бурси вирізано):

1 — скелетна пластинка; 2 — бурсальна щілина; 3 — стінка тіла; 4 — рука; 5 — bursa

Травна система офіур збудована дуже просто: вона починається зіркоподібним ротовим отвором, озброєним п'ятьма рухомими щелепами. Останні не тільки утримують та подрібнюють їжу, але й беруть участь в її добуванні. Ротова порожнина вузьким отвором з'єднується зі шлунком, що має вигляд сплющеного мішка. Задньої кишки та анального отвору немає. Шлунок має тонкі складчасті стінки, в які в інтєррадіусах глибоко вдаються бурси (рис. 233).

Живляться офіури здебільшого планктоном, органічними дрібними рештками, поліпами, на яких часто селяться. Окремі види їдять виключно водорості, але є й види, що поїдають черв'яків, молосків, дрібних морських їжаків тощо.

Осьовий комплекс має таку саму будову, як і в морських зірок, але через те, що в офіур мадрепорова пластинка розташована на оральній стороні, аборальна частина їх загинається донизу.

Перигемальна система офіур, крім навкологлоткового кільця та п'яти радіальних каналів, має аборальне кільце, від якого йдуть невеликі канали до статевих залоз.

Кровоносна система нагадує кровоносну систему морських зірок, але розвинена вона значно слабше, а в невеликих за розміром форм взагалі редукована.

Ектоневральний відділ нервової системи подібний до такого у зірок, але занурений значно глибше, і радіальні нерви, що відходять від нервового кільця, розташовані на дні епіневральних каналів. У будові добре розвиненого гіпоневрального відділу звертає на себе увагу наявність на радіальних нервах невеликих гангліїв у кожному хребці. Апікальний відділ подібний до такого в їжаків: від тоненького нервового кільця відходять в інтєррадіусах короткі нервові тяжі до гонад та статевих бурс.

Більшість офіур роздільностатеві, рідше трапляються гермафродити. Гроноподібні гонади (див. рис. 233) складаються з коротких товстих трубочок. Вони розташовані на аборальній стороні по боках від бурс, в які кожна трубочка відкривається окремим отвором. Зрілі статеві продукти спочатку попадають у порожнину бурси, а потім виводяться назовні; іноді яйця залишаються в бурсі, причому на ранніх стадіях розвитку зародок зв'язаний зі стінками бурси, поглинаючи їх виділення. Різні форми виношування молоді відзначено майже в 60 видів офіур, більшість з яких гермафродити.

У деяких офіур розвиток яйця відбувається безпосередньо в яєчнику, як, наприклад, у *Orphionotus hexactis*, в яких водночас розвивається лише одне яйце, а інші ооцити дегенерують і, можливо, використовуються як поживний матеріал.

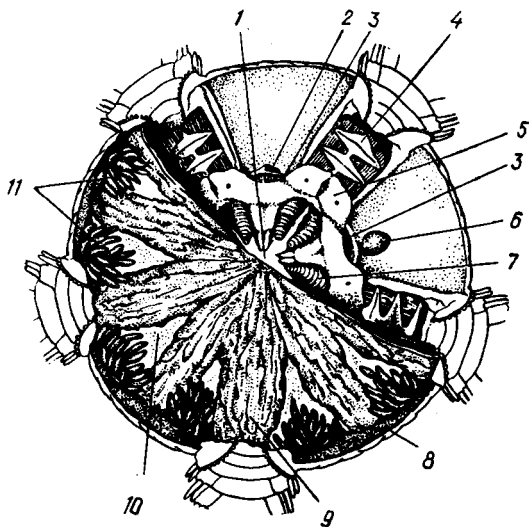


Рис. 233. Внутрішня будова офіури (частину шлунка видалено):

1 — ротовий отвір; 2 — осьовий комплекс; 3 — кільцевий канал амбулакальної системи; 4 — хребці рук; 5 — перистомальна пластинка скелета; 6 — поліп міхур; 7 — біляртова амбулакральна ніжка; 8 — стінка тіла; 9 — шлунок; 10 — бурса; 11 — гонади

Народжується молода офіура з діаметром диска 8 мм та довжиною рук до 20 мм.

У більшості ж офіур з яйця виходить бластула, яка поступово перетворюється на пелагічну личинку — *офіоплутеус* (рис. 234) з довгими відростками (руками), дуже схожу на ехіноплутеуса морського їжака. Усе перетворення личинки відбувається в товщі води, і тільки після формування дорослої невеликої за розміром офіури вона опускається на дно.



Рис. 234. Офіоплутеус офіури

Деякі зміхвостки можуть розмножуватись шляхом поперекового поділу. Це передусім шестипроменеві офіури роду *Orhiactis*. У результаті поділу завжди утворюється трипроменева особина, яка швидко відновлює ще три промені та

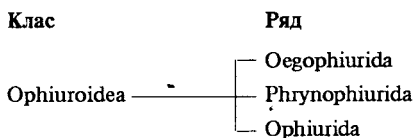
частину диска. Як і зірки, офіури мають здатність до регенерації частин тіла, при цьому вони можуть поновлювати не тільки промені, але й аборальну частину диска і частину внутрішніх органів.

Офіури — найбільш рухливі тварини серед голкошкірих. Вони рухаються за допомогою променів. Деякі види підтягуються, захоплюючи предмети одним або двома променями і підштовхуючись рештою, інші використовують при русі амбулакральні ніжки, опираючись ними на ґрунт. У лабораторних умовах доведено, що офіури здатні за допомогою ніжок рухатись по вертикальних стінках акваріумів; при цьому виділяється особливий слиз, яким ніжка прикріплюється до поверхні.

Деякі офіури мають здатність світитись жовтувато-зеленуватим світлом, причому світяться тільки промені та їх відгалуження, а іноді ще й оральні скелетні пластинки.

Паразити та коменсали офіур не дуже численні, проте на тілі офіур часто поселяються різні веслоногі рачки; в офіурах паразитують також інфузорії, молоски, різні ракоподібні, черви. У свою чергу, змієхвостки часто живуть серед голок морських їжаків, на губках та коралах.

До класу офіур належать три ряди.



Розглянемо лише два ряди офіур, бо до Oeogphiurida належить більшість викопних і лише кілька сучасних видів.

Ряд Фринофіуриди (Phrynophiurida). До цього ряду належать усі офіури, що мають розгалужені промені, та деякі види з простими променями. Промені звичайно дуже гнучкі, можуть обвиватись навколо різних предметів у вигляді спіралі. Диск та промені зтягнуті товстою шкірою, суцільного зовнішнього скелета немає. Один із найвідоміших представників ряду — *Asteronux loveni* (рис. 235, а), що дуже поширений у теплих та помірних водах Світового океану. Це коралово-червона, досить велика (до 40 см) у розмаху променів, офіура. Молодь астероніксів повзає по дну, живлячись детритом, а потім прикріплюється до морських пер і переходить на живлення планктонними організмами, а можливо й кораловими поліпами, на яких оселюється.

Не менше відомі представники родини Горгоноголові (*Gorgonocerphalidae*, рис. 235, б), які на ранніх стадіях розвитку

ведуть паразитичний спосіб життя на коралових поліпах, живлячись їхніми м'якими тканинами. Після того, як у них з'являються перші розгалуження на променях, вони деякий час залишаються на поліпах, але поїдають дрібну здобич, що накопичується в розгалуженнях їхніх рук. Дорослі особини ведуть звичайний для офіур донний спосіб життя, живлячись дрібними тваринами, яких збирають на ґрунті або відловлюють сіткою своїх розгалужених рук.

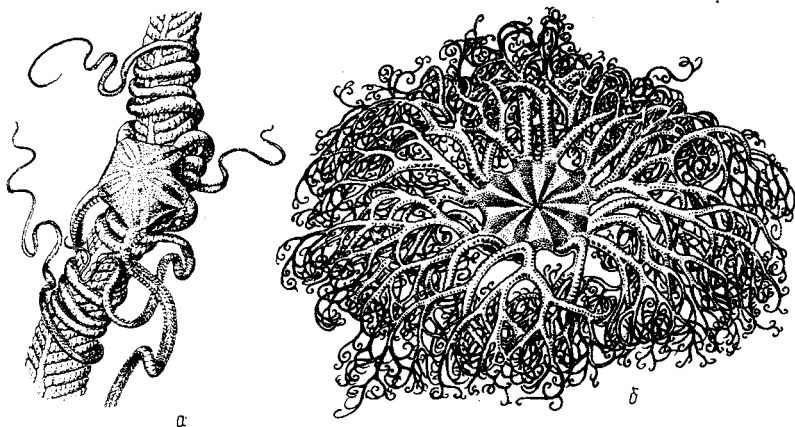


Рис. 235. Ряд Phrynophiurida:

а — *Asteronux loveni* на морському пері; б — *Gorgonocephalus caryi*

Ряд Справжні офіури (Ophiurida). До цього ряду належить переважна більшість видів офіур. Для них характерна будова скелета, що описана в загальній характеристиці класу, і тільки в окремих випадках зовнішній скелет диска або рук може бути недорозвиненим. Промені ніколи не галузяться і можуть вигинатись лише в горизонтальній площині.

Одна з найбільших родин — *Ophiacanthidae* — об'єднує велику кількість видів, що дуже поширені в Світовому океані і трапляються на великих глибинах. Представників родини можна впізнати за будовою аборальної сторони диска, що вкритий численними шипиками, горбками, голочками, які маскують скелетні пластинки, а промені мають велику кількість часто довгих голок.

Так само численна родина Справжніх офіур (*Ophiuridae*), що мають товстий диск та порівняно короткі промені. Цікаві представники роду — *Astrophium*, тобто зіркоофіури. Зверху їхній кулькоподібний диск вкритий своєрідним щитком, що утворений пластинками диска та променів, а вільні частини рук позбавлені оральних та аборальних скелетних пластинок (рис. 236).

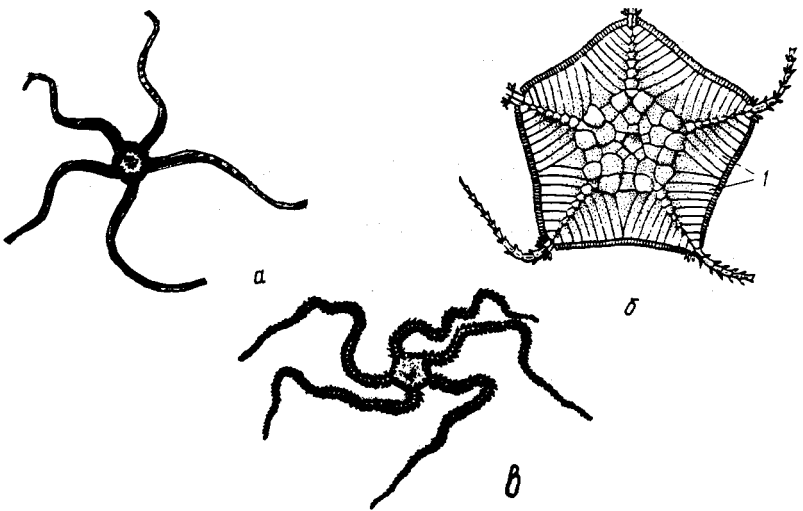


Рис. 236. Ряд Ophiurida:

а — *Ophiura sarsi*; б — *Astrophiuira permira*; в — *Amphiuira stepanovi*; 1 — бічні пластинки рук

Становлять неабиякий інтерес представники родин Ophi-
osomidae та Amphiuiridae, серед яких багато видів має здат-
ність інтенсивно світитись. Серед представників другої ро-
дини є гермафродитні види, що проявляють турботу про
нащадків. Так, у чорноморській офіури *Amphiuira stepanovi*,
яка живе в черепашках устриць або заривається в пісок,
молодь виношується в бурсах, з яких виходять вже повністю
сформовані особини.

Крім описаних двох класів підтипу Asterozoa, відомий ще
один клас Somasteroidea, до якого належить усього один вид.

* *
*

Закінчуючи розгляд типу голкошкірих, слід згадати про
новий, шостий, клас цього типу — Concentricycloidea, який
було описано в 1986 р. для нового роду і виду *Xyloplax*
medusiformes (рис. 237).

Ці невеличкі істоти діаметром до 1 см зовні дуже нагаду-
ють морських зірок з роду *Caumanostella*, яких також було
знайдено на шматках деревини, піднятої з глибин понад
5000 м.

Xyloplax medusiformes має п'ятипроменеву симетрію, або-
ральна сторона його тіла вкрита скелетними пластинками,
серед яких виділяються п'ять термінальних пластинок. На
оральній стороні три ряди пластинок (кільцеві, адамбулак-

ральні та крайові) вкривають лише її краї, а центральна частина затягнута тонкою мембраною. По краях тіло облямоване шипами, що робить його схожим на квітку (звідки й їхня назва «морські маргаритки»).

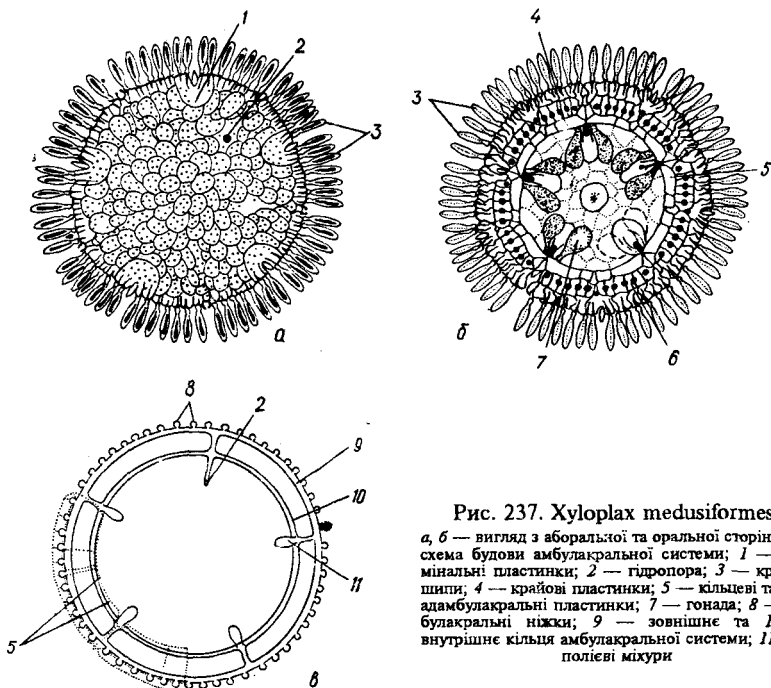


Рис. 237. *Xyloplax medusifformes*:

а, б — вигляд з аборальної та оральної сторін; в — схема будови амбулакальної системи; 1 — термінальні пластинки; 2 — гідропора; 3 — крайові шипи; 4 — крайові пластинки; 5 — кільцеві та 6 — адамбулакральні пластинки; 7 — гонада; 8 — амбулакральні ніжки; 9 — зовнішнє та 10 — внутрішнє кільця амбулакальної системи; 11 — поліві міхури

Ксилоплакс має амбулакральну систему, будова якої відрізняється від такої інших голкошкірих. До її складу входять два кільцевих канали, з'єднані короткими інтєррадіальними каналами. Внутрішнє кільце відповідає кільцевому каналу інших голкошкірих, а зовнішнє не має аналогів. На ньому є ряд амбулакральних ніжок, які виходять назовні через отвори в адамбулакральних пластинках.

У ксилоплакса немає травної системи. Існує думка, що він живиться шляхом зовнішнього травлення, наповзаючи черевною мембраною на скупчення бактерій або інших дрібних організмів.

В інтєррадіусах порожнини тіла містяться п'ять пар гонад, в яких було знайдено ембріони на різних стадіях розвитку, що свідчить про живородіння.

Виділення нового класу не є загально визнаним. Дехто вважає, що *Xyloplax medusifformes* слід включити до класу

Морських зірок, але тільки подальше вивчення цих дивних тварин дасть змогу прийняти виважене рішення.

ВИКОПНІ ГОЛКОШКІРІ

Голкошкірі добре зберігаються завдяки наявності вапнякового скелета у вигляді суцільного панцира або окремих спікул; відомі починаючи з кембрію. Описано 16 тис. викопних видів, які об'єднують у 25 класів та чотири підтипи, з яких дожили до наших днів представники трьох підтипів та шістьох класів.

До підтипу **Гомалозої (Homalozoa)** належать виключно викопні голкошкірі, які відомі з кембрію — девону. Підтип об'єднує білатеральносиметричних повзаючих голкошкірих. Основу їх тіла становила чашечка різноманітної форми. Її скелет був утворений шаром багатокутних платівок (*табличок*), які не мали отворів (пор).

Вважають, що чашечка лежала на субстраті нижньою плескатою та ввігнутою стороною, а її верхня сторона була плеската або опукла.

Відомо кілька класів гомалозой, з яких найбільше вивчено представників класу **Карпоїдей (Carpoidea)**, (рис. 238, а, б). Карпоїдеї були бентосними організмами. На передньому кінці тіла у них був розташований рот та членистий відросток, вкритий двома рядами табличок. Анальний отвір знаходився на протилежному кінці тіла. Таку будову мав, наприклад, поширений в ордовицьких морях *Microcystites*. На поверхні його тіла в напрямі до ротового отвору було розташовано кілька травних жолобків з амбулакральними ніжками, які підганяли їжу до рота. В інших представників карпоїдей, наприклад, у ордовицького *Rhipidocystis*, рот був оточений десятьма членистими додатками (руки, або *брахіоли*), на які продовжувались травні жолобки. На протилежному кінці тіла в цієї тварини було розташоване членисте стебельце; ймовірно, за його допомогою тварина тимчасово прикріплювалась до субстрату і ловила брахіолами здобич подібно до щупалець кишковопорожнинних.

До підтипу **Crinozoa**, крім сучасних морських лілей, належить кілька викопних класів, з яких розглянемо найцікавіші.

Клас Морські пухирі (Cystoidea). Жили в ордовику—девоні. Скелет складався з кулястої чашечки (10—15 см у діаметрі), зверненої до субстрату аборальним полюсом; стебельце було слабо розвинене або його зовсім не було (рис. 238, з, д). На оральному полюсі містилися ротовий та

анальний отвори й отвір амбулакральної системи. Чашечка складалась з великої кількості хаотично розташованих пластинок, пронизаних порами, з'єднаних каналами. Вважають, що ця система була призначена для газообміну. Їжу збирали за допомогою брахіол, які були розташовані навколо ротового отвору або вздовж п'яти радіально розміщених щілин, які розходились від рота. Вони мали радіальну симетрію невизначеного порядку, інколи — з елементами п'ятипроменевості (радіальні щілини, або жолобки).

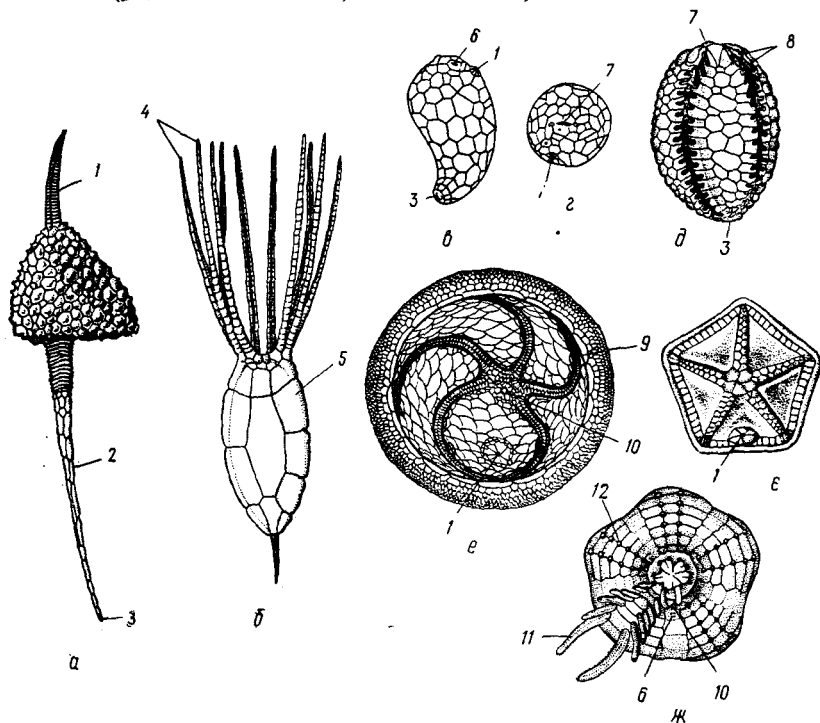


Рис. 238. Викопні голкошкірі:

a — *Heckericystis* та *б* — *Rhipidocystis* (клас *Carpoidea*); *в* — *Anistocystis*, вигляд збоку та *г* — з орального полюса; *д* — *Proteroblastus* (клас *Cystoidea*); *е* — *Lepidodiscus* та *е'* — *Syathocystis* (клас *Edrioasteroidea*); *ж* — *Euccladia* (клас *Ophiocystia*); 1 — анальний конус або піраміда; 2 — стебельце; 3 — місце прикріплення до субстрату; 4 — руки; 5 — чашечка; 6 — статева пора; 7 — рот; 8 — амбулакральна борозна з брахіолями; 9 — амбулакральні пластинки; 10 — мадрепорова пластинка; 11 — амбулакральні ніжки; 12 — отвори для них

Клас Морські бутони (*Blastoidea*) об'єднує голкошкірих, які з'явилися в силурійський і зникли в пермський періоди. Скелет у них складався з бутоноподібної чашечки, стебельця та брахіол. У них чітко визначена п'ятипроменева симетрія. До рота йшло п'ять жолобків з членистими брахіолами. Під

жолобком містились каналці, в які вода потрапляла через отвори в пластинках скелета, а виходила через 5 або 10 отворів, розташованих навколо рота. Відомі з ордовіка — пермі.

Представники класу **Edrioasteroidea** (кембрій — початок карбону) були прикріпленими бентосними організмами, що не мали брахіол. Чашечка мала плескату нижню та опуклу верхню сторони, рот та анальний отвір знаходились зверху. Від рота відходили п'ять часто серпоподібно вигнутих (рід *Lepidodiscus*) або прямих (рід *Cyanthocystis*) рядів амбулакральних пластинок з численними порами (рис. 238, е, є).

Власне морські лілеї (**Crinoidea**) відомі починаючи з ордовіка. Вони належать до кількох підкласів, з яких лише один (*Articulata*), відомий з другої половини тріасу, дожив до наших днів та об'єднує всі сучасні види, тоді як представники всіх інших підкласів вимерли в пермі — тріасі. Цікаво, що деякі викопні морські лілеї досягали довжини 20 м.

З підтипу **Echinozoa** Голотурії (*Holothuroidea*) у викопному стані трапляються нечасто внаслідок редукції мінерального скелета; вапнякові спікули цих тварин з певністю відомі починаючи з девону.

Підтип **Asterozoa** об'єднує кілька викопних та три сучасних класи, які відомі з ордовіка. Крім описаних вище класів *Asteroidea* та *Ophiuroidea* до наших днів, як уже зазначалось, дожив один вид класу **Somasteroidea** — це була невелика група голкошкірих з п'ятипроменевою симетрією, пелюсткоподібними променями і нечітко відокремленим від них диском. Рот великий п'ятикутний, звернений до субстрату, анальний отвір розташований на аборальній стороні. П'ять радіальних амбулакральних каналів оточені скелетом з напівкільцевих пластинок, від яких відходять паличкоподібні пірчасті утвори, завдяки яким промені схожі на пера.

З викопних класів цього підтипу найбільший інтерес становлять представники класу **Офіоцистії** (**Ophiocystia**), що відомі починаючи з ордовіцьких відкладів (вимерли з середини девону). Їхнє тіло було овальне, мало нижню плескату та верхню опуклу сторони, покриті численними табличками (рис. 238, ж). Повзали на оральній стороні, анальний отвір був розташований аборально. Вони не мали рук, натомість на нижній стороні тіла по радіусах було розташовано кілька (звичайно п'ять) пучечків довгих амбулакральних ніжок, за допомогою яких, як вважають, відбувались рух та захоплення здобичі.

ОГЛЯД БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН ПО ЕРАХ ТА ПЕРІОДАХ

Тварини з'явилися на Землі в протерозойську еру, однак для розуміння передумов їх виникнення слід мати певну уяву і про більш ранні етапи розвитку життя на нашій планеті.

Архейська ера. На початку архею утворилися такі оболонки Землі, як літосфера, гідросфера та атмосфера. Залишки перших живих організмів мають вік близько 3,5 млрд років. Це мікроскопічні кулясті, паличкоподібні чи зірчасті форми, що, безумовно, належать до бактерій, та строматоліти. Останні — це вапнякові оболонки колоній ціанобактерій, або синьозелених «водоростей»; подібні види існують і досі. Отже, в архейську еру в морях існували екосистеми, що склалися з автотрофних та гетеротрофних прокаріотичних організмів. Завдяки їх діяльності утворилися поклади залізної руди, фосфоритів, графіту тощо. Фотосинтезуюча діяльність ціанобактерій привела до того, що наприкінці ери вміст кисню в повітрі мало відрізнявся від сучасного. Це дало змогу для розвитку енергетично економічного аеробного дихання, що відкрило дорогу до інтенсифікації обміну речовин і подальшої еволюції живих істот.

Протерозойська ера. У цю еру виникають еукаріоти, а пізніше — багатоклітинні організми, у тому числі й тварини з променевою чи двобічною симетрією. Життя існувало тільки в морях; постійних прісних водойм тоді ще не було. Суходіл являв собою мертву пустелю. Залишки перших еукаріот, подібних до сучасних джгутикових, відомі починаючи з середини ери; у викопних мулах та стінках строматолітів знайдено ходи, які, безумовно, були зроблені якимись багатоклітинними тваринами. Однак багата фауна безхребетних розвивається лише наприкінці протерозою — у венді.

Вендський період був досить теплим; існував єдиний суперконтинент, оточений мілководними морями, де переважно й мешкали тварини. Фауна венду характеризується досить великими (до метра завдовжки чи в діаметрі) за розмірами тваринами без будь-яких скелетних утворів або черепашок. Відсутність багатоклітинних некрофагів призвела до того, що залишки цих організмів добре збереглися у скам'янілому мулі у вигляді відбитків. З цього періоду відомо багато залишків особливих багатоклітинних водоростей (вендотеніди), ймовірно, зелених, які складали багату харчову базу для рослиноїдних тварин.

Близько 2/3 фауни венду складали різноманітні кишково-порожнинні з класів Scyphozoa та Hydrozoa, а також відомі

лише з цього періоду представники класів Cyclozoa, Inordozoa та Trilobozoa, які описані в першій книзі трьохтомного видання підручника.

Повзаючих, плаваючих чи сидячих вендських безхребетних з двобічною симетрією за браком даних про їх будову важко віднести до відомих систематичних груп: це так звані проблематики венду. Серед них були несегментовані й сегментовані форми; у деяких з останніх був добре розвинений головний відділ та нечленисті кінцівки. На межі венду та кембрію єдиний суперконтинент розпався на окремі платформи, що призвело до майже повної загибелі вендської біоти. У нових умовах морські мілководдя стали осередками розвитку наступної, кембрійської, фауни.

Палеозойська ера. Це час виникнення всіх типів та класів безхребетних; життя опановує прісні водойми та суходіл. Виняткове значення в історії розвитку безхребетних має кембрійський період.

Для безхребетних кембрійської фауни надзвичайно характерне виникнення захисних структур (черепашок) або захисно-рухових систем (скелетів). На відміну від сучасних видів, скелет у яких переважно вапняковий, у кембрії були поширені, поряд з вапняковими, і фосфатні скелети (наприклад, у кембрійських *Brachiopoda*; з їхніх залишків складаються поклади фосфоритів в Естонії тощо). Залишки кембрійських тварин знаходять в усіх частинах світу, однак найкраще збережені скам'янілі тварини відомі зі сланців Берджис у Канаді; американські вчені зробили багато достовірних реконструкцій цих організмів; деякі з них будуть розглянуті далі.

Єдиний вендський суперконтинент у кембрії розпався на великий материк південної півкулі — Гондвану та кілька північних материків — Європейський, Сибірський, Китайський та Північноамериканський. До складу Гондвани входили Південна Америка, Африка, Аравія, Південно-Східна Азія, Австралія та Антарктида.

У кембрії життя концентрувалось на мілководдях, де температура води була в межах 25—35°C. Багата флора придонних зелених та червоних водоростей і добре розвинений фітопланктон складала харчову базу тварин. Вже з раннього кембрію відомі найпростіші — форамініфери та радіолярії. Кембрійські форамініфери мали однокамерну аглютиновану дископодібну черепашку (рід *Lukatiella*), а радіолярії — простий сферичний скелет з двоокису кремнію. Цікаво, що кембрійські радіолярії, на відміну від сучасних, мешкали лише на мілководді — один з доказів того, що в цей період глибини океану ще не були освоєні живими організмами. 3

губок домінували археоціати, які поряд зі строматолітами утворювали рифи; відомі також численні знахідки спікул Demospongiae. У ранньому кембрії з'являються перші рецептакуліти, що належали до особливого класу Radioscyatha.

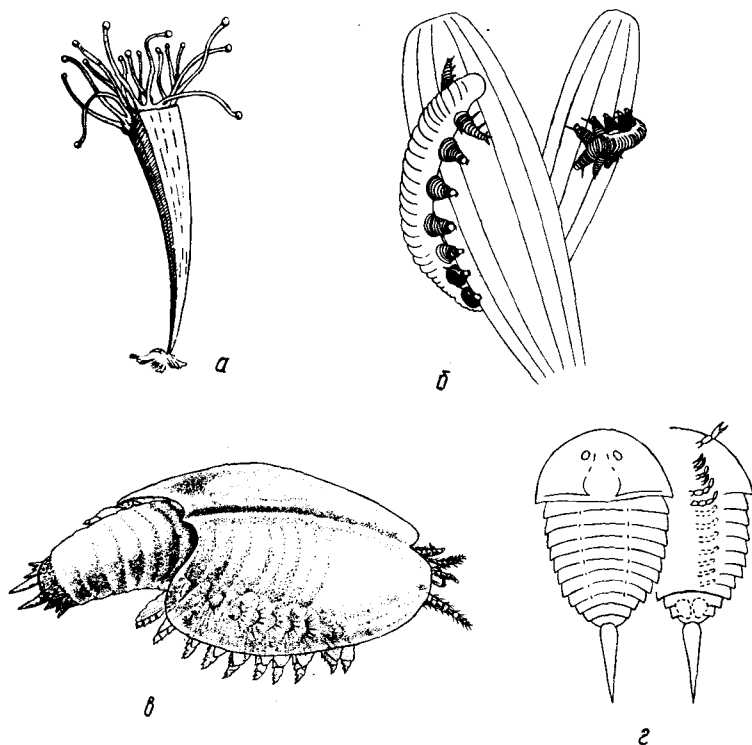


Рис. 239. Реконструкції представників кембрійської фауни:
 а — *Archaeoconularia* (клас Scyphozoa, підклас Conulata); б — *Aysheia* (тип Onychophora); в — *Canadaspis* (клас Malacostraca); г — *Aglaspella* (клас Xyrosura)

На відміну від венду, кишковопорожнинні в кембрії нечисленні. Це група поліпів Hydrozoopozoa, залишки яких являють собою невеликі (кілька міліметрів) порожнисті конуси, та окремі відбитки сифонофор та сцифомедуз, а також пірамідальні скелети сидячих сцифоїдних поліпів з окремого підкласу Conulata (рис. 239, а). Нещодавно в США та Росії (у Східних Саянах) знайдено залишки кембрійських видів ряду Hydrida.

Приаптуліди відомі починаючи з середнього кембрію; вони нічим не відрізнялись від сучасних, сягали значної видової різноманітності та, ймовірно, займали ту саму адаптаційну

зону, що й зараз — бентосні риючі хижачки. Добре відомі трубки сидячих поліхет та кілька представників *Eggantia*, наприклад *Canadaia*. З середнього кембрію відомий єдиний викопний представник *Onychophora* — *Aysheaia pedunculata* (рис. 239, б), який, ймовірно, живився губками; яким чином і коли оніхофори вийшли на суходіл, невідомо.

У морях мешкає багато членистоногих. Це, по-перше, різноманітні зябродишні. Усі вони жили на мілководді морів: щитні (*Notostraca*), вусоногі (*Cirripedia*), черепашкові рачки (*Ostracoda*) та один представник *Malacostraca*, що належить до викопного ряду *Archaeostraca* — *Canadaspis* (рис. 239, в). З раннього кембрію відомо близько 50 видів трилобітоподібних; на кінець періоду вони досягли значної видової різноманітності, освоїли різні адаптаційні зони та стали однією з домінуючих груп. З хелцерових знайдено мечохвостів, які належали до особливого кембрійського ряду *Aglaspida* (рис. 239, г).

Багато форм членистоногих, знайдених переважно в сланцях Берджис (Канада), не належить до жодного з відомих класів. Розглянемо найцікавіші з них.

Marrella splendens (рис. 240, а) — бентосна тварина до 2 см завдовжки, сегментацією тіла нагадувала трилобітів, але на відміну від останніх мала на голові дві пари напрямлених назад загострених відростків; сегменти її тулуба не мали

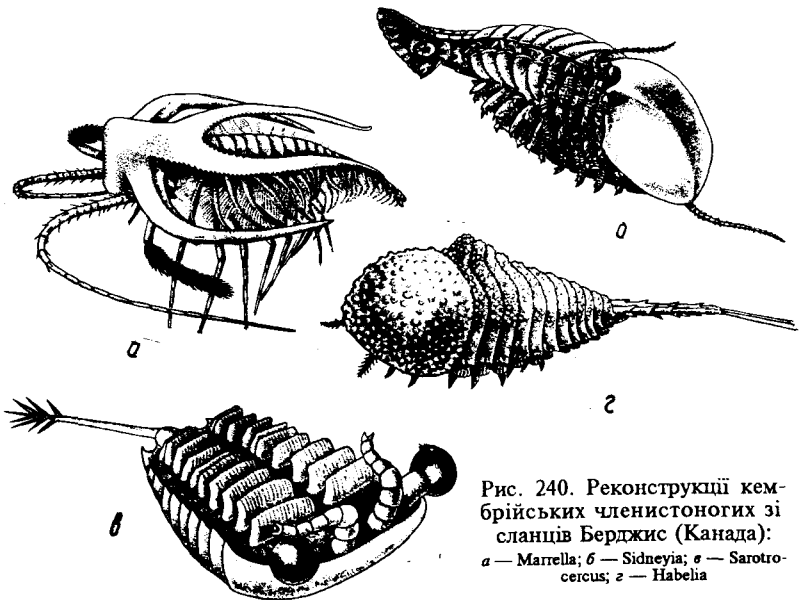


Рис. 240. Реконструкції кембрійських членистоногих зі сланців Берджис (Канада):

а — *Marrella*; б — *Sidneyia*; в — *Sarotrocercus*; г — *Habelia*

характерних для трилобітів бічних виростів. Канадські вчені запропонували виділити для цього виду окремий клас — *Marrellomorpha*, близький до *Trilobitomorpha*.

Sidneyia (рис. 240, б) мала великі розміри (до 20 см); подібно до річкового рака повзала по дну й плавала. Її широке плоске тіло складалося з протоцефалона, тулуба та хвостової частини. З боків протоцефалона розташовувались парні очі та багаточленикові антени; кінцівки тулуба були одноглілястими з жуйними відростками; п'ять пар задніх кінцівок були коротші за передні і мали зяброві вирости. Хвостова частина складалась із трьох сегментів без кінцівок та лопатеподібного тельсона.

Sarotrocercus (рис. 240, в) — тварина, що плавала на спині. Тіло її складалося з протоцефалона, тулуба та шипоподібного тельсона з кількома голками на кінці; тулубні кінцівки перетворені на гребені пластинки.

Habelia (рис. 240, г) — бентосна тварина з широким, опуклим зверху тілом, що складалося з голови, вкритого товстим шипуватим панцирем тулуба та вузької хвостової частини з шипами.

З початку кембрію відомі такі групи молюсків, як моноплакофори, гастроподи, двостулкові (під *Fordilla*), стенотекоїди, ксеноконхії, хіоліти. Головоногі з'являються в середньому кембрії; вони мали конічну черепашку та належали до особливого ряду наутилоїдей — *Plectronoceratida*. *Brachiopoda* (як замкові, так і беззамкові) відомі починаючи з раннього кембрію, а наприкінці періоду стають рифоутворювачами та домінують у морях разом із трилобітами. З кембрію відомі також і фороніди. У кембрійських відкладах знайдено трубки якихось бентосних тварин, яких було названо *Sabelliditida*. Тривалий час їх вважали близькими до сидячих *Polychaeta*, однак сучасні дослідження показали, що насправді це трубки *Rogonophora*. У кембрії були досить поширені як сидячі, так і повзаючі *Echinodermata*, що належали до восьми класів. Із сидячих (підтип *Crinozoa*) відомі лише представники вимерлого ряду *Eocrinoidea*, з повзаючих — *Edrioasteroidea* та *Notoluthoidea*, а також представники ще деяких маловідомих вимерлих наприкінці періоду класів. У середньому кембрії з'являються й представники *Hemichordata* з класу *Pterobranchia*, представлені бентосними та псевдопланктонними колоніями.

Велика кількість кембрійських видів належить до проблематиків, наприклад хіоліти, яких все ж більшість дослідників вважає особливою групою молюсків. Нижче наводяться найцікавіші з проблематиків, які не мають аналогів ні серед викопних, ні серед сучасних (рецентних) таксонів.

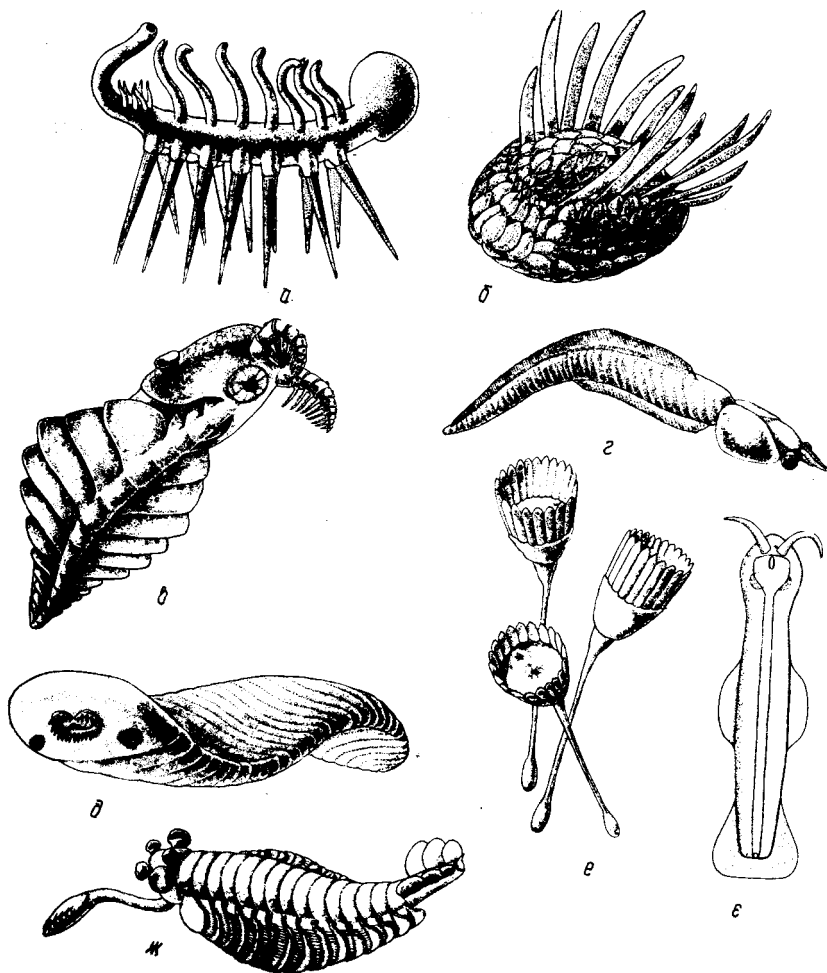


Рис. 241. Реконструкції тварин-проблематиків кембрію:

a — *Hallucigenia*; *b* — *Wiwaxia*; *c* — *Anomalocaris*; *z* — *Nectocaris*; *d* — *Odontogriffus*; *e* — *Dinomischus*; *e* — *Amiskwia*; *ж* — *Opabinia*

Hallucigenia (рис. 241, *a*) — бентосна тварина 3—5 см завдовжки з м'яким нечленистим тілом. Голова сферична, без будь-яких придатків чи отворів; тулуб циліндричний з сімома парами нечленистих кінцівок-«ходуль» та такою самою кількістю м'яких трубок, направлених догори; хвостова частина у вигляді видовженої трубки з отвором.

Wiwaxia — невеликі (5—6 см завдовжки) бентосні повзаючі тварини овальної форми з пласкою нижньою та опуклою

верхньою сторонами. Нечленисте тіло зверху вкрите листо-подібними лусочками, серед яких виділяються два поздовжніх ряди ножеподібних жорстких утворів, напрямлених догори (органи захисту).

Anomalacaris — плаваючі тварини; описано два види цього роду, які досягали значних розмірів (70—100 см завдовжки). Тіло їхнє складалося з голови й тулуба. Голова мала вигляд суцільної капсули з парою великих очей на коротеньких стебельцях та парою багаточленикових щупалець, кожен членик яких мав пару видовжених виростів із гострими щипами. Вважають, що щупальцями тварина захоплювала їжу і спрямовувала її у рот, оточений диском, на якому розташовувались кілька рядів хітинових зубців. Видовжений плесканий тулуб мав слабо виражену сегментацію та ніс кілька пар бічних нечленистих м'яких лопатей, які утворювали гребний апарат.

Nectocaris — тварина, тіло якої складалося з головного та тулубного відділів без кінцівок. Голова з видовженими бічними лопатями мала одну-дві пари коротеньких загострених на кінці щупалець та пару очей. Сплющений з боків видовжений тулуб складався приблизно з сорока сегментів, мав довгий спинний та короткий черевний плавці.

Odontogriphus — тварина, яка мала близько 8 см завдовжки і вигляд широкого сплющеного в дорзовентральному напрямку черва. Тіло складалось із напівкруглої голови та членистого (близько 30 сегментів) тулуба, позбавленого будь-яких кінцівок. Знизу голови була розташована пара сенсорних органів у вигляді конічних заглибин та рот, оточений V-подібним рядом конічних виростів.

Dinomischus — сидячі тварини завдовжки 4—5 см. Тіло складалося з чашечки та стебельця. Диск чашечки був оточений нерозгалуженими пелосткоподібними утворами, які щільно з'єднувались між собою бічними краями. Посередині диску містився рот, трохи збоку від нього — анальний отвір.

Amiskwia була плаваючою твариною завдовжки близько 4 см, зовні дещо подібною до *Chaetognatha*, але без характерних для них щелеп та капора. Нечленисте, з м'якими тонкими покривами тіло складалося з голови та тулуба. На голові була розташована пара щупалець; тулуб мав пару бічних плавців та широкий горизонтальний хвостовий.

Orapinia — плаваюча хижа тварина. Вона мала червоподібне тіло, яке складалося з суцільної голови, багатосегментного тулуба та заднього відділу з трьох сегментів. На голові були розташовані п'ять очей та довгий, напрямлений уперед хоботок, який мав вигляд гнучкої циліндричної трубки, а на кінці були дві лопаті з довгими голками на внутрішніх

поверхнях. Можливо, тварина хоботком захоплювала їжу, потім він згинався і подавав її до рота. Сегменти тулуба мали бічні пластинчасті вирости із зябрами, а сегменти хвостового відділу — по парі округлих пластинок, напрямлених вгору і вбік; ймовірно, цей відділ грав роль руля при плаванні. Непочленовані кінцівки та наявність гнучкого хобота, який, мабуть, мав гідравлічний принцип дії, свідчать про відсутність екзоскелета в цієї тварини.

Наприкінці кембрійського періоду відбуваються зміни обрисів материків, опускання морського дна тощо, що зумовило часткову руйнацію екосистем та вимирання ряду груп: поліпів Hydrozozoa, мечохвостів ряду Aglaspida, стенотекоїдів; повністю зникають проблематики кембрію, майже цілком — археоціати.

Ордовицький період характеризується тим, що живі організми освоїли всі глибини Світового океану та прісні водойми. У геологічному відношенні це був період переважання морів над суходолом; він був такий самий теплий, як і кембрій. Значно збільшується чисельність та різноманітність форамініфер і радіолярій; вони стають породоутворювачами. Дуже поширені звичайні й скляні губки. Досягають розквіту рецептакуліти, які беруть участь у рифоутворенні поряд із кораловими поліпами підкласів Tabulata, Heliolithoidea та гідроїдними поліпами підкласу Stromatoporoidea (колоніальні форми, які відрізнялись масивним вапняковим скелетом особливої будови, рис. 242).

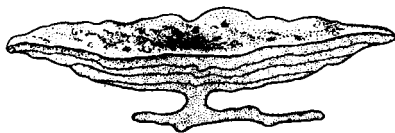


Рис. 242. Зовнішній вигляд колонії Stromatoporoidea (клас Hydrozoa) з ордовику

У прісних водоймах з'являються перші Oligochaeta. З членистоногих починається розквіт Trilobitomorpha; мечохвости представлені особливим рядом Chasmataspidida. У прісних водоймах з'являються велетенські (до 2—3 м завдовжки) хижі хеліцерові з ряду Eurypterida. Ракоподібні представлені тими самими групами, що й у кембрії. Серед моллюсків з'являються ряд Mesogastropoda з черевоногих, клас Scaphopoda, кілька рядів двостулкових. Дуже швидкими темпами йде еволюція головоногих: процвітають Nautiloidea, з'являються Orthoceratoidea, велетенські Endoceratoidea та Actinoceratoidea. У всіх них черепашки були прямими.

Brachiopoda в цей період були однією з домінуючих груп. У ранньому ордовику в морях та прісних водоймах з'являються та дуже поширюються протягом періоду моховатки (Bryozoa). Спостерігається справжній розквіт голкошкірих:

відомо близько 20 класів, у тому числі всі сучасні. Відомо багато видів крилозьябрових (граптоліти), серед яких були бентосні, псевдопланктонні та планктонні форми.

Наприкінці періоду внаслідок геологічних і кліматичних змін вимирають деякі групи трилобітів, головоногих (Endoceratoidea) та голкошкірих.

Силурійський період характеризується появою перших наземних прибережних екосистем. Знижується різноманітність та чисельність рецептакулітів. З'являються вапнякові губки. Крім табулят, строматопорат та геліолітоїдей, помітну роль у рифоутворенні починають грати ругози. З'являються морські пера (Pennatulacea). Мечохвости представлені сучасним рядом Limulida. Чисельність та різноманітність Trilobitomorpha знижується. У зв'язку з виходом на суходіл перших наземних рослин — риніофітів — виникають наземні екосистеми, в яких із безхребетних мешкають олігохети та скорпіони. У морях із молосків з'являються Tentaculita, продовжують існувати майже всі ті самі підкласи головоногих, що й в ордовиці; з'являються види зі спіральною черепашкою. Силур — час розквіту морських лілей. Наприкінці періоду зникає більшість граптолітів.

Це теплий період, що характеризувався переважанням моря над суходолом. У північній півкулі кілька окремих платформ з'єдналися в єдиний материк Лавразія.

Девонський період характеризується подальшим освоєнням живими організмами суходолу, в тому числі й безхребетними. Значні зміни у фауні спостерігаються і в морях. У цей період досягли значного розвитку деякі групи форамініфер з аглютинованими та вапняковими черепашками. З'являються реброплави. Рифоутворювачами були строматопорати, табуляти та ругози; вимирають геліолітиди. Видова різноманітність трилобітів значно знижується, з'являються морські павуки — Pantopoda. Серед зябродишних з'являються два ряди Branchiopoda: Conchostraca та відомий лише з девону Lipostraca, представлений одним родом — Lepidocaris.

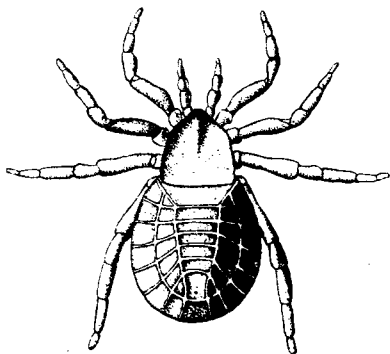


Рис. 243. Панцирний павук Scolopendromorphus hindi з карбону

Із цього періоду відомі кліщі та особливий ряд панцирних павуків (Soluta, рис. 243), тіло яких, на відміну від сучасних, було вкрите товстим хітиновим спинним щитом. На суходолі з'яв-

ляються перші трахейнодишні — ряд *Collembola* з класу *Entognatha*. У девоні відбувається бурхливий розвиток головоногих зі спіральною черепашкою (*Nautiloidea*). З'являється підклас *Vactritoidea* з прямою черепашкою, від якого виникають *Ammonoidea* та перші *Belemnitida*. Наприкінці періоду вимерли тентакуліти та багато класів голкошкірих (карпоїдеї, морські пухирі тощо); продовжується розквіт морських лілей.

Протягом девону горотворчі процеси змінювались наступом моря, однак загалом наприкінці періоду існували два великих материки: північний — Атлантия та південний — Гондвана, що зумовило різку зональність клімату.

Кам'яновугільний період (карбон) відомий насамперед як час виникнення справжніх комах (*Ectognatha*), що пов'язано з освоєнням живими організмами більшої частини суходолу. Перші комахи відомі з середнього карбону. Це, з одного боку, первиннобезкрилі (ряд *Machilida*), з іншого — кілька рядів крилатих комах. Найпримітивнішим із них був ряд *Protoptera*. Це були комахи з гризучими ротовими органами, двома парами крил із сітчастим жилкуванням; розвиток, ймовірно, відбувався по типу архіметаболії. Вони мешкали на деревах та живились генеративними органами (спорангіями спорових чи стробілами голонасінних). Вважають, що від протоптер походять усі інші крилаті комахи; саме цей ряд вимер у другій половині карбону. Види ряду *Caloneurida* були більш спеціалізовані порівняно з попереднім рядом: мали видовжене тіло й довгі ноги. Вони також живились генеративними органами деревних рослин, однак відкладали великі за розмірами яйця. Це свідчить про ембріонізацію розвитку, який у калоневрид, ймовірно, мав характер геміметаболії. Види ряду *Dictyoneurida* мали колочо-сисний ротовий апарат та досить великі розміри (до 40 см у розмаху крил). Вони висмоктували вміст спорангіїв; це були предки клопів, рівнокрилих та деяких інших сучасних груп. У середньому карбоні виникли й такі хижаки, як бабки (*Odonata*). Деякі з них досягали 70 см у розмаху крил. Цікаво, що личинки бабок карбону вели наземний спосіб життя. У пізньому карбоні кількість рядів комах значно збільшується. Це пояснюється тим, що комахи почали житись рослинним опадом. З другої половини періоду відомо багато мешканців підстилки та поверхні ґрунту — детритофагів, що належали до рядів тарганових (*Blattoidea*), грилоблатид (*Grylloblattida*) (ці комахи живуть і в наш час; нагадують тарганів, однак передні крила не перетворені на надкрила) та деяких викопних груп. З кінця періоду відомі прямокрилі (*Orthoptera*),

представлені на той час особливими групами хижаків. Усього на кінець карбону відомо 15 рядів комах. Цікаво, що у викопних комах знайдено залишки паразитичних плоских червів, ймовірно, трематод. З цього часу відомі й ківсяки (*Diplopoda*).

У ґрунті та підстилці були поширені сапробіонтні кліщі підряду *Acariiformes*; більш спеціалізовані форми (фітофаги, хижаки, паразити тощо) появились значно пізніше. У карбоні виникають деякі групи хижих павукоподібних: справжні павуки (*Aranei*) (панцирні павуки вимирають наприкінці періоду), косарики (*Opiliones*), несправжні скорпіони (*Pseudoscorpiones*), сольпуги (*Solifugae*) та особливий карбоновий ряд *Phalangiolarbi*.

У цей час суходіл освоїли і черевоні моллюски — виникає підклас легеневих (*Pulmonata*).

Досить великі зміни відбуваються і в населенні морів. Серед форамініфер з'являється і досягає розквіту підряд *Fusulinida* з вапняковими багатокамерними веретеноподібними черепашками складної будови до 20 мм завдовжки; їх залишки утворили так звані фузулінові вапняки. Серед губок домінують представники ряду *Tetraxonida*; знайдено спікули прісноводних форм із ряду *Cornacuspongida*, що нагадують сучасних. На початку періоду вимирають останні *Resertaculita*. З коралів домінують *Tabulata* та *Rugosa*, а чисельність *Stromatorogata* різко падає. Знайдено залишки *Nemathelminthes* та *Chaetognatha*.

З трилобітів зберігається лише один ряд *Ptychopariida*. Серед зябродішних з'являються клас *Cephalocarida*, ряди *Anostraca* та *Mysidacea*. Представники цих рядів перші серед ракоподібних перейшли до планктонного способу існування.

Наприкінці періоду з'являються *Opisthobranchia*; двостулкові моллюски за чисельністю та видовою різноманітністю значно поступаються *Brachiopoda*. Виникають ксеноконхії. Серед головоногих домінують форми зі спіральною черепашкою з підкласу *Nautiloidea*; також досить поширені *Vacritroidea* і *Ammonoidea*; вимирають *Orthoceratoidea*, *Actinoceratoidea* та деякі інші.

Різноманітність беззамкових *Brachiopoda* зменшується, переважають замкові. Серед голкошкірих домінують *Criboidea*, *Blastoidea* та архаїчні форми *Echinoidea*. Протягом періоду вимирає ряд класів голкошкірих.

Ранній та середній карбон відрізнявся м'яким кліматом та переважанням моря над суходолом; у пізньому карбоні море відступає, клімат стає суворішим; відзначено часткове зледеніння Гондвани. Лавразія та Гондвана зближуються.

Пермський період — час повного освоєння живими організмами суходолу та становлення сучасних меж біосфери. Основу рослинності становили вищі спорові та голонасінні. Це період бурхливої адаптивної радіації комах; личинки багатьох груп (одноденки, бабки, веснянки тощо) освоюють прісні водойми. У цей період виникають одноденки (*Ephemeroptera*) з перетворенням типу архіметаболії; багато рядів комах з неповним перетворенням (сіноїди — *Psocoptera*, рівнокрилі — *Homoptera*, трипси — *Thysanoptera* та ін.); виникають комахи з повним перетворенням (ряди твердокрилі — *Coleoptera*, сітчастокрилі — *Neuroptera*, волохокрильці — *Trichoptera* тощо). Вимирають деякі ряди кам'яновугільного періоду (*Caloneurida*, *Dictyoneurida* та ін.). Наприкінці перму було відомо 26 рядів комах, з яких 20 існують і досі.

Серед комах-фітофагів у цей період переважали форми з колючо-сисними ротовими органами; досить численні групи з гризучим ротовим апаратом, які живились переважно генеративними органами рослин та пилком; листогризучі пермські комахи невідомі. Існувало багато видів, що живились опалим листям, а також гнилою деревиною (жуки). Серед пермських комах відомі й хижаки, що належали до різних рядів.

У морях продовжували домінувати фузулініди, які, однак, повністю вимерли наприкінці періоду. Основними рифоутворювачами були коралові поліпи *Tabulata* та *Rugosa*, які також вимерли в кінці періоду; у рифоутворенні брали участь і *Bryozoa*, *Spongia* тощо. Із *Malacostraca* з'являються ряди *Euphausiacea* та *Decapoda*.

Протягом періоду вимерли останні трилобіти та *Euryptera*. У водоймах зростає різноманітність черевоногих із ряду *Mesogastropoda* (підклас *Prosobranchia*) та *Opisthobranchia*. З головоногих поширені *Nautiloidea*, *Ammonoidea* та *Belemnitida*. Вимирають хіоліти. Значно зменшується кількість видів моховаток внаслідок вимирання поширених у палеозої рядів — *Cryptostomata*, *Cystoporida* та *Rhabdomezozonida*; також падає чисельність плечоногих, бо в кінці періоду вмирає ряд *Produtida*, а видова різноманітність інших таксонів значно знижується.

У середині періоду дуже сильно зменшується різноманітність і чисельність морських лілей та вимирають *Blastoidea*; інші класи голкошкірих трапляються досить рідко.

Протягом пермського періоду існували два суперконтиненти — північний (Лавразія) та південний (Годвана), які наприкінці цього періоду утворили єдиний суперконтинент — Пангею. Це спричинило загальне похолодання та різку при-

родну зональність; значна частина суходолу мала помірний або холодний клімат; натомість в екваторіальній області чітко виділялись субтропічний та тропічний пояси.

Мезозойська ера. Ця ера в еволюції безхребетних відзначається тим, що впродовж її сформувалась більшість сучасних рядів та значна частина родин і родів у різних групах.

Тріасовий період характеризується значними змінами як серед наземних, так і серед водяних безхребетних. У цей час з'являються такі відомі ряди комах, як напівтвердокрилі (Hemiptera), паличники (Phasmoptera), двокрилі (Diptera) та перетинчастокрилі (Hymenoptera). Вимирає кілька палеозойських рядів. Трофічні зв'язки комах стають різноманітнішими. З фітофагів переважають сисні форми (клопи та рівнокрилі), однак з'являються і листогризучі — паличники та деякі прямокрилі. Більшість комах із гризучим ротовим апаратом живилась, як і в пермі, генеративними органами та пилюком рослин (сітчастокрилі, перетинчастокрилі, жуки). Основними детритофагами були різноманітні таргани, в гнилій деревині розвивались личинки двокрилих і жуків. Хижаками були личинки сітчастокрилих, більшість прямокрилих, бабки і жуки. Прісні водойми освоїли личинки волохокрильців, бабок, одноденок, веснянок; з'являються водяні клопи та жуки.

У морях мешкали кілька рядів форамініфер, які в цей період не досягали високої чисельності. У цей час з'являється ряд Leptolida (клас Hydrozoa); винятково важливою є поява мадрепорових коралів (ряд Scleractinia), які, однак, були ще нечисленні. Вимирають конуляти — особливий підклас сцифоїдних. Основними рифоутворювачами були строматопорати та губки. З'являються нові групи ракоподібних — Coelopoda, Isopoda та Tanaidacea; Decapoda досягають досить великої різноманітності. Вимирає ряд Archaeostraca, відомий починаючи з кембрію. Чисельність і видова різноманітність Brachiopoda різко зменшується з кінця тріасу, і до нашого часу вони займають другорядне місце в морських екосистемах та мешкають на значних глибинах. Натомість двостулкові молюски освоюють мілководдя морів та прісні водойми: починається їх розквіт, який триває й до нашого часу. Серед головоногих різко падає чисельність наутилоїдів, вимирають бакритоїдеї, натомість спостерігається розквіт амоноїдів та белемнітів.

У тріасовий період існував єдиний суперконтинент — Пангея, з численними внутрішніми прісно- та солонowodними басейнами; клімат тоді був дуже суворим; крім тропічних і субтропічних регіонів були зони помірного й холодного клімату.

В юрський період продовжується адаптивна радіація комах. З'являється ряд вухверток (*Dermaptera*). Комахи відіграють усе більшу роль у деструкції рослинних решток. З'являються перші споживачі деревини тільки-но загиблих рослин: рогахвости з перетинчастокрилих та жуки-златки. Личинки двокрилих комах (так звані грибні комарикки — *Mycetophiloides*) заселили плодові тіла шляпкових грибів. З'являються паразитичні комахи — їзці та деякі інші перетинчастокрилі; їх хазяями були переважно інші види комах. Серед фітофагів поширені не тільки сисні, але й листогризучі, представлені пильщиками з перетинчастокрилих. Хижі види відомі серед прямокрилих (домінуюча форма хижаків), личинок сітчастокрилих, скорпіонових мух, деяких двокрилих та жуків; високої різноманітності досягають бабки, представлені двома сучасними та одним вимерлим наприкінці періоду підрядами. У прісних водоймах мешкають личинки багатьох рядів комах (одноденки, бабки, двокрилі, волохокрильці та ін.), клопи та жуки; усі вони були хижаками, що жились переважно різноманітними ракоподібними, дуже поширеними в прісних водоймах (переважно *Conchostraca* та *Copepoda*).

З юрського періоду відомі перші залишки *Zoomastigophorea*, *Phytomastigophorea* та *Ciliophora*. У морях знайдено медуз із сучасних рядів *Semeostomea* та *Cubomedusae*. Головними рифоутворювачами періоду були вапнякові губки, строматопорати, моховатки і мадрепорові корали, для яких почався період розквіту.

У морях достатньо поширені як бентосні, так і планктонні ракоподібні. Спостерігалась значна видова різноманітність двостулкових та черевоногих молосків. Дуже численні амоноїдеї (бентосні й плаваючі форми); ці хижакки мешкали в прибережних водах на глибинах, що не перевищували 200 м. З наутилоїдей залишається лише один ряд — *Nautilida*, представлений багатьма видами. Белемніти — плаваючі хижакки океанських просторів — досягають найбільшої різноманітності; у цей період від них виникли кальмари та каракатиці. Амоноїдеї — також одна з домінуючих груп.

Продовжується скорочення числа видів *Brachiopoda*, вмирає багато груп цих тварин, і на кінець періоду об'єм типу нагадує сучасний, залишаються три ряди: *Lingulida*, *Craniida*, *Terebratulida*. Серед голкошкірих домінують правильні морські їжаки, однак відомі й неправильні; виникає три ряди цих тварин, які існують і зараз.

Клімат юри був тепліший, ніж клімат тріасу; це був час розпаду Пангеї спочатку знову на Лавразію та Гондвану, а потім — на дрібніші континенти (наприклад, відділення від

Гондвани Австралії). Були поширені континентальні мілководні теплі моря.

Крейдяний період характеризується насамперед біоценотичною кризою, яка відбулась у середині крейди та охопила наземні й прісноводні екосистеми. Її причиною була зміна екосистем, основою яких були мезозойські голонасінні (*мезофіт*), угрупованнями, створеними покритонасінними та деякими групами хвойних (*каїнофіт*). Це призвело до вимирання під час кризи значної кількості таксонів тварин. Це вимирання, пов'язане зі зникненням місць існування, не було компенсоване виникненням нових таксонів і знизило кількість родин комах приблизно на 10 %. Під час формування нових екосистем з покритонасінними йшли процеси паралельної еволюції комах і квіткових рослин, що призвело до значного зростання кількості таксонів комах. Вимерли передусім групи фітофагів, що жились мезозойськими голонасінними, їх паразити та хижаки. Натомість у пізній крейді починається розвиток комах-запилувачів: деяких груп жуків, бджолиних з перетинчастокрилих, вищих мух; у цей час з'являються метелики (*Lepidoptera*), личинки яких живляться переважно листям та іншими органами квіткових і хвойних; виникають суспільні комахи, найважливішими з яких були терміти (*Isoptera*) та мурашки (*Formicoidea*); вони відігравали дуже важливу роль у ґрунтоутворенні, а терміти, крім того, — ще й в початкових стадіях деструкції мертвої деревини. З'являються богомоли — спеціалізовані хижаки, кровососи та паразити хребетних — мокреці з двокрилих (*Ceratopogonidae*), воші (*Anoplura*) та блохи (*Aphaniptera*). Комплекс водяних комах ранньої крейди подібні до юрських; у пізній крейді спостерігається різке збіднення фауни водяних комах внаслідок змін характеру самих водойм; поряд із хижакками з'являються й фільтратори (личинки багатьох двокрилих тощо). Слід сказати, що в другій половині крейди закінчилось формування всіх рядів комах, які представлені й у сучасній фауні. З цього періоду відомі також перші *Tardigrada*.

У морях з'являються нові групи форамініфер (*Heterohellicida*, *Nummulitida*), які поряд з більш давніми таксонами (*Rotaliida*, *Lagonida*, *Bulimulida*) досягають дуже високої чисельності та видової різноманітності; залишки їх черепашок утворюють поклади крейди, від якої й пішла назва періоду. Усі ці таксони існують і в наш час. Рифоутворювачами були ті самі групи, що і в юрський період.

Серед черевоногих моллюсків виникає ряд *Neogastropoda* (передньоязброві); продовжується утворення нових таксонів *Pulmonata*. Серед двостулкових досягає великої різноманітності ряд *Rudista*, який виник ще в пізньому юрі; вони

мешкали на мілководдях континентальних морів і вимерли наприкінці крейди. Інші групи *Bivalvia* досягли значної чисельності. Амоноїдеї досягають максимальної видової різноманітності в ранній крейді, а в пізній число їх таксонів зменшується, і вони повністю вимирають у кінці періоду. Домінують белемніти, які, однак, майже повністю зникають наприкінці крейди; досить поширені каракатиці та кальмари; виникають восьминоги. У кінці періоду вмирає понад 50 % рядів і родин морських їжаків.

Протягом періоду Лавразія та Гондвана розпадаються на окремі континенти; загалом площа суходолу була менша, ніж зараз, а клімат значно тепліший.

Кайнозойська ера. На початку цієї ери серед безхребетних існувало ще багато мезозойських груп; протягом її фауна стає дедалі ближчою до сучасної.

Палеогеновий період характеризується становленням сучасних груп комах на рівні підрядів та частково родин. Досягають розквіту всі групи запилювачів та сисні й гризучі фітофаги, які живляться будь-якими органами рослин, їх хижаків та паразити. Виникають різноманітні некро- та копрофаги, що живляться трупами і фекаліями ссавців та птахів (коротковусі двокрилі, жуки-гробаріки, гнойовики тощо). Комплекс кровососів збагачується мошками, москітами, кровосисними комарами, гедзьями; з'являються оводи. Прісноводні водойми освоюють квіткові рослини, що збільшує біопродуктивність цих екосистем; тому багато груп комах знову заселює ці водойми, і їх фауна стає подібною до сучасної.

У палеогені з'являються кровосисні іксодові кліщі та гамазові кліщі — переважно мешканці ґрунтів. З найпростіших з'являються черепашкові амеби (*Testacealobosia*). У морях із форамініфер найпоширеніші нумуліти; черепашки деяких з них досягали 16 см у діаметрі; поряд з ними високої чисельності досягають і інші групи, відомі з часів крейди; наприкінці періоду видова різноманітність форамініфер значно зменшується.

Вимирають строматопорати; основними рифоутворювачами, як і в наш час, були мадрепорові корали.

Серед ракоподібних виникають *Cladocera*, які відразу ж стають суттєвим компонентом планктону як прісних, так і морських водойм; з'являються також бокоплави (*Amphiroda*). Продовжується розквіт червононогих та двостулкових. Белемніти представлені лише однією родиною, яка вмирає наприкінці періоду; поширені також кальмари та каракатиці, трапляються й восьминоги. Починається новий розквіт морських їжаків.

Протягом періоду горотворчі процеси змінювались наступом морів, що призводило до змін клімату, який, однак, був тепліший ніж зараз. Існувало кілька континентів, наприклад, Атлантия (з'єднання Європи з Північною Америкою), Індія, Ангарія, Африка (без півночі, де було море), Південна Америка тощо.

Неогеновий період. Ще в кінці палеогену почали виникати трав'янисті біоценози (стеги тощо), які остаточно сформувалися в неогені. Ці екосистеми заселяли специфічні комплекси комах (хортобіонти). По-перше, це трав'яні групи, чільне місце серед яких зайняли саранові, та їх паразити і хижаки. По-друге, це копрофаги, некрофаги, кровососи і паразити степових ссавців та птахів. По-третє, в умовах різнотрав'я утворюються специфічні до певних рослин запилювачі, насамперед, бджолині.

У морях фауна безхребетних близька до сучасної: дуже знижується кількість нумулітів; зростає роль планктонних форамініфер, частина яких вимерла наприкінці періоду.

Протягом неогену обриси материків стають переважно подібними до сучасних; встановились кліматичні зони — від тундри до тропіків. Кожна з цих зон має свій комплекс специфічних видів, що привело до загального збільшення видової різноманітності наземних безхребетних. Протягом періоду спостерігалось кілька зледенінь, з яких саме значне було в Південній півкулі 11 млн років тому, коли більша частина Австралії, Нова Зеландія та Патагонія знаходились під шаром криги і були заселені наново після кінця зледеніння.

Антропогеновий період характеризується кількома зледеніннями та появою антропогенного фактора. Фауна безхребетних протягом періоду істотно не відрізняється від фауни кінця неогену. Господарча діяльність людини загрожує стійкості біосфери в цілому та веде до вимирання багатьох видів, у тому числі й безхребетних.

ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ НАЗВ

- Акразієві 1 37
Актинії 1 178, 179*
Актиноміксиди 1 70
Альціонарії *див.* Восьмипроменеві корали
Альціонації 1 174*
Амеба дизентерійна 1 35
— протей 1 35
Амеби 1 34, 35
— голі 1 33, 37
— справжні 1 33
— черепашкові 1 36, 37*
«Аміачні кальмари» 3 143
Амоніти 3 149
Амофіли 2 263
Ампулярія 3 99
Амфіліноїдеї 1 255
Анеліди 2 5
Антедоніди 3 235
Апікомплексні 1 51
Аполон 2 258
Апостоматиди 1 86
Аргонавт *див.* Паперовий кораблик
Археоцяти 1 132, 133*
Архітеутиси 3 143
Арцела 1 37
Аскарида людська 1 290*, 304
— свиняча 1 304
Аскарідиди 1 303
Аспідогастреї 1 232
Астерозої 2 266
Астеронікс 3 289, 290*
Атеканефрії 3 199
Аулодонти 3 262, 263*
Аурелія 1 163*, 164, 167
Афродити 2 27
- Бабки 2 251*, 252
— коромисла 2 251*
— красуні 2 252
— лютки 2 252
- стрілки 2 252
Багатогіллястокишкові 1 211, 212*
Багатоджгутикові 1 24, 31
Багатоклітинні 1 5, 7, 97, 102
— первинні 1 109
— справжні 1 141
Багатоніжки 2 163
Багатоустка жаб'яча 1 237*, 238
Багатошетинокві 2 7
Балантидій 1 87
Батинелові 2 143*
Бджола медоносна 2 263, 264*
Безвудечкові 3 199, 202
Безвусикові 2 183
Беззубка 3 36*
— лебедина 3 56
Беззубки 3 56
Безкишкові турбеларії 1 210*
Безногі 3 250, 251*
Безпанцирні 3 31*
Безпорожнинні 3 102
Безпояскові 2 7
Безчерепашкові 2 121*
Без'язики 3 98
Белемніти 3 149
Бертелінія 3 105*
Бичоносці *див.* Джгутикові
Білан капустяний 2 257
Бігінії 3 98, 99*
Блоха людська 2 261*
Блохи 2 261
Блощиця ліжкова *див.* Клоп постільний
Богомол звичайний 2 243*
Богомолів 2 243
Бодяги 1 130
Боконервові 3 21
Боконогі 3 248, 249*
Бокоплави 2 145, 146*
Борозенчасточереві *див.* Безпанцирні
Бродячі *див.* Поліхети

*Напівжирним шрифтом помічено номери томів, зірочкою — сторінки з малюнками.

- Ваблячі краби *див.* Краби ваблячі
 Вальватиди 3 280, 281*
 Вампір пекельний 3 143, 144*
 Вампіри 3 144
 Вампіроморфи 3 143
 Вапнякові губки 1 125*, 132, 134
 Венериди 3 61, 62
 Венерин пояс 1 196*, 197
 Венус-півник 3 63
 Веслоногі 2 130, 132*
 Вищі раки 2 139
 Відкритошелепні *див.* Комахи
 Війконосні, *або* інфузорії 1 75
 Війчасті черви 1 202
 Внутрішньопорошицеві 2 64, 65, 68
 Вовчок *див.* Капустянка
 Вогнівка болотяна 2 257
 — вошинна 2 257
 Волосинкороті 1 86
 Волосові 1 316*
 Волосоголовець 1 297*
 Волохокрильці 2 255*
 Вольвокс 1 22, 23*, 24
 Вольвоксові 1 22, 23, 24
 Восьминіг велетенський 3 111, 146
 — звичайний 3 146
 Восьминоги 3 145
 — безглавцеві, *або* справжні 3 145
 — плавцеві 3 145, 147
 Восьмипроменеві корали 1 174
 Воші 2 247
 — головна 2 247
 — лобкова 2 247
 — людська 2 247
 — одяжна 2 247*
 Вториннороті 3 203
 Вузечкові 3 194
 Вусоногі 2 125
 Вухаста медуза *див.* Аурелія

 Галіогіс 3 93*, 94
 Гарпактоїди 2 133, 134*
 Гастротрихи *див.* Черевовійчасті
 Гвоздичники 1 253*
 Гелзі 1 29; 2 258, 260
 Геліолітоїдеї 1 189*
 Геофіли 2 169, 170
 Геофілоподібні 2 168, 169*
 Гетерактинеліди 1 129
 Гідра 1 145*, 146*, 148*
 Гідри 1 158
 Гідроїдні 1 145
 Гідрокорали 1 157
 Гідроподібні 1 145
 Гіллястовусі 2 118, 119*
 Гіллястошупальцеві 3 246, 247*

 Гіменостоматиди 1 90
 Гірокотиліди 1 239
 Гломериди 2 178*
 Гнатостомуліди 1 216*
 Голкошкірі 3 216
 — викопні 3 293
 Головоногі 3 110, 111*
 Головохоботні 1 141, 308
 Голозязброві 3 103*
 Голороті 3 174
 Голотурії 3 236
 Голотурія чорна 3 248
 Голчасті 3 281*
 Горгонарії 1 175, 176*
 Горгоноголові 3 289, 290*
 Горіховидка тонка 3 54*
 Горіховидки 3 54
 Горіхотворка дубова 2 262
 Горошинки 3 60, 61*
 Горошинкові 3 60
 Гострик 1 303*
 Гребінець ісландський 3 60
 — приморський 3 59*
 — чорноморський 3 60
 Гребінчасті зірки 3 279
 Гребінчатороті 3 180
 Грегарини 1 53, 54*
 Грибкоподура 2 185
 Губка байкальська 1 130
 — бодяга 1 131
 — геодія 1 129*, 130
 — гіалонема 1 128
 — грещька *або* туалетна 1 130, 131*, 132
 — кошик Венери 1 128
 — келих Нептуна 1 130
 — морський апельсин 1 130
 — морський коровай 1 130
 — морські йоршики 1 130
 Губки 1 5, 113, 115*
 Губоногі 2 164
 Губороті 3 183

 Дактілогірус-спустошувач 1 238
 Двійчак парадоксальний 1 239
 Двокрилі 2 258, 259*
 Двопарноногі 2 173, 174*
 Двопередсердієві 3 93
 Двостулкові 3 35
 Двостулкові листоногі 2 116, 117*
 Двохвістки 2 185*
 Деревоточчі 3 63
 Десятиногі 2 156
 Джгутикові 1 17
 Дибка степова 2 246
 Дигенетичні присисні *див.* Трематоди

Диктіостелієві 1 39
Динофіліди 2 27, 33, 34*
Дипломонади 1 24, 30
Дискомедузи 1 166.
Дицієміди 1 5, 109, 138
Діадемові 3 262
Дідній 1 85
Діжкоподібні 3 250*
Дістіхопора фіолетова 1 157
Довговусі 2 246, 258
Дорилайміди 1 295
Дошовики 2 39*
Дрейсена бугська 3 63
— річкова 3 63*
Дрейсеніди 3 63

Евглена зелена 1 20
Евгленові 1 19
Евгліфа 1 42
Евриптерида 2 272, 273*
Енопліди 1 295
Еноплії 1 295
Еуфаузіївці 2 154, 155*
Ехінозої 3 236
Ехінокок 1 244*, 249, 252*
Ехіуриди 2 68, 69*

Єпископська шапка 3 101

Жалоносні 2 262
Живородка болотяна 3 98, 99*
Живородкові 3 98
Жорсткокрилі, *або* Жуки 2 252, 253*
Жук водолюб чорний 2 254
— колорадський 2 253*
— олень 2 254
— плавунець 2 253*
— хрущ травневий 2 253
Жуки вертячки 2 254
— водолюби 2 254
— вусачі 2 253
— гнойовики 2 253
— довгоносики 2 253
— златки 2 253
— ковалики 2 253
— короїди 2 253
— листоїди 2 253
— майки 2 253
— носороги 2 263
— плавунці 2 254
— сонечка 2 253
— труподіи 2 253
— туруни 2 253
— хлібні кузьки 2 253
— чорногільки 2 263

Задньозяброві 3 101
Звичайні губки 1 128
Зіркоофіури 3 290, 291*
Злитночереві 2 185
Змієвостки *див.* Офіури
Зоантарії 1 178
Золотоочки 2 254
Зооксантела 3 61
Зябродишні 2 88, 89, 90*
Зяброногі ракоподібні 2 114
Зяброхвості 2 134, 135*

Ізокреніди 3 232*
Іксод лісовий 2 280*, 306
— тайговий 2 305*, 306
Інфузорії *див.* Війконосні
Інфузорія тувелька 1 77, 78

Каланоїди 2 131
Кальмари неритичні (закритоокі) 3 141
— океанічні (відкритоокі) 3 141
Камародонти 3 262*
Камптозої 1 141; 2 64*
Капустянка 2 245*, 246
Каракатиці 3 140
— справжні 3 140
Кардіди *див.* Серцевидки
Китичники 2 177*
Китові воші 2 148
Кишководишні 3 205
Кишковопорожнинні 1 5, 141, 142
Ківсяки 2 179
— справжні 2 179
— тонкі 2 179
Ківсякоподібні 2 178*, 179
Кіленогі 3 97*
Кільчасті черви 2 5
Кінетопластиди 1 24, 25, 26
Кінетофрагмінофореї 1 85
Кіноринхи 1 313, 314*
Кістянкоподібні 2 171*
Клішненосні віслюки 2 151, 152*
Кліщ курячий 2 306
— мишиний 2 306
Кліщі 2 303
— акариформні 2 307*
— аргасові 2 306
— гамазові 2 306
— іксодові 2 305
— косарики 2 304
— павутинні 2 309
— панцирні 2 307*, 308
— паразитоформні 2 305*
— хлібні, *або* коморні 2 308
— чотириногі 2 309

Клоп 2 250*
— австрійська черепашка 2 250
— водомірка 2 251
— водяний скорпіон 2 251
— гладун 2 251
— маврська черепашка 2 250
— постільний 2 250*
— ранатра 2 251
— шкідлива черепашка 2 250*
Кокшиди 2 249*
Кокцидії 1 56, 57
Колеболо *див.* Ногохвістки
Колоїдеї 3 140
Коловертки 1 5, 141, 261, 263*, 265*
Коловійчасті 1 91
Колочоголові *див.* Скреблянки
Комар малярійний 2 259*
Комарі галиці 2 260
— дзвінци 2 258
— кровосисні 2 258
Коматуліди 3 234*
Комахи 2 186
Комірцеві джгутикові 1 24, 25
Конволюти 1 211
Коник зелений 2 246*
Коники 2 246
Конуси 3 100*, 101
Конхостраки *див.* Двостулкові листоногі
Копелоди *див.* Веслоногі
Корабельний черв 3 37, 64*
Коралові поліпи 1 168
Коренеголові 2 129
Корененіжки 1 33
Коренерот, *або* Звичайна ризостома 1 167
Коренероти 1 163
Коренероті медузи 1 167
Корономедузи 1 166
Коропоїди *див.* Зябровости
Коростяний свербун 2 307*, 308
Коротковусі 2 246, 258
Косарики 2 296, 297*
Котушка рогова 3 106*
Котушки 3 106
Кошеніль мексиканська 2 267
— польська 2 250, 267
Краб американський голубий 2 162
— камчатський 2 161*
— пальмовий злодій 2 156, 160
Краби ваблячі 2 156, 162
Крабод 2 161*
Красіани 3 56
Краспедакуста 1 158*, 159
Креветки 2 158

Кривоголовка дванадцятипала 1 301, 302*
Крилаті 2 241
Крилозяброві 3 211, 212*
Крилоногі 3 104
Криптохітон Стеллера 3 30
Круглороті 3 180
Ксеноконхії 3 148*, 149, 300
Ксенотрубельі 1 215
Ксенофіофореї 1 46
Ктир велетенський 2 260
Кубомедузи 1 168*
Кулеподібні 3 280, 281*
Кулька рогова 3 60, 61*
Кулькові 3 56, 60
Кумові 2 153

Лабіринтоподібні 1 50
Лангусти 2 159*
Легеневі 3 105
Лепідоцентроїди 3 261*
Лептолїди 1 156*
Листоблішки 2 248
Листокрути 2 257
Лігула *див.* Ремінець звичайний
Лімашина *див.* Морський чортик
Лігорина 3 95*
Лолігінїди 3 142
Лопатеносні реброплави 1 197
Лопатоногі 3 107*
Лорицифери 1 319
Луйшманії 1 29*
Лускатка мурашина 2 240
— цукрова 2 240*
Лускатки 2 240*
Лускокрилі *див.* Метелики
Лускунчики 2 156
Люциніди 3 60, 61*
Лямблії 2 159*

Мадрепорові корали 1 180, 181*
Макродазіїди 1 280
Макростоміди 1 211*
Максиліподи 2 123
Малоштитинкові 2 37, 38*
Махаон 2 258
Махілїди 2 240
Медв'яниця яблунова 2 248
Мезогастроподи 3 95
Мезостома 1 214*
Мермітиди 1 296*
Меростомові 2 272
Метелики 2 256*
— булавовусі 2 258
Мечохвости 2 274, 275
Мідії 3 58

- Мідія істівна 3 52*, 58
 — чорноморська 3 58
 Мізидові 2 143*, 144
 Мізостоміди 2 25, 31, 32*
 Мікроспоридії 1 65, 66*, 68, 69
 Міксамеби 1 39, 41
 Міксоспоридії 1 70*, 72*
 Мілекриніди 3 233
 Міль бузкова 2 257
 — одержна 2 257
 Містакокаріди 2 124
 Мітиліди 3 56
 Мішкогруді 2 129
 Мішкоязичні 3 104
 Мозковик овечий 1 253
 Мокриці 2 149, 150
 Молі плодови 2 257
 Моллюски, або М'якуни 3 15
 Моногеней *див.* Моногенетичні присисні
 Моногенетичні присисні 1 233
 Моноплакофори 3 65
 Монорафіс гігантський 1 128
 Морська миша 2 27
 Морське перо 3 62*
 Морський ангел 3 70*, 104
 Морський заєць 3 69, 102*
 Морський черенок 3 62*
 Морський чортик 3 104*
 Морські блохедька 3 72, 94
 Морські вушка 3 93
 Морські гребінці 3 59*
 Морські жолуди 2 126, 127*
 Морські зірки 3 266
 Морські іжаки 3 251, 252*
 Морські качечки 2 126, 127
 Морські ковпаки 1 198
 Морські лілеї 3 223
 «Морські маргаритки» 3 292*
 Морські огірки 1 196*, 197
 Морські огірки *див.* Голотурії
 Морські павуки 2 309, 310*
 Морські пера 1 177
 Морські стрілки *див.* Щетинкощепні
 Морські черенки 3 63
 Москіти 1 29
 «Мотиль» 2 259
 Моховатки 3 164
 Мошки 2 258
 Мурашиний лев 2 254*
 Мурашині леви 2 255
 Мурашки 2 263
 — амазонка 2 265
 — листогризи 2 265
 — руда лісова 2 264*
 — садова 2 265
 Муха Вольфарта 2 260
 — дзюрчалка 2 259
 — жигалка 2 260
 — кімнатна 2 259
 — це-це 1 27; 2 260
 — шведська 2 260
 Мухи 2 258
 — зелені 2 259
 — злакові 2 260
 — падальні 2 259
 — сині 2 259
 — справжні 2 259
 — сріблянки 2 260
 — тахіни 2 260
 М'якуни *див.* Моллюски
 Найпростіші 1 5, 7, 10
 Напівжорсткокрилі *див.* Клопи
 Напівхордові 3 205
 Наутилоїдеї 3 111*, 139
 Наутилуси *див.* Перлисті кораблики
 Нематоди 1 283, 284
 Немертини 1 141, 256, 257*
 Неопіліна 3 66*, 67*
 Нерейди 2 26
 Нитчатка людська *див.* Ришта
 Ногохвістки 2 184*
 Нотоміотици 3 280
 Ночесвітка 1 22
 Нукуліди 3 54
 Оводи 2 258
 Одноденка звичайна 2 242*
 Одноденки 2 241
 Однозуб 1 295, 296*
 Одноклітинні *див.* Найпростіші
 Оксіуриди 1 302
 Олігогіменофореї 1 89
 Олігохети 2 42
 Омар 2 159*
 Оніхофори 3 9
 Опалінові 1 17, 31
 Опілоакарини 2 304
 Органчик 1 175*
 Оргонектици 1 5, 109, 136, 137*
 Оси блискітки 2 263
 — складчатокрилі 2 263
 — сколії 2 263
 — сфекоїдні 2 263
 Офіури 3 283, 285*
 Павуки 2 298
 — каракурт 2 302
 — птаходіи 2 301
 — тарантул великий степовий 2 302*

- «чорна вдова» 2 303
Павукоподібні 2 279, 280*
Паксилоносні 3 279, 280*
Пальмовий злодій *див.* Краб
Пальцешупальцеві 3 247, 248*
Палоло 2 19*, 20, 27
Панцирні кліщі 3 22, 23*
— джгутикові 1 21, 22
Паперовий кораблик 3 117*
Парусник 1 157*
Пателіди *див.* Морські блюдечка
Пауроподи 2 179, 180*
Педицилярієві 3 282, 283*
Пектиніди 3 59*
Пелопеї 2 263
Первиннобезкрилі 2 240
Первиннозяброві 3 53
Первиннопорожнинні 1 141, 278
Первиннотрахеїні 3 10
Передньозяброві 3 92
Перетинчазяброві 3 64, 65*
Перетинчастокрилі 2 261, 262*
Перлисті кораблики 3 139
Перлівниці 3 56
Петлеканальні 1 197*
Пильщик сосновий 2 261, 262*
Пильщики 2 261
Піни 3 58*, 59
Піроплазми 1 64
Піскожил 2 17, 28
Плазмодієфорові 1 41
Планарії 1 212, 213*
Планарія молочно-біла 1 212, 213*
Пластинчасті 1 5, 109, 110
Пластинчазяброві 3 55
Плечоногі 3 184, 185, 186*
Плодожерка яблунева 2 257
Плоскі морські зірки 3 278, 279*
Плоскі черви 1 5, 141, 198
Поверненороті 3 184
Повзаючі реброплави 1 196
Погонофори 3 192
Покритозяброві 3 101
Покритотороті 3 165, 166*
Покритощелепні 2 182
Полідесмові 2 178*
Поліклайди *див.* Багатогіллясто-
кишкові
Поліхети 2 7, 25, 32
— бродячі 2 25, 26*
— сидячі 2 17, 27, 29*
Попеліці 2 248*
— американська кров'яна 2 249
— зелена яблунева 2 249
— чорна буракова 2 249
Порифери *див.* Губки
- Португальський кораблик *див.* Фі-
залия
Порцелянові 3 96
Пояскові 2 7
Правильні морські їжаки 3 261
Приапуліди 1 309, 311*
Прихованороті 3 184
Прісноводні перлові скойки 3 56
Промененіжки 1 33, 46
Променяки *див.* Радіолярії
Протостелієві 1 38
Прусак *див.* Тарган рудий
Прямокишкові 1 214*
Прямокрилі 2 245*
Псевдоскорпіон 2 293
— книжковий 2 280*, 295
Пупкові слимаки 3 95*, 96
Пурпурні слимаки 3 100
П'явка кінська, або нільська 2 62
— медична 2 51*, 62, 63
— несправжньокінська 2 63
— риб'яча 2 51, 62*
— черепашача 2 51*, 62*
П'явки 2 6, 7, 52, 53*
— безхоботні 2 56
— глоткові 2 56
— гташині 2 62
— ракові 2 49
— риб'ячі 2 62, 63
— хоботні 2 56, 61
— щелепні 2 62
П'ятиустки 3 5, 6*, 7*, 8
- Рабдитіди 1 300
Рабдитії 1 300
Радіолярії 1 46, 47*, 48*
Рак блатородний, або широкопалий
2 160
— довгопалий 2 160
— самітник 2 159*
Раки-богомолі 2 141*
— лускунчики 2 156
— самітники 2 156, 160
Ракоподібні *див.* Зябродішні
Ранатра 2 251
Рапана 3 100*
Реброплави 1 5, 141, 190, 191*, 196*
Ремінець звичайний 1 248*
Ремінці 1 248
Реміпедії 2 122, 123*
Рецептакуліти 1 5, 135
Ришта 1 305
Рівнокрилі 2 247, 248*
Рівноногі 2 148, 149*
Різноногі *див.* Бокоплави
Річкові чашечки 3 72

- Рогохвости 2 261
 Рослинні джгутикові 1 18, 19*
 Ротоногі *див.* Раки-богомоли
 Рунець овечий 2 260
- Сабеліди 2 17
 Сакуліни 2 128*, 129
 Сарана азіатська 2 246
 Саркодови 1 17, 33
 Саркомастигофори 1 15
 Свєрдлун звичайний 3 63
 Свєрдлунові 3 63
 Сепія звичайна 3 111*, 141
 — фараона 3 141
 — широкоорука 3 141
 Серцевидки 3 62
 — істівна 3 62*
 — Ламарка 3 62
 Серцеподібні 3 265, 266*
 Сидячі *див.* Поліхети
 Сидячооки 3 105
 Сидячочереві 2 261
 Симбіодініум 1 184
 Симфіли 2 181, 182*
 Сипункуліди 2 74, 75, 76*
 Сирфіди 2 260
 Сисун котячий 1 227, 228*
 — ланцетоподібний 1 227, 229
 — печінковий 1 226*
 Сифонофори 1 145, 160, 161*
 Сітцастокриллі 2 254*
 Склерактинії *див.* Мадрепорові корали
 Скляні, *або* Шестипроменеві губки 1 126, 127*, 128*, 132
 Скойка перлова 3 56
 — європейська річкова 3 56
 — перлова справжня 3 58*
 — товста 3 56
 Скойки прісноводні перлові 3 56
 — справжні перлові 3 57
 Сколії 2 263
 Сколопендри 2 170
 Сколопендроподібні 2 170*
 Скорпіон-імператор 2 291
 — карпатський 2 280*, 291
 — кримський 2 291
 Скорпіони 2 291
 Скреблянка велетень 1 277*
 Скреблянки 1 5, 141, 270, 271*
 Скутигера звичайна 2 172*
 Скутигероподібні 2 172*
 Слизовики 1 37, 39
 Слизун 3 106*
 Слимак виноградний 3 71*, 106
 — парасолька 3 103
- Сліпоканалні 1 195
 Смінтур зелений 2 185
 Совка капустяна 2 257
 — озима 2 257
 Солеміди 3 54
 Солєногастри 3 33*
 Сольпути 2 280*, 295
 Соншевики 1 49, 50*
 Списоносні 3 262*
 Списоподібнотуби 3 262
 Спіруриди 1 305
 Спірули 3 116, 140
 Споровики 1 52, 53
 — кров'яні 1 61
 — м'ясні 1 60
 Справжні голотурії 3 248
 Справжні ківсяки 2 179
 Справжні офіури 3 290, 291*
 Справжні п'явки 2 61
 Справжні слизовики 1 38
 Ставковик звичайний 3 70*, 106
 Ставромедузи 1 167*
 Стародавні п'явки 2 61
 Стародавні черевоногі 3 93
 Стебельцеві, *або* Прикріплені 3 223
 Стебельчатооки 3 106
 Стебельчаточереві 2 261
 Стеногласові 3 99
 Стенотекоди 3 150
 Стилоніхії 1 95
 Столоніфери 1 175*
 Стрічкоподібні реброплави 1 196*, 197
 Стронгіліди 1 301, 302*
 Стронгілоцентротус пурпурний 3 264
 Стьожак широкий 1 246*, 247
 Стьожаки 1 245
 Стьожкові черви 1 240
 Сувійка прісноводна 1 91
 Сцифоїдні 1 163
 Сцифомедузи 1 163
- Тарган лапландський 2 243
 — рудий 2 242, 243*
 — чорний 2 242, 243*
 Тарганові 2 241, 243*
 Тваринні джгутикові 1 24, 25*
 Теканефрії 3 199
 Тентакуліти 3 150
 Терміги 1 31; 2 244*
 Терновий вінець 3 277
 Тиленхіди 1 301
 Тихоходи 2 313, 314*
 Тігмотрихіди 1 90
 Тінтініди 1 94
 Токсоплазма 1 59

Тонкопанцирні 2 140*
Трахейнодишні 2 163
Трахімедузи 1 157, 158*
Трематоди 1 216
Трепанг 3 246, 248, 249*
Тригіллястокишкові *див.* Планарії
Тридакна 3 61*
— велетенська 3 61
Тридакніди 3 61
Трилобіти 2 269, 270*
Трилобітоподібні 2 269
Трипаназоми 1 28, 29
Трихінела 1 297, 298*
Трихомонади 1 24, 30
Трихопласк 1 110, 111*, 112*, 113
Трихостоматиди *див.* Волосинкороті
Трубач 1 93
Трубачі 3 100
Трубочник 2 38*
Трубочники 2 49
Турбеларії *див.* Війчасті черви

Удонеліди 1 215
Уніоніди 3 55
Устриці 3 57
Устриця чорноморська 3 57*

Фізалія 1 162
Філозеї 1 42
Філоксера 2 249
Філярія Банкрофта 1 306, 308*
Фоліадіди *див.* Свєрдлунові
Форамініфери 1 43*
Фороніди 3 158, 159
Фринофіуриди 3 289*

Хеліцерові 2 272
Хетонотоїди 1 280
Хіоліти 3 150
Хігон мармуровий 3 30
Хітони *див.* Панцирні
Хондрофори 1 157*
Хонотрихіди 1 85
Хроматорії 1 300*

Цвіркун домашній 2 246
— степовий 2 245*
Цвіркуни 2 246
Цераціум 1 21
Цестоди *див.* Стьошкові черви
Цефалокаріди 2 113, 114*
Цефалоринхи *див.* Головохоботні

Цикада звичайна 2 248
Цикадові 2 248
Цикломедузи 1 187, 188*
Циклопоїди 2 132
Ципреї 3 95*, 96
Циртокриніди 3 233, 234*
Цідипіди 1 195
Ціп'як бичачий, *або* неозброєний 1 250
— свинячий, *або* озброєний 1 250, 251*
Ціп'яки 1 249

Червці 2 249
Червець кропивний 2 249*
Черви горщиківі 2 50
Червиця вербова 2 257
Червоний, *або* благородний корал 1 176*
Червоподібні слимаки 3 97*
Черевовійчасті 1 279, 280*
Черевоногі 3 69
Черепашкові 3 21
Черепашкові ракоподібні 2 136, 137*
Членисті морські лілеї 3 231
Членистоногі 2 81
Членисточереві 2 184
Чортові пальці 3 149
Чотирипроменеві корали 1 189*

Шершень 2 263
Шистосоми 1 230, 231*
Шкірний свербун 2 309
Шкірясті їжаки 3 261
Шовкопряд дубовий похідний 2 257
— недопарка 2 257
— шовковичний 2 257
Шпанка 2 253

Щетинкохвістки *див.* Первиннобезкрилі
Щетинкощелепні 3 151
Щитень весняний 2 115
— літній 2 115, 116*
Щитівка каліфорнійська 2 249*, 250
Щитівки 2 249
Щитні 2 115
Щитоподібні 3 265*
Щитоподібнощупальцеві 3 247, 249*
Щупальцеві 2 68

Язичкові *див.* П'ятиустки

ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ

- Acanthamoeba* 1 36
Acantharea 1 46, 47, 48*
Acanthaster planci 1 187; 3 96, 281*
Acanthobdella 2 55*, 60, 61
 — *livanovi* 2 61
 — *peledina* 2 53*, 61
Acanthocephala 1 141, 270
Acanthocephales 1 270, 294
Acanthocephalus lucii 1 271
Acanthochiton fascicularis 3 30
 — *discrepans* 3 28
Acanthocotyle 1 235*
Acanthodoris pilosa 3 103
Acanthometra sp. 1 48*
Acariformes 2 304
Acarina 2 290, 303
Acarioidea 2 308
Acarpomyxea 1 33
Acarus siro 2 308
Aceridae 3 102
Achatina 3 69
Acheta domestica 2 246
Achteres 2 134*
Acineta 1 89*
Aclitellata 2 7
Acmea 3 72
Acoela 3 92, 101, 102
Acoelida 1 202, 203, 207, 210
Acrasea 1 15, 16, 37
Acrasia rosea 1 38*
Acropora 1 173, 183*
Acrothoracica 2 126, 128
Actaeon tornalis 3 102*
Actaeonidae 3 102
Actinia equina 1 180
Actiniaria 1 144, 178, 179*
Actinoceratoidea 3 306
Actinophrys 1 49
 — *sol* 1 50*
Actinopoda 1 16, 46
Actinosphaerium 1 49
 — *eichhorni* 1 50*
Actinosporea 1 15, 70, 74
Actinothoe clavata 1 180
Aculeata 2 262, 263
Adamsia 1 180
Adamsia palliata 2 160
Aedes aegypti 2 202*
Aega 2 150
Aelosoma 2 15, 42, 45, 48
Aeolidae 3 103
Aeolidia papillosa 3 70*
Aeolididae 3 78, 82
Aeolis 3 78
Aeschna 2 251*, 252
Afrenulata 3 193, 199, 200
Agamermis decaudata 1 296*
Aglantha 1 157, 158*
Aglaspella 3 298*
Aglaspidida 3 299
Aglossa 3 98
Albumares brunsaе 1 188*
Alciopa 2 17
 — *cantraiini* 2 13, 16*
Alcippe 2 126
Alcyonacea 1 144, 174*
Alcyonaria 1 144, 169, 172, 174,
Alcyonidium albidum 3 179
Alcyonium 1 171*
 — *digitatum* 1 174*, 175
Alectona 1 122
Allantosoma 1 88
 — *intestinalis* 1 89*
Allodermanyssus sanguineus 2 305*, 306
Allolobophora 2 50
 — *carpathica* 2 50
 — *leoni* 2 50
Allopauropus gracilis 2 180
Alpheidae 2 156
Amiskwia 3 301, 302
Ammonoidea 3 148*, 149, 305, 306,
 307
Ammophila 2 263
Amoeba proteus 1 34*, 35
Amoebida 1 16
Amphidiscophora 1 125, 128
Amphilina 1 256
 — *foliacea* 1 255*, 256

- Amphilinoidea 1 202, 255
 Amphineura 3 21
 Amphipoda 2 140, 145; 3 311
 Amphitretus pelagicus 3 146*
 Amphiuira stepanovi 3 291*
 Amphiuiridae 3 291
 Ampullariidae 3 99
 Amussium 3 59
 Ancyliidae 3 106
 Ancylostoma duodenale 1 301, 302*
 Ancyclus 3 72
 Androctonus 2 287*
 Anilocra 2 151
 Annelida 1 142 ; 2 5, 7, 69
 Anodonta 3 46, 49*, 53*, 55, 56
 — cygnea 3 36*, 56
 Anomalocaris 3 302
 Anopheles 1 61
 — maculipennis 2 259*
 Anophlodinium bubalidis 1 88*
 — denticulatum 1 88*
 Anoplodactylus 2 313
 Anoplura 2 239, 247; 3 310
 Anostraca 2 102*, 115, 121; 3 306
 Anoxycalus ijimae 1 121*
 Antalis raymondi 3 107
 Antedon 3 235
 — bifida 3 235*
 — rosacea 3 231*
 Antedonidae 3 235
 Anthozoa 1 144, 168, 174, 189
 Anuraea cochlearis 1 269*
 Apanteles julvipes 2 262
 Apatania 2 255
 Aphaniptera 2 239, 261; 3 310
 Aphelenchoides composticola 1 284*
 Aphelinus mali 2 262
 Aphidodea 2 248
 Aphrodite aculeata 2 27
 Aphroditidae 2 27; 3 279
 Apicomplexa 1 15, 51, 52*, 53, 56
 Apis mellifera 2 263, 264*, 267
 Aplacophora 3 21, 22, 31, 35
 Aplysia 3 71, 72, 102*
 — depilans 3 69, 102*
 Apocrita 2 261
 Apoda 3 246, 250
 Apostomatida 1 84, 86*
 Apscudes spinosus 2 152*
 Apseudopsis ostroumovi 2 151
 Apterygota 2 191, 203, 239, 240
 Apus 2 110*
 Arachnida 2 89, 272, 279
 Araesonia thetidis 3 262
 Aranei 2 290, 298; 3 306
 Araneus 2 290*
 — diadematus 2 282*, 299*
 Arbacia lixula 3 263
 Arbaciidae 3 263
 Arca 3 50
 Arcella vulgaris 1 37*
 Archaeoconularia 3 298*
 Archaeocyatha 1 125, 132
 Archaeogastropoda 3 92, 93*
 Archaster 3 280
 Archannelida 2 27, 37
 Archiboreoiulus pallidus 2 179
 Archigetes 1 240, 254
 — sieboldi 1 254*
 Archihirudinea 2 52, 60, 61
 Architeuthidae 3 142*
 Architeuthis 3 138
 — dux 3 110, 142*, 143
 Arctogeophilus macrocephalus 2 170
 Arcturidae 2 150
 Arenicola branchialis 2 28
 — marina 2 16*, 17, 28, 29*
 Arenosetella spinicauda 2 134*
 Argas 2 306
 Argonauta 3 132
 — argo 3 117*, 133*
 Argulus foliaceus 2 136
 Argyroneta aquatica 2 298
 Argyrotheca 3 190
 Arhynchobdellea 2 56, 61, 62
 Arion 3 72
 — ater 3 106*
 Aristocystis 3 294
 Armillifer armillatus 3 6*
 Armillifera parva 1 188*
 Artemia salina 2 121*, 122
 Arthropleona 2 184
 Arthropoda 1 7, 142; 2 81, 89, 309
 Arthropodaria kowalevski 2 64*
 Articulata 2 81
 Asbestos pluma 1 130
 Ascalaphus macaronicus 2 255
 Ascaridida 1 279, 300, 303
 Ascaris 1 300
 — lumbricoides 1 303, 304,
 — suum 1 304, 305
 Ascetta 1 114
 Ascothoracida 2 129
 Ascothorax 2 130
 Asellus 2 148
 — aquaticus 2 149*, 150
 Asilidae 2 260
 Aspidochirota 3 242, 246, 247
 Aspidogaster conchicola 1 233*
 Aspidogastrea 1 202, 232
 Asplanchna 1 264
 Astacilla pusilla 2 150

- Astacus* 2 93*, 97*, 160
 — *astacus* 2 160
 — *leptodactylus* (*Pontastacus*) 2 160
Astarte borealis 3 60
 — *crenata* 3 60
Astartidae 3 60
Asterias 3 282
 — *forbesi* 3 282, 283*
 — *rubens* 3 268*, 271*, 277*
Asteriidae 3 282
Asterina gibbosa 3 276
Asteroidea 3 223, 266, 278, 295
Asteronyx loveni 3 289, 290
Asterope 2 138
Asterozoa 3 223, 266, 291, 295
Astomatida 1 77, 84, 90*
Astropecten aurantiacus 3 280*
Astropectinidae 3 279
Astrophiura permira 3 290, 291*
Atelemes 2 227
Atelura formicaria 2 240
Athecanephria 3 93, 199
Athecata 1 150
Atlanta peronii 3 97*
Atlantidae 3 97
Atolla 1 166
Atta 2 225, 265, 266
Atubaria 3 211
 — *heterolopha* 3 211, 214
Atyidae 2 158
Auchenorrhyncha 2 248
Aulodonta 3 261
Aulophorus 2 45
Aurelia 1 165, 166*
 — *aurita* 1 167
Austrarella indica 3 166*
Autobranchia 3 46, 47*, 48*, 53, 55
Autolitus 2 19*, 20
Aviculariidae 2 302
Aysheaia 3 298
 — *pedunculata* 3 299

Babesia bigemina 1 64*
 — *bovi* 1 10
Bactritoidea 3 149, 305, 306
Baikaloplanea sp. 1 213*
 — *valida* 1 214
Balanoglossus 3 203, 208
 — *proliferans* 3 211
Balanomorpha 2 126
Balantidium 1 96
 — *coli* 1 87*
Balanus 2 126
Bankia 3 63
Barathra brassicae 2 257
Basommatophora 3 92, 105

Bathycrinus carpenteri 3 333
Bathynella natans 2 143*
Bathynellacea 2 143
Bathynomus giganteus 2 148
Belemnitida 3 149, 305, 307
Belostomatidae 2 251
Bentheuphausia 2 155
Beroe 1 193
 — *cucumis* 1 196*
Beroida 1 193, 195, 196*, 197
Berthelinia 3 105*
 — *limax* 3 105
Bipalium 1 202
Birgus latro 2 98, 156, 160
Bithynia leachi 1 227, 228* ; 3 98, 99*
 — *tentaculata* 3 98
Bivalvia 3 21, 22, 35, 41*, 44, 53, 147
Blaniulidae 2 179
Blastoidea 3 294, 306, 307
Blatta 2 242
 — *orientalis* 2 242, 243*
Blattella 2 242
 — *germanica* 2 233*, 242, 243*
Blattoidea 3 305
Blattoptera 2 239, 241
Blepharisma 1 94
Bodo 1 25
Bombyx mori 2 256*, 267
Bonata septata 1 188*
Bonellia 2 70
 — *viridis* 2 73*
Bonellidae 2 72, 74
Bosmina longirostris 2 120
Bougainvillia megas 1 156
Bowerbankia caudata 3 182*
Brachinus 2 229
Brachiopoda 3 184, 185, 297, 300, 303,
 304, 306, 307, 309
Brachycera 1 7; 2 246, 258
Branchiata 2 88, 89
Branchiobdellidae 2 49
Branchiopoda 2 89, 114, 115
Branchipus 2 106*
Branchiura 2 124, 134
Brisingida 3 278, 282
Bryozoa 3 165, 303, 307
Buccinidae 3 78, 100
Buccinum 3 100
 — *undatum* 3 70*
Bugula flabellata 3 178*
Bulimulida 3 110
Bursaria truncatella 1 79*, 94
Buthus caucasicus fischeri 2 291
 — *eupeus* 2 292*
Bythotrephes 2 120

- Caberea ellisii* 3 175
Calanoida 2 131
Calanus helgolandicus 2 132
Calcarea 1 125
Calcaronea 1 125, 126
Calcinea 1 125, 126
Calcispongia 1 134
Calcispongiae 1 125
Calipallene phantoma 2 310
Callinectes sapidus 2 162
Calliphora 2 259
Calliphoridae 2 259
Calocyclus monumentum 1 48*
Caloneurida 3 307
Calonympha grossi 1 31
Calopteryx 2 252
Caloptilia syringella 2 257
Camarodonta 3 261, 263
Campodea plusiochaeta 2 185*
— *staphylinus* 2 185
Canadaspis 3 298*, 299
Canadia 3 299
Cancricepon 2 151
— *elegans* 2 151*
Capitellidae 2 13
Caprella 2 148
— *anatifera* 2 146*
Carabidae 2 229
Carcinonemertes 1 261
Carcinoscorpius 2 274
Carcinus mediterraneus 2 162
Cardiidae 3 62
Cardisoma 2 162
Cardium 3 50
— *elegantulum* 3 51*
Carinariidae 3 97, 98
Carpoidea 3 293
Caryophyllaeus 2 51
— *laticeps* 1 241*
Caryophyllidae 1 173
Caryophyllidea 1 202, 243, 253,
Cassiduloidea 3 261, 265
Castanidium variabile 1 48*
Catanopsobius chilensis 2 171
Caudofoveata 3 35
Caudospora sp. 1 68*
— *brevicaudata* 1 68*
— *simulii* 1 68*
Caymanostella 3 291
Cecidomyiidae 2 260
Centroderes spinosus 1 313, 314*
Cephalobaenida 3 7
Cephalocarida 2 89, 113; 3 306
Cephalodiscus 3 211, 213, 215
— *densus* 3 211
— *inaequatus* 3 212*, 214
Cephalopoda 3 21, 22, 110, 114, 147,
148*
Cephalorhyncha 1 141, 308, 312
Cerastoderma edule 3 62
— *lamarckii* 3 62
Ceratiomyxa fruticulosa 1 39
Ceratium 1 21
— *hirudinella* 1 19*, 21
Ceratomyxa 1 70*
Ceratopogonidae 2 222
Ceratorhysella armata 2 185
Cestida 1 195, 196*, 197
Cestoda 1 202, 240; 2 51
Cestus veneris 1 190, 193, 196*, 197
Chaetoderma autidulum 3 35
— *nitidulum* 3 31
Chaetodermatidae 3 33
Chaetognatha 3 151, 203, 306
Chaetonotoidea 1 279
Chaetonotus 1 280*
Chaetonymphon 2 312*
Challengeron sp. 1 48*
Chamaemyiidae 2 260
Chamelea gallina 3 63
Chaoboridae 2 258
Charybdea murrayana 1 168*
Chasmataspida 3 303
Cheilostomata 3 176, 180, 183*, 184
Cheiridium museum 2 295
Chelicerata 2 88, 89, 272
Chelifer cancroides 2 280*, 293, 295
Chilopoda 2 89, 163, 164*, 168
Chironia tritonis 3 96
Chironomidae 2 222, 258
Chiropsis mega 3 142*
Chiroteuthidae 3 142*
Chiroteuthis 3 119
— *calyx* 3 118*
Chiton tuberculatus 3 30
Chlamidomonas 1 22
Chlamys 3 59
— *islandicus* 3 60
Chloromyxum 1 70*
— *truttiae* 1 74
Chlorophyceae 1 22
Chlorophyta 1 22
Chloropidae 2 260
Choanoflagellida 1 16, 25, 106
Chondrophora 1 144, 157*, 188
Chonotrichida 1 84, 85
Chordata 1 142
Chordodes 1 316*
Chromadoria 1 279, 295, 300
Chromadorina longisetosa 1 300*
Chrysididae 2 263
Chrysomelidae 2 209

- Chrysomonadina 1 18
 Chrysopidae 2 254
 Cicada septemdecim 2 248
 Cicadinea 2 248
 Cidaroida 3 261, 262
 Ciliata 1 76*
 Ciliophora 1 15, 75, 84; 3 309
 Cimex lectularius 2 250*, 251
 Cirrata 3 145, 147
 Cirripedia 2 124, 125; 3 299
 Cirroteuthis muelleri 3 146*
 Cladocera 2 115, 118; 3 311
 Cladorhiza 1 130
 — longipina 1 131*
 Clathrina blanca 1 125*
 — primordialis 1 125*
 Clathrulina elegans 1 49*, 50
 Clepsidrina blattarum 1 53, 54*
 Cliona 1 122
 Clione 3 82
 — limacina 3 70*, 71, 109
 Clionidae 1 130
 Clitellata 2 7
 Cloeon dipterum 2 241
 Clossus humanus 3 62*
 Clypeasteroidea 3 261, 265
 Clypiaster humilis 3 260
 Cnidaria 1 141, 142, 144, 190, 294
 Coccidia 1 53, 56
 Coccidiida 1 53, 56
 Coccinellidae 2 209
 Coccoidea 2 249
 Coccus cacti 2 267
 Coelenterata 1 142
 Coeloplana 1 195, 196*
 Coenagrion 2 252
 Coenobita 2 160
 Coleoidea 3 110, 117, 125, 126, 130,
 138, 148*, 149
 Coleoptera 2 239, 252; 3 307
 Collembola 2 183, 184; 3 305
 Collozoum 1 48
 Comasteridae 3 236
 Comatula purpurea 3 235*
 Comatulida 3 231, 234, 235*
 Concentricycloidea 3 291
 Conchifera 3 21
 Conchostraca 2 115, 116; 3 304, 309
 Conidae 3 101
 Conulata 3 298
 Conus 3 101
 — textile 3 100*
 Convoluta 1 207*
 — convoluta 1 210*
 Copepoda 1 247; 2 95*, 96, 97, 102*,
 107, 109, 124, 130, 131; 3 308, 309
 Corallium rubrum 1 176*
 Cordulia 2 252
 Corethra 2 258
 Comacuspongida 1 125, 130; 3 306
 Coronata 1 144, 166
 Coronula 2 127
 Corophiidae 2 147
 Corycella armata 1 53
 Coryne 1 156
 Corynosoma 1 277
 Cossus cossus 2 257
 Cotylaspis 1 233
 Cranchia scabra 3 142*
 Cranchiidae 3 138, 142*
 Crangon crangon 2 158*
 Crania 3 185
 Craspedacusta 1 159
 Crassiana 3 56
 — crassa 3 56
 Crassostrea gigas 3 57
 Crassostreidae 3 57
 Craterostigmomorpha 2 168
 Crinoidea 3 223, 231, 295
 Crinozoa 3 223, 293, 300
 Criodrilidae 2 50
 Criodrilus lacuum 2 50
 Cristatella 3 170
 — mucedo 3 166*, 167, 171*, 173
 Crustacea 2 88, 89
 Cryptochiton 3 24
 — stelleri 3 30
 Cryptomartus hindi 3 304*
 Cryptomonas 1 112
 Cryptonatica 3 95*, 96
 Cryptoplax 3 24
 Cryptops hortensis 2 170
 Cryptostomata 3 184, 307
 Ctenodrilus 2 18
 Ctenophora 1 141, 190, 195, 294
 Ctenoplana 1 196
 Ctenostomata 3 176, 180, 184
 Cubomedusae 1 144, 166 168*; 3 309
 Cucumaria frondosa 3 237*, 242*
 — japonica 3 246, 247*
 — planci 3 245*
 Cucumariidae 3 247
 Culicidae 2 215, 258
 Cumacea 2 97, 153
 Curtipleon 2 152
 Cuspidaria 3 65*
 Cuspidariida 3 53, 65
 Cuspidariidae 3 65
 Cyamidae 2 148
 Cyanthocystis 3 294*, 295
 Cyclasterope 2 138
 Cyclocoela 1 195, 197

- Cyclomedusa plana 1 188*
 Cyclophyllidea 1 202, 245, 249
 Cyclopoida 2 132
 Cyclops 2 93*, 110*, 131
 — strenuus 2 132*, 133
 Cyclostomata 3 176, 178, 180, 181*, 184
 Cyclozoa 1 187, 188*; 3 297
 Cydippida 1 195, 196*
 Cynipidae 2 262
 Cynips quercusfolii 2 262
 Cypraea 3 72, 96
 — moneta 3 95*, 96
 Cypraeidae 3 96
 Cypridae 2 136
 Cypridina 2 138
 Cypris 2 97*, 126
 — pubera 2 137*
 Cyrtocrinida 3 231, 233
 Cystoidea 3 293
 Cytheridae 2 138
 Cyzicus 2 117
- Dactylochirotida** 3 246, 247
Dactylogyrus 1 235*, 238
 — vastator 1 238
Daphnia 2 120
 — magna 2 120
 — pulex 2 120
Davisia 1 70*
Decachela dogieli 2 313
Decalopoda australis 2 310*
Decapoda 2 95*, 97, 101, 102*, 105,
 112, 156, 159*; 3 307
Delectopecten 3 59
Demospongiae 1 125, 128
Dendrobaena 2 50
Dendrobaenia flustroides 3 183
Dendrochirota 3 242, 246
Dendrocoelum 1 207*
 — lacteum 1 205*, 212, 213*
Dendrocometes paradoxus 1 89*
Dendrogaster 2 130
Dendronotidae 3 103
Dendrophyllidae 1 173
Dendrosoma radians 1 89*
Dendrostomum pyroides 2 76*
Dentalium 3 108*, 109*
 — elephantium 3 107
 — novemcostatum 3 107
 — vulgare 3 107*
Dermacentor andersoni 2 306
Dermanyssus gallinae 2 306
Dermatophagoides pteronyssinus 2 308
Dero 2 45
Derocheilocaris remanei 2 125*
Deuterostomia 3 203
- Diadematidae** 3 262
Diaspidiotus perniciosus 2 249*, 250
Diastylus rugosa 2 153*
Dicrocoelium dendriticum 1 221, 227,
 229*
Dictyonema 3 212*
Dictyoneurida 3 305
Dictyostelia 1 39
Dictyostelium discoideum 1 39, 40*
Dicyema 1 141
Dicyemida 1 107, 109, 138
Didinium 1 78, 96
 — nasutum 1 85*
Diffugia 1 36, 37*
Digenea 1 216
Dinoflagellida 1 16, 18, 21; 3 61
Dinomischnus 3 301*, 302
Dinophilida 2 7, 33
Dinophilus vorticoides 2 33, 34*, 35*,
 36
Dinophyceae 1 21
Diodora gracea 3 94
Diotocardia 3 92, 93
Diphyllbothriidae 1 240
Diphyllbothrium latum 1 241*, 243*,
 246*, 247
Diplograptus 3 212*
Diplomonadida 1 16, 30
Diplopoda 2 89, 163, 173, 174*; 3 306
Diplozoon paradoxum 1 236, 239*
Diplura 2 183, 185
Diprion pini 2 261, 262*
Diptera 1 7; 2 239, 258, 260; 3 307
Discocotyle 1 235*
Discomorpha 1 95*
Ditylenchus 1 301
Dolichocera 2 246
Donacidae 3 60
Donax 3 61
Dorylaimida 1 279, 295
Dorylaimus striatus 1 296*
Dracunculus medinensis 1 300, 305,
 306*
Dreissena 2 147; 3 40
 — bugensis 3 63
 — polymorpha 3 63*
Dreissenidae 3 63
Drilomorpha 2 28
Dromia 2 109*
Dugesia tigrina 1 213*
Dytiscidae 2 254
Dytiscus marginatus 2 253*
- Ecardines** 3 185, 189*, 190, 191
Echiniscoides sigismundi 2 314*
Echiniscus trisetosus 2 314*

- Echinobothrium* 1 241*
Echinococcus granulosus 1 252*
Echinocyamus pusillus 3 260*
Echinodermata 3 216, 223, 300
Echinodiscus biperforatus 3 265*
Echinoidea 3 223, 236, 251, 306
Echinometridae 3 263
Echinosygra paradoxa 3 266
Echinothuriina 3 261
Echinoturiidae 3 251
Echinozoa 3 223, 236, 295
Echiurida 2 68, 69
Echiurus echiurus 2 68, 69*, 70, 72*
Eciton 2 265
Ectobius lapponicus 2 243
Ectognatha 2 89, 163, 186; 3 305
Ectoprocta 2 68
Edrioasteroidea 3 295, 300
Eimeria 1 57, 58*
— *bovis* 1 57
— *stiedae* 1 57*
— *tenella* 1 57
— *truncata* 1 57
Eisenia foetida 2 51
— *submontana* 2 50
Elaphoidella bidens 2 133
Elasipoda 3 246, 248
Electra pilosa 3 179
Elphidium crispata 1 44*
Elpidina curilensis 3 249*
Encephalitozoon cuciculatus 1 69
Enchytraeus 2 48
— *albidus* 2 47*
Enchytreidae 2 49
Endoceratidae 3 148
Endoceratoidea 3 148*, 303, 304
Enoplia 1 279, 295
Enopliida 1 279, 288, 295
Entamoeba histolytica 1 35*
Enterobius vermicularis 1 289, 303*
Enteropneusta 3 205
Entodiniomorpha 1 88*
Entodiniomorphida 1 84, 87
Entodinium 1 87
— *simplex* 88*
Entognatha 2 89, 182, 183, 186
Entomobrya pulchella 2 184*
Entoprocta *sensu* Kamptozoa
Eoperipatus 3 15
Eosentomon transitorium 2 183*
Ephemera vulgata 2 242*
Ephemeroptera 2 237, 239, 241; 3 307
Ephydatia 1 119*, 130
Epicaridea 2 151
Epidinium 1 87
— *ecaudatum* 1 88*
Ergasilus 2 134
— *peregrinus* 2 134*
Ericerus pela 2 250
Eriphia verrucosa 2 161*
Eristalis 2 258
Errantia 2 25
Estheria 2 117
Eucidaris tibuloides 3 262*
Eucladia 3 294*
Eudrilidae 2 48
Eufolliculina 1 94
Euglena 1 20
— *gracilis* 1 19*
— *sanquinea* 1 20
— *viridis* 1 20
Euglenida 1 16, 18, 19
Euglenophyta 1 19
Euglypha 1 42*
Euhirudinea 2 60, 61
Eukrohniidae 3 157
Eumenes 2 262*
Eumetazoa 1 101, 141, 142, 294
Eumycetozoea 1 15, 16, 38
Eunice 2 18
— *gigantea* 2 7
— *viridis* 2 19*, 20
Eunicomorpha 2 25, 37
Euphausia 2 109*
— *pacifica* 2 156
— *superba* 2 156
Euphausiacea 2 95*, 102*, 154; 3 307
Euphronides tanneri 3 248, 249*
Euplectella aspergillum 1 128*
Euproctis chrysoorrhoea 2 228
Eurygaster austriacus 2 250
— *integriceps* 2 250*
— *maura* 2 250
Eurypauropus ornatus 2 180*
Eurypterida 2 272; 3 303, 307
Euscorpium carpaticum 2 280*, 291
— *tauricus* 2 291
Euspongia officinalis 1 130
Eutardigrada 2 316, 317, 319
Fadegenobdella quinqueannulata 2 63
Farella repens 3 178*, 179
Fasciola 1 218*
— *hepatica* 1 226*
Filosea 1 15, 16, 42
Fissurella 3 77, 93*
Fissurellidae 3 81, 93, 94
Flaccisagitta 3 152
— *inflata* 3 153*
Flagellata 1 17
Flexopecten ponticus 3 60
Floscularia ringens 1 265*

- Flustra hispida* 3 175
Flustrella gigantea 3 182
Foettingeria 1 86*
Fontaria 2 175
Foraminiferida 1 43
Forcipulatida 3 278, 282
Fordilla 3 300
Formica 1 229; 2 228
— *fusca* 2 265
— *rufa* 2 264*, 265
Formicidae 2 263
Fredericella sultana 3 166*
Frenulata 3 193, 194, 200
Fuligo septica 1 39
Fusulinida 3 306
- Galathea* 2 108*, 109
Galathealinum arcticum 3 199
Galeodes araneoides 2 280*, 295
— *fumigatus* 2 295
Galleria mellonella 2 257
Galumna 2 307*
Gammarus 2 146*, 147
— *lacustris* 2 147
— *pulex* 2 147, 148
Gastropoda 3 16, 21, 22, 69, 85, 147
Gastrotricha 1 279
Geodia barreti 1 129*
Geodiidae 1 129
Geonemertes 1 261
Geophilomorpha 2 165, 168
Geophilus 2 168
— *longicornis* 2 169*
Gersemia fruticosa 1 175
Geryon affinis 2 105*
Globigerina 1 45
Globigerina sp. 1 43*
Glomerida 2 177, 178
Glomeris marginata 2 178*
Glomerula hexasticha 2 178
Glossidae 3 62
Glossina 1 27; 2 260
Glossiphonia 2 61
— *complanata* 2 57*
Glossus humanus 3 62*
Gnathiidea 2 148, 151
Gnathobdellidae 2 62, 63
Gnathostomula paradoxa 1 216*
Gnathostomulida 1 202, 216*
Golbergia 1 68*
Golfingia vulgare 2 76*
Gonionemus 1 156*
Gonium 1 22
Gordiacea 1 309, 316*, 317
Gordius 1 318*
— *aquaticus* 1 316*
- Gorgonacea* 1 144, 174, 175, 176*
Gorgonia 1 176
Gorgonocephalidae 3 289
Gorgonocephalus caryi 3 290*
Grantia mirabilis 1 125*
Granuloreticulosea 1 15, 16, 42
Graphidostreptus gigas 2 173
Graptolitha 3 215
Gregarina 1 53,
Grylloblattida 3 305
Gryllotalpa gryllotalpa 2 245*, 246
Gryllus desertus 2 245*
Gymnamoebia 1 16, 33
Gymnolaemata 3 165, 174
Gymnophallus 1 218*
Gymnosomata 3 104
Gymnostomatida 1 84, 85*
Gyrinidae 2 254
Gyrocotyle fimbriata 1 240*
Gyrocotylidea 1 202, 239
- Habelia* 3 299*, 300
Haemadipsa 2 62
Haemaphysalis 2 306
Haementeria costata 2 61, 62*
Haemopsis 2 60
— *sanguisuga* 2 57*, 63
Haemosporidiida 1 53, 61
Halacaridae 2 309
Halichondria panicea 1 130
Haliclona 1 122
Haliclystus 1 167*
Halicryptus spinulosus 1 311*
Haliotidae 3 93
Haliotis 3 72, 81, 83, 93*
— *gigantea* 3 94
— *tuberculata* 3 94
Hallucigenia 3 301*
Halomachilis maritimus 2 240
Halomenia 3 35
Halteria 1 94*
Harmothoe 2 27
Harpa 3 101
Harpacticoida 2 133
Heckericystis 3 294*
Hectocotilus 3 134
Helicella 1 228
Heliolithoidea 1 189*; 3 303
Heliometra glacialis 3 224*, 226*, 229*
Heliozoa 1 15, 16, 49
Helix 3 72
— *pomatia* 3 71*, 73*, 75*, 76*, 83, 85*, 87*
Helodrilus cernosvitovianus 2 50
Hemicentrotus pulcherrimus 3 263
Hemichordata 3 203, 205, 300

- Hemifusus probosciferus* 3 69
Hemilepistus 2 150
Hemimetabola 2 241
Hemiptera 2 239, 250; 3 307
Hemithyris psitacea 3 188*
Henneguya 1 70*
Henricia 3 281
Hepatocystis 1 64
Herpobdella monostricta 2 63
Herpobdellidae 2 56, 63
Heteractinellida 1 125, 129
Heterobothrium affinis 1 235*
Heterocentrotus mammillatus 3 263*
Heterocypris reptans 2 137*
Heteropoda 3 97*
Heterotanais oerstedii 2 152
Heterotardigrada 2 317, 319
Heterotrichida 1 84, 93
Heteroxenotrichula 1 280*
Hexabothrium 1 235*
Hexacapsula 1 70*
Hexactinellida 1 126
Hexapoda 1 7
Hexasterophora 1 125, 128
Himantarium gabrielis 2 169
Hirudinea 2 7, 52, 61
Hirudo 2 55*, 60, 62
— *medicinalis* 2 53*, 54*, 55*, 57*, 58*, 62
Holcotypoida 3 261, 265
Holometabola 2 241
Holophrya 1 78, 79*
Holopus rangii 3 234*
Holothuriidae 3 248
Holothuroidea 3 223, 236, 246, 295, 300
Homalozoa 3 293
Homarus 2 160
— *gammarus* 2 159*
Homoptera 2 239, 247; 3 307
Hoplolaimus tylenchiformis 1 296*
Hoploneimertini 1 257*
Hutchinsoniella 2 114*
Hyaliera 1 24
Hyalonema elegans 1 128*
Hyalospongiae 1 125, 126
Hyalostylus dives 1 128*
Hydra oligactis 1 158
Hydracarina 2 309
Hydrarachna geographica 2 307*
Hydrida 1 144, 156, 158, 159; 3 298
Hydrobia steini 3 98
Hydrobiidae 3 98
Hydroidea 1 144, 145, 156, 159
Hydrophilidae 2 254
Hydropsychidae 2 255
Hydrosoma luculentum 3 261*, 262
Hydrous piceus 2 254
Hydrozoa 1 144, 145, 188; 3 296
Hymenoptera 2 239, 261; 3 307
Hymenostomatida 1 84, 90, 91*
Hyocrinus bethelianus 3 233, 234*
Hyolitha 3 148*, 150
Hypania invalida 2 31
Hypermastigida 1 16, 31; 2 200, 244
Hypocomides 1 90
Hyponicola kowalewskii 2 31
Hyponomeuta 2 257
Hypotrichida 1 84, 95
Hypsibius dujardini 2 317
— *klebelsbergi* 2 318
— *megalonyx* 2 318*
— *oberhaeuseri* 2 318
Ichthyophthirius multifiliis 1 90, 91*
Idiosepiidae 3 141
Idotea viridis 2 150
Inarticulata 3 185
Incirrata 3 145
Inordozoa 1 188; 3 297
Insecta 1 7; 2 89, 163, 186
Irma latifrons 2 13
Irregularia 3 261, 264, 265
Ischnochiton magdalensis 3 30*
Isocrinida 3 231, 232*
Isometra vivipara 3 221
Isopoda 2 97, 99, 100, 107, 148; 3 307
Isoptera 2 239, 244; 3 310
Ixodes 2 290*
— *persulcatus* 2 305*, 306
— *ricinus* 2 280*, 306
Ixodoidea 1 64
Japyx 2 185
— *confusus* 2 185*
— *gilarovi* 2 185
Julida 2 173, 177, 179
Julidae 2 179
Kamptozoa 2 64*
Kenia mirabilis 2 280*
Kinetofragminophorea 1 15, 84, 85
Kinetoplastida 1 16, 18, 25
Kinorhyncha 1 278, 309, 313
Knemidocoptes mutans 2 309
Krohnitta 3 151
Kudoa 1 75
Labyrinthomorpha 1 15, 50
Labyrinthula coenocystis 1 50*
Labyrinthulea 1 15, 50
Labyrinthulida 1 50

- Lacinularia flosculosa* 1 262
Lagonographus 3 216
Lambliia intestinalis 1 25*, 30
Lamellibrachia barhami 3 199
Lamellisabella minuta 3 199
— *zachsi* 3 194*
Lampyridae 2 210
Lasius niger 2 265
Laspeyresia pomonella 2 257
Latrodectus 2 302
— *mactans* 2 303
— *tredecimguttatus* 2 280*, 302
Lauridae 2 130
Leionucula tenuis 3 54*
Leiperia gracilis 3 6*
Leishmania 1 13, 29
— *donovani* 1 29*, 30
— *tropica* 1 29*, 30
Lepadomorpha 2 126
Lepetidae 3 94
Lepidocentroida 3 261
Lepidochitona cinerea 3 30
Lepidodiscus 3 294*, 295
Lepidonotus 2 26*, 27
Lepidopleurus arcticus 3 30
Lepidoptera 2 256; 3 319
Lepidurus apus 2 115
Lepisma saccharina 2 240*
Lepismatida 2 240, 259
Lepidocaris 3 304
Leptinotarsa decemlineata 2 253*
Leptodora 2 120
— *kindtii* 2 119
Leptojuulus semenkevitchi 2 173
Leptolida 1 144, 149, 156*, 157, 159; 3 308
Leptomonas 1 30
Leptoria 1 183*
Leptostraca 2 95*, 97, 140
Leptosynapta galliennei 2 318
Leptotheca 1 70*
Lestes 2 252
Leucochloridium 1 232
— *paradoxum* 1 231*
Leucocytozoon 1 64
Leuconia aspera 1 125*
Leucosolenia bothryoides 1 125*
Ligula intestinalis 1 248*
Ligulidae 1 248
Limacina helicina 3 104*
Limax 3 72
Limnadia 2 117
Limnaea 3 77
— *stagnalis* 3 70*, 106*
— *truncatula* 1 226*, 227
Limnaeidae 3 106
Limnatis 2 62
— *nilotica* 2 62
Limnophilus 2 255*
Limnoria 2 150
— *tuberculata* 2 149*
Limulida 3 304
Limulus polyphemus 2 274, 278
Linckia 3 278*
— *laevigata* 3 280
Lineus geniculatus 1 257*
— *longissimus* 1 257
Linguatula 3 5, 7
— *serrata* 3 9
Linguatulida 3 5
Lingula 3 192
Lingulida 3 309
Lingulidae 3 191*
Lipostraca 3 304
Lithobiomorpha 2 165, 168, 171
Lithobius forficatus 2 164*, 166*, 167*, 171*
Lithodidae 2 161
Littorina littorea 3 95*
Littorinidae 3 95
Livoneca 2 151
Lobiferida 1 195, 197
Lobosea 1 15, 16, 33
Locusta migratoria 2 246
Loliginidae 3 142
Loligo 3 117*, 130, 133
— *vulgaris* 3 111*, 117*, 135*, 142
Lomechusa 2 227
Loricata 3 21, 22
Loricifera 1 309, 319
Loxosomatidae 2 67, 68
Loxosomella annelidicola 2 67
— *harmeri* 2 66*
Lubomirskia baikalensis 1 130
Lucanus cervus 2 254
Lucernaria pulmo 1 168
Lucilia 2 259
Lucinida 3 53, 60, 61*
Ludwigothuria atra 3 248
Luidia 3 278
— *latiradiata* 3 279*
Luidiidae 3 278
Lukatiella 3 297
Lumbricidae 2 48, 50
Lumbriculus 2 48
Lumbricus 2 42, 48
— *terrestris* 2 39*, 40*, 41*, 42*, 44*, 45*, 46*, 47, 50
Lycastopsis cataractarum 2 7
Lycogala epidendrum 1 39
Lycosa singoriensis 2 302*
Lymantria dispar 2 257

- Lynceus 2 117
 Lyristes plebeja 2 248*
 Lytta vesicatoria 2 209

 Maccabeus tentaculatus 1 311*
 Machilida 2 239, 240
 Machilis sp. 2 240*
 Macrobiotus 2 316*
 — coronifer 2 319
 Macracanthorhynchus hirudinaceus 1
 277*
 Macrochetus collinsi 1 265*
 Macrodasyoidea 1 279
 Macrostromida 1 202, 211*
 Macrostromum appendiculatum 1 211*
 Madreporaria 1 178, 180
 Magellania venosa 3 185
 Maja 2 110*
 Malacobdella 1 261
 — grossa 1 257*
 Malacostraca 2 89, 91, 97, 112, 139,
 141; 3 299, 307
 Manayunkia 2 31
 Mantis religiosa 2 243*
 Mantoptera 2 239, 243
 Margaritifera margaritifera 3 40, 56*
 Margaritiferidae 3 56
 Margarodes polonicus 2 250, 267
 Marrella splendens 3 299*
 Marrellomorpha 3 300
 Marthasterias glacialis 3 267, 276, 283*
 Mastigophora 1 15, 16, 17
 Mastopfera 2 302
 Maxillopoda 2 89, 98, 123
 Mazocraes alosae 1 236*
 Mecopteroidea 1 7
 Megascolecidae 2 50
 Megascolides 2 44
 — australis 2 37
 Meloidae 2 228
 Meloidogyne 1 284, 301
 Meloidogyne sp. 1 284*
 Melolontha melolontha 2 253
 Melophagus ovinus 2 260
 Membranipora membranacea 3 179
 Menospora polyacantha 1 54*
 Mermithida 1 279, 295, 296
 Merostomata 2 89, 272
 Mesniella maritui 1 90*
 Mesocypris 2 137
 Mesogastropoda 3 92, 95*, 98, 303, 307
 Mesonychoteuthis 3 138
 Mesostoma ehrenbergii 1 214*
 Mesotardigrada 2 319
 Messor 2 265
 — clivorum 2 264

 Metacrinus 3 233
 — nobilis 3 232* 233
 — suborbis 3 233
 Metastrongylus 2 51
 Metazoa 1 7, 97, 98, 101, 104, 107, 109
 Microcystites 3 293
 Micropilina 3 68
 Microspora 1 11, 15, 65
 Microsporea 1 15, 65
 Microstromum 1 211
 — lineare 1 211*
 Middendorffia capream 3 30
 Millericrinida 3 231, 233
 Milnesium tardigradum 2 317, 319*
 Mitra episcopalis 3 101
 Mitridae 3 101
 Mitrospora 1 70*
 Mixopterus 2 273
 Mnemiopsis 1 193
 Mollusca 1 142; 3 15, 22
 Molpadia musculus 3 250*
 Molpadonia 3 246, 250
 Monobryozoon 3 167
 Monocystidae 1 53
 Monogenoidea 1 202, 233
 Monograptus 3 212*
 Monomorium pharaonis 2 265
 Mononchida 1 279, 295, 296*
 Mononchus papillatus 1 295, 296*
 Monoplacophora 3 21, 22, 65, 147
 Monorhaphis chuni 1 128
 Monotarsobius curtipes 2 171
 Monotocardia 3 93
 Multiceps multiceps 1 253
 Multicotyle 1 233
 Murex 3 100*
 Muricidae 3 100
 Musca 1 7
 — domestica 1 7; 2 259, 268
 Muscidae 1 7; 2 259
 Mycale ochotensis 1 121*
 Mycetophiloidea 3 309
 Myopsida 3 141
 Myriapoda 2 163
 Myrmeleonidae 2 255
 Mysidacea 2 97, 140, 144; 3 306
 Mysis relicta 2 143*
 Mystacocarida 2 124
 Myticola 2 134
 Mytilenina 3 57
 Mytilida 3 53, 56, 57*, 58*
 Mytilidae 3 58
 Mytilus 3 40
 — edulis 3 58
 — galloprovincialis 3 58
 Myxidium 1 70*

- lieberkuhni 1 74
- Myxobolus 1 74
- cyprini 1 74
- pfeifferi 1 74, 75*
- Myxogastria 1 16, 39
- Myxomycota 1 37
- Myxosoma cerebialis 2 71, 74
- Myxosporea 1 15, 70
- Myxozoa 1 15, 70
- Myzomenia sp. 3 31
- Myzostomida 2 25, 31
- Myzostomum 2 31
- elagans 2 32*

- Nacardia rhodnii 2 200
- Naegleria 1 36
- gruberi 1 36*
- Naididae 2 39, 45, 48, 49
- Nais 2 49
- Nanaloricus mysticus 1 320*
- Nassula 1 78
- Nassula sp. 1 79*
- Naticidae 3 96
- Nautilida 3 138, 139, 147, 309
- Nautiloidea 3 110, 125, 126, 138, 139, 147, 148*, 303, 305, 307
- Nautilus 3 112, 114, 120, 121, 126, 128* 132, 133, 135
- pompilius 3 111*, 114*, 138
- Nebalia 2 93*
- Nebaliopsis typica 2 140
- Nectocaris 3 301*, 302
- Nectonema agile 1 316*
- Nemathelminthes 1 141, 278, 279, 309; 3 306
- Nematocera 2 258
- Nematoda 1 278, 279, 283, 295
- Nematomenia 3 35
- Nematomorpha 1 278, 309, 316
- Nemertini 1 141, 256
- Neomenia 3 33*, 35
- carinata 3 31*
- Neomysis integer 2 145
- Neopilina 3 66, 67*, 68*
- galatheae 3 66*, 67*, 68*, 69
- Nepa cinerea 2 251
- Nepanthia 3 278*
- Neptunea 3 100
- Nereidae 2 7, 20, 26
- Nereimorpha 2 25, 26
- Nereis 2 11*, 12*, 15*, 16*, 18, 23*
- cultifera 2 26
- diversicolor 2 26
- pelagica 2 8*, 20, 26
- succinea 2 26, 33
- virens 2 20, 26

- Neritidae 3 95
- Neuroptera 2 239, 254; 3 307
- Niphargus orchus 2 147
- Noctiluca miliaris 1 19*, 22
- Nonion umbilicatus 1 43*
- Nopoiulus kochii 2 179
- Nosema apis 1 69
- bombycis 1 69
- mesneli 1 68*
- Notodromas 2 137
- Notomyotida 3 278, 280
- Notonecta glauca 2 251
- Notostraca 2 115; 3 299
- Nucula 3 54
- delphinodonta 3 51*
- Nuculana 3 54
- Nuculanidae 3 54
- Nuculida 3 53, 54
- Nuculidae 3 40, 54
- Nudibranchia 3 72, 82, 92, 101, 103*
- Nummulitida 3 310
- Nymphon 2 311
- distensum 2 310*
- Nymphula nymphaeata 2 257

- Oasisia alvinae 3 202
- Obelia 1 153*, 155*
- geniculata 1 150*, 156
- longissima 1 156
- Obolus 3 192
- Octocorallia 1 169, 174
- Octopoda 3 138, 145
- Octopus 3 135
- dofleini 3 111*, 117*, 132*, 133*, 146
- ornatus 3 119
- vulgaris 3 146
- Oculotrema hypopotami 1 234
- Ocypodidae 2 162
- Ocyropsis crystallina 1 197
- Odonata 2 222, 239, 251, 305
- Odontogriphus 3 301*, 302
- Odontostomatida 1 84, 95
- Oecophylla smaragdina 2 264
- Oegophiurida 3 289
- Oegopsida 3 141
- Oithona plumifera 2 132*
- Oligobranchia 3 198, 201
- Oligochaeta 2 7, 37; 3 303
- Oligohymenophorea 1 84, 89
- Oligotrichida 1 84, 94*
- Oliva 3 101
- Olividae 3 101
- Ommastrephidae 3 142*
- Ommatojulus sabulosus 2 176
- Omphiuma 1 189*

- Oncousoecia diastoporides* 3 181*
Oniscus 2 150
Onychophora 3 9, 10
Ooperipatus 3 14
Opabinia 3 301*, 302
Opalina ranarum 1 32*
Opalinata 1 15, 16, 31
Opalinata 1 15, 16, 31
Opalinida 1 16, 31
Ophiacanthidae 3 290
Ophiactis 3 288
Ophiocomidae 3 291
Ophiocystia 3 295
Ophionotus hexactis 3 287
Ophiura sarsi 3 285*, 286*, 291*
Ophiurida 3 289, 290, 291*
Ophiuridae 3 290
Ophiuroidea 3 223, 266, 289, 295
Ophryoscolex 1 87
— *caudatus* 1 88*
Ophyra 2 260
Opilio parietinus 2 296
Opilioacarina 2 304
Opiliones 2 290, 296; 3 306
Opisthobranchia 3 77, 80, 81, 84*, 86,
92, 101, 306
Opisthopatus 3 15
Opisthorchis 1 218*
— *felineus* 1 221, 227, 228*; 3 98
Orbitolites complanatus 1 43*
Oribatei 2 308
Ornithodoros 2 306
Orthezia urticae 2 249*
Orthoceratoidea 3 147, 148*, 303, 306
Orthonectida 1 107, 109, 136
Orthoptera 2 239, 245; 3 305
Oryza barbarica 2 168
Oryctes nasicornis 2 263
Oscinella frit 2 260
Osmylopa 2 255
Ostracoda 2 89, 96, 97, 98, 102*, 106*
109, 136; 3 299
Ostrea 3 50
— *edulis* 3 57
— *taurica* 3 57*, 58
Ostreidae 3 57
Oxidus gracilis 2 179
Oxypleurites 2 307*
Oxyurida 1 302, 303*
Ozobranchus 2 53, 59

Pachymerium ferrugineum 2 170
Pagurus 2 160
— *beruhardus* 2 159*
— *prideauxi* 2 160
Palaeonemertini 1 260

Palinurus 2 110*, 160
— *elephans* 2 159*
Pandalus 2 110*
— *borealis* 2 158
Pandinus imperator 2 291
Pantopoda 2 309; 3 304
Papilio machaon 2 258
Paralithodes camchatica 2 161*
Paramecium 1 80*, 81*
— *caudatum* 1 77, 78*, 80, 82, 83*, 90
Paranais 2 43
Paraperipatus amboinensis 3 10*
Paraponyx stratiotata 2 257
Parasitiformes 2 304
Paraturbanella 1 280*
Parenteroxenos dogeli 3 69
Parnassius apollo 2 258
Patella 3 72, 82, 86, 88, 89*, 90, 93*
— *pontica* 3 82*
— *tarentina* 3 94
Patellidae 3 94
Patinopecten yessoensis 3 59*, 60
Patiria pectinifera 3 267
Paupoda 2 89, 163, 179, 180*
Paupopus chuxleyi 2 180*
— *lanceolatus* 2 180
— *sylvaticus* 2 181
Paxillosida 3 278, 279, 280*
Pecten 3 50, 59
— *islandicus* 3 50*
Pectinida 3 53, 59*
Pectinidae 3 59
Pedicellina 2 66
— *cernua* 2 64*, 65*, 66*
Pediculus humanus 2 247
— *humanus humanus* 2 247*
Pelagothuria ludwigi 3 249*
Pelagothuriidae 3 250
Pelomyxa 1 34
Peltogaster gracilis 2 129
Penaeidae 2 112, 157, 158
Peneroplis 1 45
Pennatula phosphorea 1 178
Pennatula sp. 1 177*
Pennatulacea 1 144, 174, 177*; 3 304
Pennella 2 134
— *balaenoptera* 2 134
Pentacrinus 3 230
Pentastomida 3 5
Perkinsea 1 15, 52, 53
Perkinsus 1 52
Perillus bioculatus 2 267
Peripatidae 3 15
Peripatoides novaezealandiae 3 11*, 12
Peripatopsidae 3 15
Peripatopsis 3 14

- capensis 3 14*
 Peritrichida 1 84, 91, 92*
 Phacus 1 19*, 21
 Phaeodarea 1 15, 16, 46
 Phagocata gracilis 1 205*
 Phakellia eribrosa 1 121*
 Phalangida 2 296
 Phalangiotarbi 3 306
 Phalangium opilio 2 296, 297*
 Phalodrilus 2 49
 Phascolosoma lurco 2 74
 — margaritacea 2 75, 76*, 78*
 — vulgare 2 80*
 Pheretima 2 39
 Philodina brevipes 1 265*
 Philonicus 2 259*
 Phlebotomidae 1 29
 Phlebotomus papatasi 1 29*
 Pholadidae 3 63
 Pholas dactylus 3 63
 Phoronida 3 158
 Phoronidea 3 159
 Phoronis euxinicola 3 163
 — hippocrepia 3 159*, 163*
 — kowalewskii 3 163
 — ovalis 3 159, 163
 Phoronopsis californica 3 159
 Photobacterium 3 119
 Phoxichilidium 2 313
 Phoxichilus vulgaris 3 11*
 Phrixometra 3 236
 — longipinna 3 236
 — nutrix 3 236
 Phryganea 2 255
 — striata 2 255*
 Phrynophiurida 3 284, 289, 290*
 Phthirus pubis 2 247
 Phylactolaemata 3 165
 Phyllodoce 2 12*
 Phyllodocemorpha 2 25, 27
 Physalia arethusa 1 162*
 Physarum polycephalum 1 39
 Physidae 3 106
 Phytomastigophorea 1 15, 16, 18; 3 309
 Phytoseiidae 2 307
 Pieridae 2 203
 Pieris brassicae 2 257
 Pinctada 3 58
 — margaritifera 3 40, 58*
 Pinna sp. 3 58*
 Pinnidae 3 59
 Pinnotheridae 2 162
 Piroplasmia 1 53, 64
 Piscicola 2 55*, 60, 62
 — geometra 2 53*
 Pisidiidae 3 51, 60
 Pisidium 3 60
 — amnicum 3 61*
 Placentonema gigantissima 1 284
 Placozoa 1 107, 110
 Planoctena 1 195
 Planolineus 1 261
 Planorbidae 3 106
 Planorbis 3 80
 — corneus 3 106*
 Plasmodiophora brassicae 1 41*
 Plasmodiophorea 1 15, 16, 41
 Plasmodium 1 61, 64
 — falciparum 1 63
 — malariae 1 63
 — ovale 1 63
 — vivax 1 63
 Plathelminthes 1 141, 198, 202, 294
 Platyasterida 3 278
 Platyctenida 1 195, 196*
 Plectida 1 279, 300
 Plectronoceratida 3 300
 Plesiodiadema indicum 3 263*
 Pleurobrachia 1 193
 — pileus 1 195
 — rhodopsis 1 193, 196*
 Pleurobranchus testudinalis 3 103
 Pleurotomaria 3 93*
 Pleurotomariidae 3 93
 Plumatella 3 170, 174
 — fungosa 3 174
 Pocillopora 1 183
 Podophora pedifera 3 263*
 Podosphaeraster polyplax 3 281*
 Podura 2 184
 Pogonophora 3 192, 193, 203, 300
 Polybothrus fasciatus 2 171
 Polybrachia annulata 3 197*
 Polybrachiidae 3 194, 199
 Polycelis nigra 1 212, 213*
 Polychaeta 2 7, 25, 37; 3 300
 Polycheles 2 160
 Polycladida 1 202, 205*, 211
 Polycistidae 1 53
 Polycystinea 1 15, 16, 46
 Polydesmida 2 173, 177, 178, 179
 Polydesmus complanatus 2 178
 — montanus ukrainicus 2 173
 Polyergus rufescens 2 265
 Polygonoporus giganticus 1 245
 Polygordiidae 2 27, 37
 Polygordius 2 9, 15, 22*, 27
 Polyhymenophorea 1 15, 84, 93
 Polymastia mammillaris 1 121*
 Polymorphus hippsi 1 275*
 Polyplacophora 3 21, 22, 24*, 147
 Polyplastron multivesiculatum 1 88*

- Polypodiozoa 1 160
 Polypodium hydriphorme 1 159, 160*
 Polystomella 1 45
 Polystomum 1 235*
 — integerrimum 1 237*, 238
 Polyxenida 2 177
 Polyxenus lagurus 2 173, 177*
 Polyzoniida 2 173
 Polyzonium rosalbum 2 175
 Pontogammarus maoticus 2 147
 Pontocypris 2 139
 Pontonema vulgare 1 288*
 Pontotanaeus borceai 2 151
 Porcellanaster coerulans 3 280*
 Porcellanasteridae 3 279
 Porcellio scaber 2 99*, 150
 Porella saccata 3 183*
 Porifera 1 109, 113
 Porocephalida 3 7
 Portlandia 3 54
 Portunus 2 110*
 Potamocypris 2 136
 Potamon 2 162
 Poterion neptuni 1 129*, 130
 Pourtalesia jeffreysi 3 266*
 Priapulida 1 278, 309
 Priapulid 1 313
 — caudatus 1 310, 311*
 Proboscina fecunda 3 181*
 Proditida 3 307
 Prometazoa 1 98, 100, 101, 105*, 109, 143
 Proneomenia sluiteri 3 35
 — thulensis 3 35
 Propeamussiidae 3 59
 Propeamussium 3 59
 Prorodon 1 78
 Prosobranchia 3 70*, 72, 77, 80 81*, 82*, 84*, 86, 89*, 92
 Prostoma 1 261
 Proteroblastus 3 294
 Proterospongia 1 25
 — haeckeli 1 106
 Protobranchia 3 40, 46, 47*, 50, 53, 54*
 Protoclepsid 2 62
 Protodrilidae 2 27
 Protodrilus 2 9, 27
 Protophormia terraenovae 2 268
 Protostelia 1 16, 38
 Protozoa 1 7, 10, 109
 Protracheata 3 10
 Protura 2 183
 Pseudocuma cercoides 2 154
 Pseudomicrorhax dubius 1 78
 Pseudophyllidea 1 202, 245
 Pseudoscorpiones 2 290, 293; 3 306
 Psocoptera 3 307
 Psolidae 3 247
 Psolus phantopus 3 247*
 Psylla mali 2 248
 Psylloidea 2 248
 Pterasteridae 3 282
 Pterastris obscurus 3 281
 Pteria 3 58
 Pteriina 3 57, 58
 Pterobranchia 3 205, 211, 300
 Pteropoda 3 71, 92, 101, 104*
 Pterosagitta draco 3 153*
 Pterotrachea 3 98
 — coronata 3 97*
 Pterotracheidae 3 97, 98
 Pterygioteuthis gemmata 3 118*
 Pterygota 1 7; 2 239, 241
 Ptychopariida 3 306
 Ptygura tihanyensis 1 265*
 Pulex irritans 2 261*
 Pulmonata 3 77, 80, 83, 84*, 86, 92, 306, 310
 Puncturella 3 81
 — noachina 3 81*
 Pycnopia helianthoides 3 283
 Pyrrophyta 1 21
 Radiocyatha 3 298
 Radiophrya hoplites 1 90*
 Raillitiella mabuiae 3 6*
 Ranatra linearis 2 251
 Rapana thomasiana 3 100*
 Rathkea octopunctata 1 156
 Receptaculita 1 135*; 3 306
 Receptaculites neptuni 1 136
 Reduviidae 1 28; 2 251
 Regularia 3 261
 Reigardia sternaes 3 5
 Remipedia 2 89, 122
 Retepora cellulosa 3 183
 Reticulitermes lucifugus 2 244*, 245
 Rhabdias bufonis 1 301
 Rhabditia 1 279, 291, 293, 295, 300
 Rhabditida 1 279, 300
 Rhabdocoelida 1 202, 205*, 214
 Rhabdomezonida 3 307
 Rhabdopleura 3 211, 214, 215
 — normani 3 212*
 Rhinocrinus salvo 2 175
 Rhinocrinus sp. 2 178*
 Rhipicephalus sanguineus 2 306
 Rhipidocystis 3 293, 294*
 Rhipidoglossa 3 80
 Rhizocphala 2 126, 129
 Rhizocrinus lofotensis 3 232*, 233
 Rhizopoda 1 16, 33

- Rhizostoma* 1 167*
 — *pulmo* 1 167
Rhizostomea 1 144, 163, 166, 167*
Rhodnius 2 251
 — *prolixus* 2 200
Rhopalodina lageniformes 3 248*
Rhopalodinidae 3 247
Rhopalomenia aglaopheniae 3 31*
 — *acuminata* 3 32*
Rhopalura ophiocoma 1 137*, 138
Rhynchobdellea 2 53*, 56, 61, 62*
Ridgeia sp. 3 202
Riftia 3 201
 — *pachyptila* 3 200*, 201, 202
Rossella 1 128
Rossia 3 141
 — *macrosoma* 3 141*
Rotaliida 3 310
Rotaria neptunia 1 265*
Rotatoria 1 262, 278
Rotifera 1 141, 261, 262, 294
Rotulus orbiculus 3 265*
Rudimicrosporea 1 15
Rugosa 1 178, 189; 3 306, 307
- Sabellaria alveolata* 2 30
Sabellitida 3 300
Sabellidae 2 17, 31
Saccocirrus 2 27
Saccoglossa 3 92, 101, 104
Saccoglossus kowalevskii 3 204*, 206*, 207*
Sacculina 2 94, 96, 129
 — *carcini* 2 128*, 129
Saga pedo 2 246
Sagitta 3 155*
 — *euxina* 3 151*
Sagittidae 3 156
Salpingoeca 1 25
 — *amphoroideum* 1 25*
Sarcodina 1 15, 16, 33
Sarcomastigophora 1 15, 16
Sarcophagidae 2 259
Sarcoptes scabiei 2 307*, 308
Sarcosporidia 1 60
Sarotrocercus 3 300
Satanas gigas 2 260
Saturniidae 2 203
Scalpellidae 2 126
Scaphopoda 3 21, 22, 107*, 147, 303
Sceliphron 2 263
Schistosoma 1 230
 — *haematobium* 1 230, 231*
 — *mansonii* 1 230
Schistosomatidae 1 218
Schizopyrenida 1 16
- Schneideria mucronata* 1 54*
Scleractinia 1 144, 172, 178, 180, 183*, 3 307
Sclerodactylidae 3 247
Sclerolinum 3 196, 199*
Sclerolinum sp. 3 199*
Scoliidae 2 263
Scolioplanes acuminatus 2 169
 — *maritimus* 2 170
Scolopendra 2 166*, 168
 — *cingulata* 2 170*
 — *gigantea* 2 164, 170, 171
Scolopendrella immaculata 2 182*
Scolopendromorpha 2 165, 168, 170
Scoloplos 2 17
Scorpiones 2 290, 291
Scotia 2 137
 — *segetum* 2 257
Scotoplanes murrayi 3 249*
Scutigera coleoptrata 2 172*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scutigera sp. 2 167*
Scyphozoa 1 144, 163, 166, 188; 3 296
Sedentaria 2 25, 27, 28, 31
Semeostomea 1 144, 166; 3 309
Semnoderes armiger 1 314*
 — *ponticus* 1 313
Sepia 3 123*, 133, 135
 — *australis* 3 119
 — *latimanus* 3 141
 — *officinalis* 3 111*, 112*, 120*, 128*, 129*, 141
 — *pharaonis* 3 141
Sepiadariidae 3 141
Sepiida 3 116*, 138, 140
Sepiidae 3 140
Sepiina 3 140
Sepiola 3 133
Sepiolidae 3 141
Sepioteuthis 3 114
Septibranchia 3 44, 47*, 49, 53, 64
Seriatoropora histris 1 173
Serpula 2 29*
Serpulidae 2 30
Serpulimorpha 2 28, 30
Seticoronaria 1 313
Siadariidae 3 141
Siboglinum 3 198, 199, 201
 — *caulleryi* 3 194, 195*
 — *fedotovi* 3 197*
 — *fiordicum* 3 198*
Sidneyia 3 299*, 300
Simuliidae 2 258
Sinantherina socialis 1 262
Siolineus 1 261
Siphonodentalium lofotense 3 107*

- Siphonophora 1 144, 160
 Sipunculida 2 74, 75, 80*
 Sipunculus 2 77*
 — *edulis* 2 81
 — *polymyotus* 2 80, * 81
 Siricoidea 2 261
 Sminthurus viridis 2 184*, 185
 Solaster papposus 3 281
 Solemya borealis 3 54
 Solemyida 3 53, 54
 Solen vagina 3 62*, 63
 Solenidae 3 63
 Solenogastres 3 21, 25
 Solifugae 2 290, 295; 3 306
 Soluta 3 304
 Somasteroidea 3 291, 295
 Spadella cephaloptera 3 156*
 Spadellidae 3 152, 156
 Spatangoida 3 261, 265, 266*
 Speleonectes lucayensis 2 122
 Speleonectes sp. 2 123*
 Sphaeriidae 3 38, 50, 51, 60
 Sphaerium 3 60
 — *rivicola* 3 60, 61*
 Sphaeroeca 1 25
 — *volvox* 1 106
 Sphaerolaimus balticus 1 293*
 Sphaeroma 2 150
 Sphaerophrya 1 89
 — *magna* 1 89*
 Sphecidae 2 263
 Sphinctozoa 1 135
 Spinulosida 3 278, 281*
 Spiomorpha 2 28
 Spirobolus 2 175
 Spirobrachia 3 195
 — *beklemischevi* 3 197*
 Spirochona gemmipara 1 86*
 Spirodinium 1 87
 Spiroloculina depressa 1 43*
 Spirophrya subparasitica 1 86
 Spirobrachia 2 29*, 30
 Spirostomum 1 78, 94, 98
 — *ambiguum* 1 79*
 Spirula spirula 2 116*, 140
 Spirulina 3 140
 Spirurida 1 279, 305, 306*
 Spongia 1 113, 125; 3 307
 — *zimocca* 1 131*
 Spongilla lacustris 1 130, 131*
 Spongospira solani 1 42
 Sporozoa 1 15, 53
 Squilla oratoria 2 141
 Staphylinidae 2 227
 Stauromedusae 1 144, 166, 167*
 Steineria mirabilis 1 284*
 Stenoglossa 3 92, 99
 Stenothecoida 3 148*, 150
 Stentor 1 78, 93
 — *coeruleus* 1 94
 — *polymorphus* 1 79*, 94
 Stereoderma kirschbergi 3 236, 247
 Stirodonta 3 261, 262, 263
 Stoichactis 1 180
 Stolonifera 1 144, 174, 175*
 Stomatopoda 2 102*, 141
 Stomoxinae 2 260
 Stromatopora 3 306
 Stromatoporoidea 3 303*
 Strombidae 3 96
 Strombus 3 96
 Strongylida 1 279, 295, 301, 302*
 Strongylocentrotidae 3 263
 Strongylocentrotus droebachinensis 3 256*
 — *franciscanus* 3 263
 — *purpuratus* 3 264
 Strongylosoma stigmatosum 2 178*
 Stylaria lacustris 2 38*
 Stylasterida 1 144, 157
 Stylocephalus longicollis 1 55*
 Stylochaeta 1 280*
 Stylommatophora 3 92, 105, 106*
 Stylonichia 1 78
 — *mytilus* 1 79*, 95
 Suberites 1 122
 Succinea 1 231*, 232
 — *putris* 3 106*
 Suctoria 1 80
 Suctorida 1 84, 88, 89*
 Sycon ciliatum 1 121*
 — *raphanus* 1 114, 124*
 Syllis ramosa 2 18, 19*
 Symbiodinium microadriaticum 1 183;
 3 61
 Symperipatus 3 14
 Symphita 2 261
 Symphyla 2 89, 163, 181
 Symphypleona 2 185
 Synagoga 2 130
 — *mira* 2 130
 Synallactidae 3 248
 Synapta maculata 3 251
 — *vittata* 3 245*
 Synaptidae 3 251
 Synaptula hydriformes 3 251*
 Syngamus 2 51
 Syrphidae 2 260

 Tabanidae 2 260
 Tabulata 1 178, 189*; 3 303, 306, 307
 Tachardia lacca 2 267
 Tachinidae 2 260

- Tachypleus 2 274
 — gigas 2 278
 — tridentatus 2 278
 Taenia solium 1 241*, 250, 251*
 Taeniarhynchus saginatus 1 241*, 243*, 250, 251
 Tanaidacea 2 151; 3 307
 Tanais dulongii 2 153
 Tanarctus velatus 2 314*
 Tanystylum conirostre 2 310
 Tardigrada 2 313
 Tectibranchia 3 71, 92, 101
 Tecturidae 3 94
 Tegenaria 2 287*
 Telepus 2 29*
 Tenellia adspersa 3 104
 Tentaculata 2 68
 Tentaculita 3 148*, 150, 304
 Tenthredinidae 2 261
 Teratonympha mirabilis 1 25*, 31
 Terebellomorpha 2 28, 30
 Terebratulida
 Teredinidae 3 63
 Teredo 3 37, 63, 64*
 — navalis 3 64
 — pedicellatus 3 64
 — utriculus 3 64
 Testacealobosia 1 16, 36; 3 311
 Testicardines 3 185, 189*, 190
 Tethya aurantium 1 121*
 Tethys 3 104
 Tetrahymena 1 78, 89
 — pyriformes 1 79*
 Tetrakentron synaptae 2 318
 Tetranychoida 2 309
 Tetrapodili 2 309
 Tetrarhynchus sp. 1 241*
 Tetraxonida 1 125, 129; 3 306
 Tettigonia viridissima 2 245*, 246
 Teuthida 3 138, 141, 142*
 Textularia sagittula 1 43*
 Thalassinidae 2 160
 Thalassocolocyda 1 195, 198
 Thalesa lunator 2 262*
 Thaumatopoea processionea 2 257
 Thecanephria 3 193, 199
 Thecaphora 1 150
 Thecosomata 3 104
 Theodoxus fluviatilis 3 95
 — pallasi 3 95
 Thermozodium esacii 2 318, 319
 Thigmotrichida 1 84, 90
 Thoosa 1 122
 Thoracica 2 126, 127
 Thysanopoda 2 155*
 Thysanoptera 3 307
 Thysanozoon brochii 1 212*
 Thysanura 2 240
 Tineola biseliella 2 257
 Tinerfe cyanea 1 190
 Tintinnida 1 84, 94
 Tintinnopsis 1 94
 Tjalfiella 1 196*
 Todarodes 3 142*, 143
 — pacificus 3 117*, 124*
 Tomopteris 2 26*
 — pacifica 2 25
 Tonicella marmorea 3 23*, 24*, 26*, 30
 Tonna 3 96
 Tonnidae 3 96
 Tortricidae 2 257
 Totateres sp. 2 254*
 Toxoplasma gondii 1 59, 60*
 Toxopneustes pileolus 3 264
 Toxopneustidae 3 264
 Tracheata 2 88, 89, 163
 Trachelocerca 1 85
 Trachilida 1 144, 156, 157
 Trachydermon albus 3 30
 Trematoda 1 202, 216
 Tremoctopus violaceus 3 119
 Trepostomata 3 184
 Treptoplax reptans 1 110
 Triatoma 1 28; 2 251
 Trichinella spiralis 1 297, 298*
 Trichocephalida 1 279, 295, 297*, 298*
 Trichocephalus trichiurus 1 297*
 Trichocerca cylindrica 1 265*
 Trichodina 1 81, 82*
 Trichogramma 2 262
 — evanescens 2 262*
 Trichomonadida 1 16, 30
 Trichomonas foetus 1 31
 — hominis 1 31
 — termopsidis 1 25*
 — vaginalis 1 31
 Trichoplax 1 107
 — adhaerens 1 110
 Trichoptera 2 239, 255; 3 307
 Trichostoma arcticum 3 250*
 Trichostomatida 1 84, 86, 87*
 Tricladida 1 202, 205*, 209*, 212, 213*
 Tridacna 3 61
 — crocea 3 61*
 — elongata 3 61
 — gigas 3 35, 61
 Tridacnidae 3 61
 Trilobita 2 89, 269
 Trilobitomorpha 2 89, 269; 303, 304
 Trilobozoa 1 188*; 3 297
 Triops cancriformis 2 115, 116*
 Trocheta subviridis 2 63

- Trochidae 3 94
 Trochus 3 95
 Trombiculidae 2 308
 Trombidium 2 307*
 Trypanosoma 1 26
 — brucei 1 27
 — brucei brucei 1 26*, 28
 — brucei gambiense 1 27*
 — brucei rhodesiense 1 27
 — cruzi 1 28*; 2 251
 — equiperdum 1 29
 — evansi 1 29
 Tubicinella 2 127
 Tubifex 1 74; 2 51
 — tubifex 2 38*
 Tubificidae 2 38*, 45, 49
 Tubificoides 2 43
 Tubiluchidae 1 313
 Tubiluchus coralicola 1 311*
 Tubipora musica 1 175*
 Tubularia 1 150, 156
 — larynx 1 155*
 Tumulosida 3 278, 280
 Turbo 3 72
 Turbellaria 1 202
 Tylenchida 1 279, 300, 301
 Typhlocoela 1 195

 Uca 2 162
 Udonella 1 215
 — caligorum 1 215*
 Udonellida 1 202, 203, 215*
 Umbellula 1 177*
 Umbrella botanicum 3 103*
 Unio 3 56
 Unionida 3 53, 55
 Unionidae 3 38, 51, 56
 Urodasys 1 280*

 Vaceletia crypta 1 134
 Vallicula 1 195
 Valvata cristata 3 99*
 Valvatida 3 278, 280
 Valvatidae 3 99
 Vampyromorpha 3 120, 138, 143, 144*
 Vampyroteuthis infernalis 3 143, 144*
 Vanadis minuta 2 25, 26*

 Varroa jacobsoni 2 281*, 284*, 305*,
 307
 Velella 1 157*, 188
 Vema 3 69
 — ewingii 3 68
 Venerida 3 53, 61, 62*
 Veneridae 3 62
 Veretillum 1 177*
 Vermetidae 3 97
 Vermetus lumbricalis 3 97*
 Vespa crabro 2 228, 263
 Vespidae 2 263
 Vestimentifera 3 193, 199
 Virgularia 1 177*
 — mirabilis 1 178
 Viteus vitifolii 2 249
 Viviparidae 3 98
 Viviparus contectus 3 98, 99*
 Volvocales 1 22
 Volvocida 1 16, 18, 22
 Volvox 1 13, 22, 24*
 Vorticella 1 81
 — marginata 1 78
 — nebulifera 1 91
 Vorticella sp. 1 79*

 Wiwaxia 3 301*
 Wohlfahrtia magnifica 2 260
 Wuchereria bancrofti 1 305, 306 308*

 Xenocoenochia 3 148*, 149
 Xenophyophorea 1 15, 16, 46
 Xenoturbella bocki 1 215*
 Xenoturbellia 1 202, 215*
 Xerobdella 2 62
 Xiphosura 2 272, 274
 Xyloplax medusifformes 3 291, 292*

 Yoldia 3 54
 Ypsilothuria bitentaculata 3 247, 248*
 Ypsilothuridae 3 247

 Zebrina 1 228
 Zoantharia 1 144, 169, 172, 178
 Zoomastigophorea 1 15, 16 24; 3 309
 Zoothamnium arbuscula 1 92*
 Zorocallida 3 278, 282

ПОКАЖЧИК ТЕРМІНІВ

- Абтуракул 3 200
Авікулярій 3 174
Автогамія 1 66, 71, 84
Автогамія 1 173; 3 227
Автотроф 1 12
Агамонт 1 14, 45
Агерматипні корали 1 184
Адолескарія 1 224
Акантела 1 276*
Акантор 1 276*
Аконції 1 171
Акрогастер 1 192
Акрон 2 82, 90
Аксобласт 1 138
Аксонема 1 46
Аксоподія 1 33, 46
Актинотроха 3 158, 162*
Актинула 1 174
Амбулакральна система 3 218, 270*
Амбулакральні ніжки 3 218, 255*,
270*
Амебїаз 1 35
Амебодїний зародок 1 72
Амебоцит 1 117; 2 42, 77*
Амікгичні самиці 1 268
— яйця 1 268; 2 120
Амітоз 1 81
Амніон 2 232
Ампула 3 159, 218
Амфібластула 1 124
Амфїд 1 292, 293*
Амфїдиск 1 122
Амфотеротокія 2 304
Анальна лопать 2 5, 82
Анальний отвір 1 258
Анаморфоз 2 88, 114
Андроконїї 2 256
Анізогамія 1 18, 52
Анопедїальний вигин 3 18, 21, 90
Антенна 2 8, 82, 91, 163; 3 10
Антенула 2 91
Антрахінони 2 194
Анцеструла 3 179
Апарат екструзїї 1 65
Апїкальний комплекс 1 51
Апофїз 2 94, 304
Аренотокія 2 304
Аристотелїв лїхтар 3 253, 254
Артикуламентум 3 23
Артроподин 2 83
Архентерон 3 221
Архетомія 2 48; 3 163
Архіметаболія 2 237, 238*, 241
Аскарїдоз 1 304
Аскон 1 115*
Атокна частина 2 18, 19*
Атол 1 186
Атрактанти 2 217
Атріум (атріальна порожнина) 2 64,
66, 67; 3 175, 178
Атроцит 1 207
Аурикулярія 3 222*, 244, 245*
Аутозоїд 1 177; 3 174
Базальна мембрана 1 203
— перетинка 1 145
Бівіум 3 239
Бїлатерогастрєя 1 103, 104
Бїокристали 3 217
Бїпінарія 3 222*, 276, 277*
Бластодерма 2 231
Бластопор 1 100
Бластостиль 1 151
Бластула 1 154; 2 20
Ботридїї 1 241
Ботриодна тканина 2 58
Ботрія 1 241
Брахїальний стовбур 3 227
Брахїола 3 276
Брахїолярія 3 222*, 276, 277
Брижа (мезентерїї) 2 11
Бродяжка 1 82, 90
Брунькування 1 120, 151; 2 68
Букальний відділ 2 9
— ганглії 3 83, 127
Бульбус 1 289
Бурса 1 275; 3 286*
Бурсикон 2 212

- Вакуоля 1 12
 — паразитофорна 1 57
 — скороплива 1 12, 34, 49, 80, 81*
 — травна 1 12, 34, 80*
 Велігер 3 20, 51, 52*, 88, 89*, 109, 110
 Вентральна сторона тіла 1 199
 Вертлюг 2 190
 Верхня губа 2 186
 Вестимент 3 201
 Виводкова камера 2 109, 119, 144, 147, 150, 153
 — сумка 2 20, 66; 3 51*
 Видільна система 1 200
 — — метанефридіальна 2 12*
 — — протонефридіальна 1 200, 206*
 Вилка 2 90
 Віброкулярій 3 174
 Війки 1 11, 77
 Вісцеральний синус 2 195
 Вітелогеніни 2 231
 Вітелярій 2 230
 Вічко дорзальне 2 220*
 — латеральне 2 220*
 Вольвенти 1 147
 Вторинноротість 1 309
 Вузечка 3 195
 Вусики параподіальні 2 17
 — перистомальні
 — пігдіальні 2 17
 Вустя черепашки 1 43; 3 71
- Гал 2 197, 249
 Гамета 1 13, 44
 Гамонт 1 44, 55, 86
 Гамонтоциста 1 55
 Ганглії 1 147
 — вісцеральний 3 83
 — вісцеропарієтальний 3 49
 — мантійний, або зірчастий 3 127
 — мозковий 1 201
 — надглотковий 2 6, 14, 15*, 45*, 86, 101, 277*, 278, 286; 3 9, 165, 170
 — оптичний 3 127
 — парієтальний 3 83
 — педальний 3 49, 88
 — підглотковий 2 17; 3 6
 — плевральний 2 83
 — церебральний 3 19, 83
 — цереброплевральний 3 49
 Гастрей 1 102
 Гастричний (шлунковий) щит 3 41
 Гастроваскулярна система 1 152, 192
 Гастродерма 1 141, 143, 191
 Гастрозоїд 1 161
 Гастроліт 2 112
 Гаструляція 1 100
- Гектокотиль 3 133*
 Гектокотильоване щупальце 3 132
 Геміметаболя (неповне перетворення) 2 232, 233*
 Гемоглобін 2 14
 Гемокруорин 2 44
 Гемолімфа 2 84, 94, 100; 3 12, 19
 Гемоцит 2 44, 77*, 207, 208*
 Гемоціанін 2 101
 Гемула 1 122*
 Геніталії 2, 192, 231
 Гермарій 2 230
 Герматилні корали 1 184
 Гермафродитна залоза 3 86
 — протока 3 87
 Гетерогамія 1 52
 Гетерогонія 1 201, 225, 268; 2 120
 Гетеротелергони 2 226
 Гетеротроф 1 12
 Гідрант 1 149
 Гідроплазма 1 150
 Гідроскелет 2 42
 Гідротекса 1 150
 Гіпогенез 1 144, 155
 Гіподерма 1 220, 261, 262, 264, 272, 287; 2 64, 94, 192*, 194
 Гіподермальний валик 1 287
 Гіпостракум *див.* Перламутровий шар
 Гіпосфера 2 21
 Гірудин 2 56
 Гістогенез 2 235
 Гістоліз 2 235
 Гладіус 3 116
 Глаукоте 2 158
 Гломерулулус 3 208
 Глотка 1 169, 278, 282, 288
 Глоткові пори 1 282
 Глохідії 3 51, 53*, 55
 Глютинанти 1 148
 Гнатоподи (клішні) 2 146
 Гнатосома 2 303
 Гнатоторакс *див.* Щелепогруди
 Гнатоцефалон 2 121, 144, 154, 156
 Гнатохілярій 2 173, 174*
 Головна лопать 2 5, 82
 Головогруди 2 82, 91
 Голометаболя (повне перетворення) 2 233, 234*
 Гомілка 2 190
 Гормон активаційний (мозковий) 2 212, 236
 — ембріональної діпаузи 2 212
 — линяльний 2 236
 — ювенільний 2 212, 236
 Гонада 1 154
 Гонофор 1 155, 161

- Гребінчасті придатки 2 291
Грибоподібні тіла 2 17, 211
Грифельки 2 185, 192
Гуанін 2 283
Гуси́нь 2 256
- Дейтомерит 1 53
Дейтонімфа 2 294, 304
Дейтоцеребрум 2 86, 101, 183, 211*;
3 13
Деламінація 1 101, 154
Денце 1 133, 182
Джгут (бич) 3 88
Джгутик 1 5, 11, 17*
Дзижчальце 2 191
Дивертикули шлунка 2 282
Дикроцеліоз 1 227
Диплеврула 3 204, 222*, 223, 276
Диплокаріон 1 66
Диплосоміт 2 173
Дисепімент 2 11, 24, 41
Дисогонія 1 195
Дифілоботріоз 1 247
Дифузний плексус 1 147
Дихальце 2 163, 204*, 285
Доліюлярія 3 222*, 230, 231*, 244,
245*
Доратописс 3 135
Дракункульоз 1 306
Дробіння анархічне 1 100
— білатеральне 1 99*, 100, 294
— детерміноване 1 99; 2 20, 72
— дискоїдальне 3 21, 134
— недетерміноване 1 100
— неповне 1 99
— нерівномірне 1 99; 2 20
— поверхневе 1 99*; 2 231
— повне 1 99; 2 20
— радіальне 1 99*, 100, 309; 3 210
— рівномірне 1 99, 154
— спіральне 1 99*, 100, 210, 268; 2
20, 72; 3 20, 198
- Евригалінний 2 98
Екдистерон 2 103
Екдізон *див.* Гормон линяльний 2
213, 236
Екзокутикула 2 84, 94*, 192*, 193
Екзоподит 2 82, 91
Екзоскелет 2 83
Екзувій 2 113
Екскреторні тільця 2 42
Екстрапаліальна порожнина 3 37
Екструсома 1 76
Ексумбрела 1 151
Ектодерма 1 100, 141
- Ектоплазма 1 11, 33
Елітри 2 27
Ембріонізація 2 88
Ендемік 1 42
Ендобіонт 1 86, 94
Ендодіогенія 1 13, 57
Ендокон 3 148
Ендокутикула 2 84, 94*, 192*, 193
Ендоплазма 1 11, 33
Ендоподит 2 82, 91
Ендосифон 3 148
Ендостерніт 2 276
Енергіда 1 12
Ентеробіоз 1 303
Ентероцельний спосіб утворення це-
лома 3 204
Ентодерма 1 100, 141
Епіболія 1 101, 194; 2 20
Епідерма 1 141, 143, 191
Епідерміс 2 9, 33, 41, 52
Епікутикула 1 271; 2 84, 94, 192*,
193, 315*
Епімерит 1 53
Епіморфоз 2 88, 141, 184, 185
Епіподит 2 82, 91, 98
Епіподіум 3 94
Епістом 3 160, 169
Епісфера 2 21
Епітелій війчастий 1 203*
— занурений 1 203*, 217
— перитонеальний 1 142; 2 9, 11, 41
— пластинний 3 152*
Епітокія 2 19*, 20
Епіточна частина 2 18, 19*
Епіфрагма 3 74
Естети 3 20, 28*
Ефіпій 2 120
Ефіра 1 165, 166*
Ехінококоз 1 253
Ехіноплутеус 3 222*, 259*, 260
- Жалка капсула 1 71
Жирове тіло 2 98, 209*
Життєвий цикл 1 13, 44, 54, 56, 59,
61, 70
Жовтівник 1 209
Жувальний шлунок 2 95
Жувальце *див.* Мандибула
- Задньогруди 2 190
Залоза андрогенна 2 103
— ангенальна 2, 84, 97*, 113, 139
— апікальна 1 220
— білкова 2 41; 3 87
— бісусна 3 40
— гіпобранхіальна 3 16

- коксальна 2 84, 276, 277*, 282*, 283
- лабіальна 2 203
- максиллярна 2 84, 97, 113
- нїдаментальна 3 132
- оптична 3 127
- отруйна 2 280, 291, 299
- павутинна 2 280, 301
- пальцеподібна 3 87
- перикардїальна 3 125
- підшлункова 3 122
- проникнення 1 224
- проторакальна 2 236, 237*
- слизова 1 224; 2 41
- слинна 2 11, 43
- травна 1 266
- цементна 1 276
- цистогенна 1 224
- цукрова 3 26
- чорнильна 3 124
- шийна 1 291*
- Замок 3 36, 185
- Зародкова камера 1 44
 - — макросферична 1 45
 - — мікросферична 1 45
- Зародкова клітина 1 221
 - куля 1 222*
 - смужка 2 88, 109, 231
- Зародкові листки 1 100
- Зачіпка 2 184
- Зоеа 2 110*, 112, 158
- Зонїт 1 313
- Зооїд 1 181; 3 164
- Зооспора 1 38, 41
- Зуб 1 289
- Зябра 2 9, 14, 86, 98; 3 16, 46, 47*
 - адаптивні 3 19, 82
 - перистомальні 3 258
 - трахейні 2 205
 - хвостові 1 310
 - шкірні 3 219
- Зяброва щілина 3 205
- Зяброві нитки 3 200
 - пластинки 3 200
- Ідіосома 2 304
- Ізогамія 1 18, 52
- Імагїнальний диск 2 235, 236*, 261
- Імаго 2 232, 233*
- Імміграція 1 100, 154
 - мультиполярна 1 100
 - уніполярна 1 100
- Інгагінація 1 101; 2 20
- Інтервелом 1 133
- Інтеррадіус 3 267
- Інтерстиціальна фауна 2 124
- Інтима 2 196
- Інфузориген 1 139
- Інфузориформ 1 140
- Іригаційна система 1 115
- Іридосома 3 118
- Іридоцит 3 118
- Каблучка приростання 1 133
- Калікли (хамери) 1 133
- Калікобласт *див.* Склеробласт 1 180
- Канал водоносний 3 120
 - кам'янистий 3 218
- Канатик 3 169
- Капіляр 2 44*
- Капсула полярна 1 71
- Каптур (капор) 3 139, 153
- Карапакс 2 90, 115, 119, 138, 140, 142, 152, 153, 154, 156, 162
- Кардїальна частина шлунка 2 95
- Кардїальні тіла 2 212*, 236, 237*
- Каротиноїди 2 194
- Каудальний (хвостовий) відділ 2 212
- Кенозоїд 3 174
- Кіла капусти 1 41
- Кїнегопласт 1 18
- Кїнегосома 1 81, 76
- Кїнобласт 1 106
- Клапан кардїальний 2 197
 - пілоричний 2 198, 199
- Клітина вегетативна 1 22, 97
 - генеративна 1 22, 72
 - епітеліально-м'язова 1 143
 - жалка 1 144, 147, 148*
 - жовткова 1 209
 - інтерстиціальна 1 148
 - клейка 1 192*
 - мікрогранулярна 1 118
 - моноенергїдна 1 12
 - нейросекреторна 2 102, 236, 237*; 3 85
 - перикардїальна 2 202
 - поліенергїдна 1 12
 - рабдитна 1 118, 204
 - ретинальна 2 107, 218
 - сферулярна 1 188
 - уратна 2 202*
 - фагоцитарна 1 288
 - хлорогенна 2 14, 25, 44, 45
- Клітина-екскреторфор 1 267
- Клішнїа 2 146, 152, 156
- Клоака 1 266; 2 31
 - статева 1 209
- Кнідоциль 1 147
- Кнідоцит *див.* Клітина жалка
- Колар 3 176, 181
- Коленцит 1 116*, 117

- Коловертальний апарат 1 262, 263
 Колонія 1 13, 145, 151
 — мономорфна 1 145
 — поліморфна 1 145
 Комірець 3 205
 Комісура 2 15
 — субцеребральна 3 27
 Комплементарний тип парування 1 82
 Конектива 2 15
 — навкологлоткова 2 15, 86
 Коноїд 1 51
 Конхіолін 3 16
 Конхіоліновий шар 3 16, 40
 Кон'югація 1 13, 82
 Копулятивна сумка 1 209, 275
 Копулятивний орган 1 209, 219
 Копуляція 1 13, 32
 Кораліт 1 181
 Кораловий риф 1 185, 186
 — — бар'єрний 1 185
 — — береговий 1 185
 Кораційд 1 244*, 247
 Кормідій 1 162
 Кортекс 1 75
 Крило 2 191*
 Криптобіоз 2 319
 Кришечка 2 30, 31
 Кришталевий стовпчик 3 41
 Кришталик 1 153; 2 17; 3 86
 Ктенідій (*див.* Зябра) 3 19, 22, 27
 Кубушка (ворочок) 2 246
 Куліга 2 246
 Кутикула 1 262, 264, 271, 272*, 286;
 2 10*, 39, 64, 70, 75, 83, 86, 94,
 315*; 3 6, 11, 32, 192*, 193
 Кутикулярний щит 3 77
 Кутис 3 17, 217
- Лабіринт 2 283
 Лабіум *див.* Нижня губа
 Лабрум *див.* Верхня губа
 Лалка 2 190
 Ларвоциста 1 249
 Лаурерів канал 1 219
 Лацерація 1 151, 179
 Легеневі мішки 2 284
 Легені 2 301; 3 16, 83
 — водяні 3 219, 242
 — трахейні 2 99*
 Лейкон 1 114, 115*
 Лейшманіоз вісцеральний (кала-
 азар) 1 30
 — шкірний (пендинська виразка) 1 29
 Лемніски 1 273
- Личинка аскотораїдна 2 130
 — копеподитна 2 134
 — мізидна 2 110*, 112
 — мюлерівська 1 209, 210*
 — пентакринусова 3 230, 231*
 — циприсоподібна 2 126, 129
 Линяння 2 88
 Лігамент 2 285; 3 36
 Лійка 3 113
 Лікофора 1 240, 255
 Ліхневмони 2 227, 228
 Лобоподія 1 33
 Лорика 1 319
 Лофофор 3 158, 159, 167
 Лофоцит 1 116, 117
 Люцифераза 2 210
 Люциферин 2 210
 Лялечка 2 234
- Мадрепорова пластинка 3 218
 Макрогамета 1 52, 97
 Макрогамонт 1 56
 Макрозод 1 93
 Макромер 1 194
 Макросклерит 1 126
 Макроцилії 1 197
 Максила 2 91, 164, 180, 183, 186, 189*
 Максилоподи 2 123
 Мальпігієві судини 2 85, 163, 165,
 199, 200, 201*, 282*
 Малярія 1 61, 63, 64
 — триденна 1 63
 — тропічна 1 63
 — чотириденна 1 63
 Мандибула 2 91, 164, 173, 180, 183,
 186, 189*
 Манка 2 145, 150, 151, 153, 154
 Мантійна борозна 3 22
 — порожнина 3 16, 113, 184, 187
 Мантійний комплекс органів 3 16,
 22
 Мантія 2 16, 37*, 39, 113, 184, 187
 Марига 1 217
 Мастакс 1 262
 Матка 1 219
 Матковий дзвін 1 275
 Мегалестет 3 28
 Мегалопа 2 110*, 112, 158
 Медуза 1 144
 Медузод 1 155
 Мезентеріальні нитки 1 171
 Мезентерій 2 11, 24, 25, 41, 69, 76; 3 208
 Мезоглея 1 143, 164
 Мезодерма 1 100, 199
 Мезодермальна смужка 2 21, 111

- Мезохіл 1 114, 117
 Мейоз 1 14
 Меланін 2 194
 Мембрана 1 77
 Мерозоїт 1 52, 57, 61
 Мером 1 136
 Меронт 1 65
 Метаболія 2 20
 Метагенез 1 13, 45, 52, 144, 155, 166, 249; 2 18; 3 211
 Метамерія 2 7
 — гетерономна 2 7, 81
 — гомономна 2 7, 25, 37
 Метаморфоз 2 21, 111
 Метанаупліус 2 110*, 111, 130, 157
 Метанефридій 2 6, 12*, 43, 58
 Метатрох 2 21
 Метатрохофора 2 23*, 24
 Метациркарія 1 225
 Миготлива клітина 1 200, 206*
 — петля 3 155
 Миготливе полум'я 1 206*
 Мікрестет 3 28
 Мікровілі 1 290
 Мікрогамета 1 52, 97
 Мікрогамонт 1 56
 Мікросоїд 1 93
 Мікромери 1 194
 Мікронема 1 51
 Мікронуклеус 1 82
 Мікропора (ультрацитостом) 1 51, 52, 57
 Міросклерит 1 126
 Міроспори́діоз 1 69
 Мікротрихія 1 242*
 Мікротрубочки 1 11, 76
 Мікрофіламенти 1 11, 76
 Міксограф 1 18
 Міксоцель 2 84, 88, 94, 100; 3 9, 12
 Міктичні самці 1 269
 — яйця 1 269; 2 120
 Міоцит 1 116*, 117, 118
 Мірацидій 1 220, 221*
 Міхур полів 3 240, 269
 — сечовий 1 218, 267
 Мішкетом 2 209
 Мішетоцит 2 209*
 Мішки повітряні 2 204
 Мішок анальний 2 68
 — жовтковий 3 134
 — любовної стріли 3 88
 — перетинчастий 3 180
 — протостія 3 77
 — сім'яний 2 47
 — чорний 2 123*, 124
 Мозок ортогонний 1 208, 218
 — ендонний 1 207, 267, 270
 Монозоїчність 1 255
 Моногамія 1 13
 Морула 1 154
 М'яз-замикач 3 37
 — колумелярний 3 74
 — ретрактор 1 258, 310
 М'язи асинхронні 2 196
 — гладенькі 1 199; 2 9, 196
 — попережносмугасті 2 195
 — синхронні 2 196
 Надкрила 2 191
 Наупліус 2 110*, 124, 126, 128*, 129, 131, 139, 155, 157
 Наяда 2 232, 241, 242*, 252
 Невроподія 2 9
 Нектохета 2 23*
 Нектофор 1 161
 Нематоген 1 138
 Неогенія 1 254
 Нерв антенальний 2 17
 — пальпальний 2 17
 — перистомальний 2 17
 Нервова драбина 2 15, 36
 Нервова система апікальна 3 220
 — — гіпоневрально 3 220
 — — дифузна 1 147
 — — ектоневрально 3 220
 — — розкидано-вузлова 3 20
 Нервова трубка 3 204, 209
 Нервовий плексус 3 20
 — стовбур педальний 3 27
 — — плевровісцеральний 3 27
 Нефридій 2 6, 12, 13, 43, 44
 Нефроміксії 2 13*, 18, 68, 71, 72, 79
 Нефропор 2 58
 Нефроцит 2 284
 Нижня губа 2 183, 186
 Нирка 3 18
 Ніжки яйценосні 2 310
 Німба 2 232, 233*, 241; 3 8*
 Нога 1 264; 3 16, 185
 Ногошелепа 2 91, 142
 Нотоподія 2 9
 Нотохорда 3 205, 207
 Нутрошевий мішок 3 21
 Ньюхальна ямка 2 8
 Оболові породи 3 192
 Одонтобласти 3 25
 Оещій 3 170
 Око 1 153, 2 8, 16*; 3 87*, 129*
 — апозиційне 2 219
 — бічне 2 288*
 — інвертоване 2 18, 59*, 208*, 209

- наупліальне 2 105, 106*
- неінвертоване 2 18, 59*
- серединне 2 288*
- суперпозиційне 2 219
- фасеткове 2 86, 106*, 107, 218, 219*
- Олігомеризація 2 13
- Олігомерні тварини 2 25, 32
- Оматидій 2 86, 218, 219*
- Омохроми 2 194
- Онкосфера 1 244*, 245
- Онтогенез 1 13, 98
- Онх 1 289
- Оогамія 1 52, 97
- Оотека 2 242, 243
- Оотип 1 219
- Ооциста 1 52, 57
- Оперкулум (кришечка) 3 176, 183
- Опісторхоз 1 227
- Опістосома 2 272
- Орган абортальний 1 193*; 2 66; 3 178
- аурикулярний 1 208, 213
- боянусів (нирка) 3 44
- Галера 2 289
- гіаліновий 3 61
- джонстонів 2 215
- кеберів 3 45
- кюв'єрів 3 241
- ліроподібний 2 288, 289*
- осьовий 3 228, 258
- пальпальний 2 289
- проникнення 1 220
- п'ятикамерний 3 228
- ретроцеребральний 1 267
- свічення (фотогенний) 2 210*
- субрадулярний 3 28, 129
- темешварів 2 175
- тимбальний 2 226
- тимпанальний 2 215*, 216*
- тім'яний 1 260
- фронтальний 2 66
- хордотональний 2 217
- Ортогон 1 207, 218
- Оскулум 1 114
- Ості 2 100, 165
- Остракум *див.* Порцеляноподібний шар
- Осфрадій 3 16, 20, 22, 85
- Осьовий комплекс 3 259, 273, 274*
- Отоліт 3 243
- Отоциста 3 243, 244*
- Офіоплутеус 3 222*, 288*
- Павутинні бородавки 2 300*, 301
- Пайптобласт 3 173
- Паксила 3 269*
- Палетка 3 64
- Паличковий апарат 1 78
- Палінтомія 1 13
- Пальпи 2 8, 30, 310
- Пальпон 1 161
- Пальці 1 264
- Панцир 1 264
- Папіла 1 292, 293; 3 196
- Парабазальне тіло 1 20
- Паразити енергетичні 1 68
- Паразитизм облігатний 1 36
- факультативний 1 36
- Параподія 2 5, 8*, 25, 28, 29*, 31, 39, 52
- Паратомія 2 48
- Паренхіма 1 111, 199, 200; 2 34, 52, 54, 64, 65; 3 17
- Паренхімула 1 103, 104, 123, 154
- Партеногенез 1 268; 2 48
- Парус (велом) 1 151; 3 20, 51
- Парусник *див.* Велігер
- Педипальпа 2 82, 272, 279
- Педицелярія 3 217, 252, 253*, 269*
- куленосна 3 254
- Пелікула 1 18, 51, 76
- Пенетранта 1 147
- Пентакринус 3 230, 231*
- Пентакула 3 245*
- Передньогруди 2 190
- Перигемальна система 3 219
- Перикардальний синус 2 100, 195
- відділ цілома 3 17
- Перикардій 3 205, 208
- Перинеїральний синус 2 195
- Перинотум 3 22, 24
- Периостракум *див.* Конхіоліновий шар
- Перистом 3 251
- Перистомій 2 8, 39
- Перитрофічна мембрана 2 198
- Періодоморфоз 2 176
- Перламутровий шар 3 16, 40
- Перлина 3 39, 40*
- Петалоїди 3 265
- Печінка 2 96, 281*; 3 18, 123
- Пігідій 2 5, 7, 23, 33, 43, 52
- Підклішня 2 148
- Пілпідій 1 260, 261*
- Пілорична частина шлунка 2 96
- Пінакодерма 1 114, 116
- Пінакоцит 1 115, 116*
- Піноцитоз 1 12
- Пінула 3 194, 227
- Пірамідки (шелепи) 3 254
- Піхва 1 87, 209

- Плавці 3 114, 151
Плазмалема 1 33, 76
Плазмодій 1 72, 73*
Плакула 1 103
Планоспіраль 3 71
Планула 1 154, 155*, 174
Пластинка тім'яна 1 260; 2 21, 22*
— цитоплазматична 1 217
Пластинки адамбулакральні 3 267
— амбулакральні 3 267
— брахіальні (хребці) 3 226
— волоскові 2 217, 218*
— епітеліальні 1 220
— маргінальні (крайові) 3 267
— щелепні 3 284
Плейральний гребінь 2 190
— стовпчик 2 191
Плейрит 2 83, 190
Плейстон 1 162
Плеотельсон 2 91, 144, 149
Плероцеркоїд 1 244*, 247
Пневматофор 1 161; 3 216
Поліембріонія 1 224; 3 178
Полізоїчність 1 254
Полімеризація 1 12
Полімерні тварини 2 25
Поліморфізм 2 224
Поліп 1 144
Поліпід 3 164
Поліпняк 1 182
Пологова пора 1 223
Полос аборальний 1 190; 3 216
— анімальний 1 98, 174
— вегетативний 1 98, 174
— оральний 1 190; 3 216
Полярна капсула 1 71
— трубка 1 65
Полярне (преконоїдальне) тільце 1 51
Полярний якірний диск 1 65
Поляропласт 1 65
Поплавець 3 216
Пори водяні 3 228
Порожнина гастральна 1 143
— парагастральна (атріальна) 1 114
Порожнина тіла первинна (скізоцель) 1 141, 262, 270, 278, 309; 2 35 3 18
— вторинна (целом) 1 142; 2 5, 11, 24*, 34*, 55*, 70, 76; 3 13*, 18, 25, 32*, 41, 120, 158*, 164, 187, 196, 204, 206, 218
Пороцит 1 116*, 118
Порошиця 1 80
Порцеляноподібний шар 3 16, 40
Постанулярна частина тулуба 3 196
Поясок 2 37, 47, 52
Преанулярна частина тулуба 3 196
Призматичний шар *див.* Порцеляноподібний шар
Прикріпний диск 1 232
Прикріпні трубочки 1 280
Прилегли тіла 2 212*, 236, 237*
Природне вогнище трансмісивної хвороби 1 28
Присосок 1 217; 2 52; 3 112*, 178
Проглотида 1 240
Прокутикула 2 34, 84, 192*, 193, 315*
Промінь (рука) 3 267
Проостракум 3 115
Просома 2 272
Простомій 2 5, 7, 23, 33, 39, 52
Протаспіс 2 271*
Протомерит 1 53
Протонефридій 1 200, 256, 267, 270, 282, 309; 2 6, 12, 21, 35, 37, 67, 71
Протонімфа 2 294, 304
Протоподит 2 82, 91
Прототрох 2 21, 66, 67
Протоцеребрум 2 86, 183, 210, 211*;
3 13
Протоцефалон 2 90, 121, 141, 144, 154, 156
Процеркоїд 1 244*, 247
Псевдогемальна система *див.* Перигемальна система
Псевдодопілярія 3 245
Псевдозигота 1 41
Псевдозоома 2 142
Псевдоплазмодій 1 37
Псевдоподія 1 11, 15, 33
Птерини 2 194
Птероторакс 2 190
Пупарій 2 235, 258
Рабдит 1 204
Рабдосома 3 215
Радіус 3 267
Радула *див.* Тергга
Радулярна піхва 3 25
Рахіс 1 177
Реабсорбція 2 283
Регенерація 1 144; 2 18
Редія 2 222*, 223*
Резилін 2 83
Ректальні сосочки 2 200
Рено-перикардіальний отвір 3 26
Репеленти 2 217
Ринофор 3 131
Рогівка 2 18; 3 86
Ромбоген 1 138
Ропалій 1 165*

- Роптрій 1 51
 Рострум 2 119, 140, 142, 156, 162; 3 115
 Рот вторинний 3 203
 Ротовий апарат гризучий 2 188, 189*
 — — гризучолижучий 2 188, 189*
 — — лижучий 2 188
 — — ріжучосисний 2 188
 — — сисний 2 189*
 — — колючосисний 2 189*
 Ротовий диск 1 169
 Рука 3 112, 184
- Самозапліднення 2 48
 Сапрофаг 1 19
 Сегмент 2 5, 8
 Сегменти ларвальні 2 23, 25
 — постларвальні 2 24, 25
 Сенсила 1 45, 46*, 87, 201, 208; 2 213*
 — дзвоноподібна 2 214
 — трихоїдна 2 213*, 214*, 288
 Сепіон 3 115
 Сепія (фарба) 3 124
 Септа 1 133, 168 *див. також* Дисепімент
 Середня кишка 1 205
 Середньогруди 2 190
 Сероза 2 232
 Серпуліт 2 31
 Серце 2 85, 100, 165, 206, 207*, 277, 286*; 3 19, 188, 197
 Сечова кислота 2 201, 202
 Сечостатеви́й комплекс 1 312
 Сизигій 1 55
 Сикон 1 114, 115*
 Симетрія білатеральна 1 199
 — радіальна (променева) 1 142; 3 216
 Синганглії 2 86
 Синзоеа 2 142
 Синтомія *див.* Шизогонія
 Синус навколокишковий 2 14
 — перивісцеральний 2 195
 — перикардіальний 2 195
 — перинеїральний 2 195
 Синцефалон 2 91, 122, 123, 130, 135, 146, 148, 152
 Сифон 2 71; 3 38, 114, 115, 256
 Сифоногліф 1 169
 Сифонозоїд 1 177
 Сікула 3 215
 Сім'явивідний канал 1 209
 Сім'явилорскувальний канал 1 209
 Сім'яний міхур 1 218
 Сім'яник 1 209
 Сім'яприймач 1 219; 2 47, 230; 3 132
- Сім'япровід 1 209
 Сітківка (ретина) 2 17; 3 86
 Скаліди 1 309
 Скелет внутрішній 1 199, 172; 2 276, 280; 3 21
 — зовнішній 1 172; 2 83
 Склерит 1 172; 2 83, 190
 Склеробласт 1 172, 180
 Склеросепта 1 172
 Склеротека 1 172
 Склероцит 1 118
 Склоподібне тіло 2 17; 3 129
 Сколекс 1 240, 241*
 Сколопідій 2 214, 215*
 Скопула 1 81
 Соленошит 2 12*, 13
 Соргувальне поле (шлунка) 3 77
 Соргувальні зони шлунка 3 43
 Сперматозоїд 1 98; 2 108*, 109
 Сперматофор 1 316; 2 87, 107; 3 133*
 Сперматофорний орган 3 133
 Спермій 1 98
 Список 1 289
 Спікула 1 47, 120*, 172; 3 255
 Спінобласт 3 173
 Спонгін 1 119
 Спонгіоцит 1 118
 Спора 1 52, 65, 70, 71
 Споробласт 1 67
 Спорогонія 1 54, 56, 66
 Спорозоїт 1 51*, 52, 54, 57, 61
 Споронт 1 66
 Спороплазма 1 65, 66
 Споросак 1 155
 Споросиста 1 220, 222*
 — дочірня 1 222
 — материнська 1 222
 Стадія (у трипаносомових)
 — амастигінна 1 26, 27*
 — епімастигінна 1 26, 27*
 — промастигінна 1 26, 27*
 — трипомастигінна 1 26, 27*
 Статевий відділ целома 3 17
 — синус 3 220
 — тяж 3 220
 Статобласт 3 173
 Статоліт 1 153, 193, 208; 2 16, 105
 Статоцист 1 153*, 208; 2 16*, 17, 105, 106, 145; 3 86, 129
 Стебельце 1 91; 2 64; 3 186, 187
 Стебельчасті тіла (*див.* Грибоподібні тіла) 2 17, 211
 Стегно 2 190
 Стерніт 2 83, 190
 Стигма («вічко») 1 20
 Стигма (дихальце) 2 163, 285

- Стилєт 1 289
 Столон 2 64; 3 215
 Стома 1 288
 Стоматогастрична нервова система 2
 211, 212*
 Стравохід 1 288
 Стрибальна вилка 2 184
 Стробіла 1 165, 166*, 240
 Стробіляція 1 165, 166*
 Субімаго 2 241, 242*
 Субкутикула 1 287
 Субумбрела 1 151
 Сферидії 3 259*
 Схізоцель *див.* Первинна порожнина
 тіла
 Сцифістома 1 165, 166*
- Тагма 2 81
 Тазик 2 190
 Тегментум 3 23
 Тегумент 1 217*, 242*
 Тека 1 150, 181; 3 215
 Телергони 2 226
 Телобласт 2 21
 Телобластичний спосіб утворення
 целома 2 21, 24
 Телоподит 2 91
 Телотокія 2 304
 Телотрох 2 21
 Тельсон 2 82, 90, 123, 130, 141, 144
 Тенії 1 133
 Тергіт 2 83, 190
 Тертка 3 18, 76*
 Тетрахіменіум 1 78, 89
 Тифлозоль 2 43; 3 43
 Тільце Меліса 1 219
 Тідеманові тільця 3 269
 Токсоциста 1 77
 Торнарія 3 210
 Торсійний процес 3 90
 Травлення позакишкове 2 199, 282
 Травна вакуоля 1 49
 — залоза (печінка) 2 96, 281*; 3 18,
 123
 Трансмисивні хвороби 1 28, 63; 2 268
 Трахеї 2 163, 204*; 3 9, 14*
 Тремагодоз 1 225
 Тривіум 3 239
 Трипанозомози:
 — нагана 1 29
 — парувальна хвороба 1 29
 — сонна хвороба 1 27, 28
 — су-ауру 1 29
 — хвороба Чагаса 1 28
 Тритонімфа 2 294, 304
 Тритоцеребрум 2 86, 101, 211*; 3 13
- Трихоботрія 2 288, 289*
 Трихоцисти 1 77
 Трофоцит 1 52
 Трофонт 1 86, 91
 Трофосома (живляча залоза) 3 201
 Трофоцит 2 202*
 Трохофора 2 21, 22*, 23*, 64, 66*, 68,
 72*, 79*, 80; 3 20, 30*, 52, 88, 89,
 109
 Туніка 3 113
 Турбоспіраль 3 71
- Убіквіст 1 269
 Ультрацитостом *див.* Мікропора
 Умбрела 3 143
 Урночка 2 77*
 Урогенітальний комплекс *див.* Сечо-
 статевиий комплекс
 Уропода 2 154
- Фагоцит 1 204
 Фагоцитела 1 106, 107*
 Фагоцитобласт 1 106
 Фагоцитоз 1 12
 Фазмід 1 293
 Фаринкс *див.* Глотка
 Фасциольоз 1 227
 Феромони 2 226
 — агрегації 2 226
 — слідові 2 226
 — стабільності структури сім'ї 2 227
 — статеві 2 226
 — тривоги 2 227
 Філамент 3 47, 55, 144
 Філоподія 1 33, 43, 47
 Філосома 2 110*, 112, 158
 Фіна 1 249
 Флавоноїди 2 194
 Флоскули 1 319
 Флотобласт 3 173
 Фотофор 2 155; 3 118*, 119
 Форезія 2 294
 Фрагментація 1 173
 Фрагмокон 3 115
 Фурка 2 90, 120, 122, 130, 141, 190
- Хазяїн остаточний (дефінітивний) 1
 57, 59, 67, 225
 — проміжний 1 57, 59, 63, 220
 — резервуарний 1 27, 220, 277
 Харчовий резервуар 2 197
 Хеліфори 2 310
 Хеліцери 2 82, 272, 279
 Хемосинтез 3 193, 197, 201
 Хижак 1 19
 ХіаSTONEВРІЯ 3 83, 90

Хітин 2 83
Хітиноїди 2 83
Хлороагенна тканина 2 43
Хлорокруорин 2 14, 44
Хоанодерма 1 114
Хоаноцит 1 166*
Хобот 1 256, 309; 2 68, 70, 75
Хоботкова піхва 1 256, 273
Хоботок 1 270; 3 205
Хоріон 2 109, 230
Хребець 3 284
Хроматофор 1 12; 2 104; 3 118*

Целом 2 5, 11, 24*, 34, 55*, 70, 76; 3 13*, 32*, 120*, 159, 164, 204*, 205, 218
Целомодукт 1 142; 2 13*, 18, 31, 46, 47; 3 9, 17, 25, 161, 165, 188*, 197
Целомоцити 3 164, 218, 243
Целюляризація 1 108
Ценосарк 1 151, 169, 181
Ценоцій 3 214
Центральна капсула 1 46
Ценур 1 244*, 249
Церебральна дуга 3 27*
Церкарія 1 222*, 223*
Церки 2 185, 192
Церкомер 1 236, 247, 249
Цестодоз 1 245
Цефалізація 2 8, 82
Цефалоторакс *див.* Головогруді
Цидипідна стадія 1 195
Цикломорфоз 1 269*; 2 120
Цирі 1 77, 95
Циртоцит 1 200, 206*; 2 35
Цистакант 1 276*
Цистид 3 164
Цистицерк 1 244*, 249
Цистицеркоз 1 251
Цистицеркоїд 1 244*, 249
Цистозоїд 1 161
Цитопрокт *див.* Порошиця
Цитоскелет 1 15, 76
Цитостом 1 12, 77
Цифонаут 3 178*
Ціпатура 1 77, 78

Черевна нервова трубка 2 184

Черевний нервовий ланцюжок 2 7, 15*, 45, 86, 101, 167, 277*, 286, 287*
Черепашка 1 36, 37; 2 117, 138; 3 16, 37, 115*, 116, 184
— дексиотропна 3 71
— еволютна 3 72
— інволютна 3 71
— леотропна 3 71
«Чудова сітка» 3 242*

Шестигачковий зародок *див.* Онко-сфера

Шизогонія 1 13
— еритроцитарна 1 62
— позаеритроцитарна 1 61
Шийка 1 240
Шистосоматоз 1 230
Шкірно-м'язовий мішок 1 199, 256, 270, 278, 309; 2 5, 24, 33, 39, 40*, 52, 68; 3 17
«Шлунковий млин» 2 96
Шлунок 1 152, 164, 192, 266; 2 95, 197
— жувальний 2 95, 197; 3 177
— смоктальний 2 281
— кардіальний 3 271
— пілоричний 3 271

Щелепи 2 11, 82, 91, 164, 173, 180, 181, 186; 3 284, 289
Щелепогруді 2 90, 141
Шупальця амбулакральні 3 228
— ловецькі (ловильні) 1 88; 3 112
— ротові 3 240*
— сисні 1 80, 83
Шупики 2 188

Ядерний дуалізм 1 75

Ядерний цикл 1 13

Ядро 1 11

— вегетативне 1 44, 71, 75, 137

— генеративне 1 44, 72, 75, 138

Язик 3 18

Яечник 1 209

Яйцеклад 2 192

Яйцепровід 1 209

Підручник

**Щербак Галина Йосипівна
Царичкова Діана Борисівна
Вервес Юрій Григорович**

ЗООЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

Книга 3

**Художник оправи *Г.Т. Задніпр'яний*
Художній редактор *Т.О. Шур*
Технічний редактор *І.М. Лукашенко*
Коректори *А.В. Бородавко,*
*А.І. Бараз, Л.Ф. Іванова***

Підп. до друку 09.09.97. Формат 84 × 108/32.
Папір офсетний. Гарн. Тип Таймс. Офсет. друк.
Ум. друк. арк. 18,48. Ум. фарбов. 18,8. Обл.-вид. арк. 21,63.
Вид. № 3797. Зам. № 7-3077

Видавництво «Либідь» при Київському університеті 252001 Київ, Хрещатик, 10

Свідоцтво про державну реєстрацію № 05591690 від 23.04.94.

Щербак Г.Й. та ін.
Щ 61 Зоологія безхребетних: Підручник: У 3 кн. Кн. 3/
Г.Й.Щербак, Д.Б.Царичкова, Ю.Г.Вєрвєс. — К.:
Либідь, 1997. — 352 с.
ISBN 5-325-00663-0.

У третій книзі підручника розглянуто десять типів тварин: П'ятиустки, Онїхофори, Молоски, Щетинкощелепні, Фороніди, Моховатки, Плечоногі, Погонофори, Напівхордові та Голкошкірі. В окремому розділі наведено дані про історичний розвиток безхребетних. Вміщено предметні покажчики українських і латинських назв тварин та термінів, які згадуються в усіх трьох книгах підручника.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Щ 1907000000 – 022
1997

ББК 28.691я73