

Г.Й.ЩЕРБАК
Д.Б.ЦАРИЧКОВА
Ю.Г.ВЕРВЕС

Зоологія

БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

КНИГА 2

Затверджено Міністерством освіти України

Підручник для студентів
біологічних спеціальностей університетів

КИЇВ
«ЛИБІДЬ»
1996

*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. Мнншенко

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.

1907000000-036
щ 224-96 - Без оголошення

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

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (Annelida)	5
Клас Багаїщехинкові (Polychaeta)	7
Підклас Бродячі (Errantia)	25
Підклас Сидячі (Sedentaria)	27
Підклас Мізостоміди (Myzostomida)	31
Клас Динофіліди (Dinophilida)	33
Клас Малошчєтинкові (Oligochaeta)	37
Клас П'яни} (Hirudinea)	52
Підклас Стародавні п'явки (Archihirudinea)	61
Підклас Справжні п'явки (Euhirudinea)	61
ТИП КАМПТОЗОЇ, АБО ВНУТРІШНЬОПОРОШИДЕВИ (Kamptozoa, або Entoprocta)	64
Клас Камптозої, або Внутрішньопорошицеві (Kamptozoa, або Entoprocta)	64
ТИП ЕХІУРИДИ (Echiurida)	68
Клас Ехіуриди (Echiurida)	69
ТИП СИПУНКУЛЩИ (Sipunculida)	74
Клас Сипункуліди (Sipunculida)	75
ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (Arthropoda)	81
Підтип Зябродишні, або Ракоподібні (Branchiata, або Crustacea)	89
Клас Цефалокариди (Cephalocarida)	113
Клас Зяброногі ракоподібні (Branchiopoda)	114
Клас Реміпедії (Remipedia)	122
і Клас Максилоподи (Maxillopoda)	123
Підклас Містакокариди (Mystacocarida)	124
Підклас Вусоногі (Cirripedia)	125
Підклас Веслоногі (Copepoda)	130
Підклас Зяброхвості, або Коропоїци (Branchiura)	134
Клас Черепашкові ракоподібні (Ostiacoda)	136
Клас Вищі раки (Malacostraca)	139
Підтип Трахейнодишні (Tracheata)	163
Клас Губоногі (Chilopoda)	164
Клас Двопарноногі (Diplopoda)	173

Клас Пауโรปоди (Pauropoda)	179
Клас Симфіли (Symphyla)	181
Клас Покритошелепні (Entognatha)	182
Клас Комахи, або Відкритошелепні (Insecta, або Ectognatha)	186
Підклас Первиннобезкрилі, або Шетинкохвістки (Apterygota, або Thysanura)	240
С__ Підклас Крилаті (Pteiygota)	241
Підтип Тршіобітоподібні (Trilobitomorpha)	269
Клас Трилобіти (Trflobita)	269
* Підтип Хеліцерові (Chelicerata)	272
Клас Меростомові (Metostomata)	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 (Atapei)	298
Підклас Кліщі (Acagina)	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 Багатошетинкових.

Кільчасті черви мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок, вкритий ззовні еластичною кутикулою. У деяких групах на покривах частково зберігається війчастий 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 пігідії.

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.

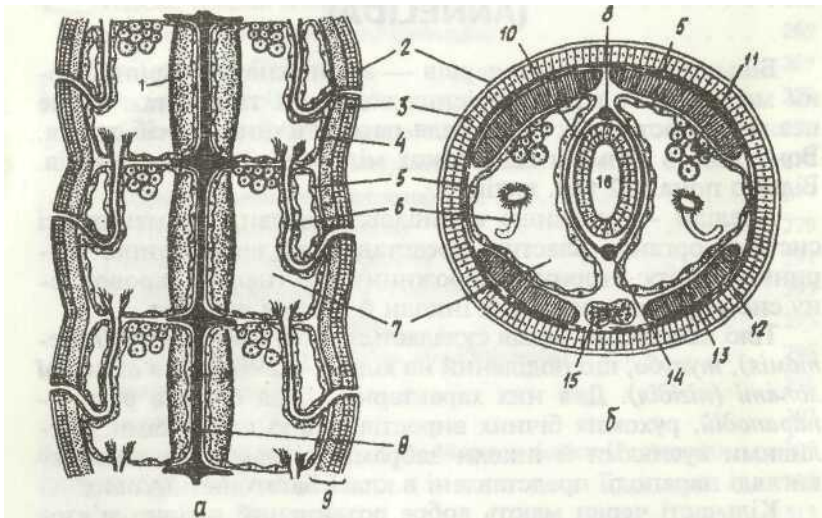


Рис. 1. Схема будови кільчастих черв'яків:

a — поздовжній переріз; *b* — поперечний переріз; 1 - кишка; 2 - кутикула; 3 - епідерміс; 4 - дисепимент; 5 - целомічний епітелій; 6 - метанефридій; 7 - целом; 8 - спинна кровоносна судина; 9 - шкірно-м'язовий мішок; 10 - навколокишковий синус; 11 - гонада; 12 - кільцева мускулатура; 13 - поздовжня мускулатура; 14 - черевна кровоносна судина; 15 - черевний 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 черв'яків: спинна та черевна судини з'єднані кільцевими; є навколокишковий кровоносний 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 черв'яків дихають усією поверхнею тіла, деякі мають спеціалізовані органи дихання — шкірні зябра, що розташовані на параподіях або на простомії.

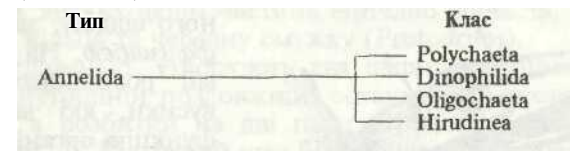
Нервова система складається з головного мозку — парного надглоткового ганглію, що з'єднаний кільцевими стов-

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 целома (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: Багатошкетинкові (Polychaeta), Динофіліди (Dinophilida), Малошкетинкові (Oligochaeta) та П'явки (Hirudinea). Перші два класи часто об'єднують у підтип Безлоаяскові (Aclitellata), решту — у підтип Пояскові (Clitellata).



КЛАС БАГАТОШКЕТИНКОВІ (POLYCHAETA)

Цей клас об'єднує понад 6 тис. видів морських (переважно) та прісноводних (рідше) тварин. Відомий один тропічний вид *Lycastopsis 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 багатошкетинкових (рис. 2) складається з головної лопаті (простомії), сегментованого тулуба та анальної лопаті (пігідії). На простомії розташовані органи чуття: пара

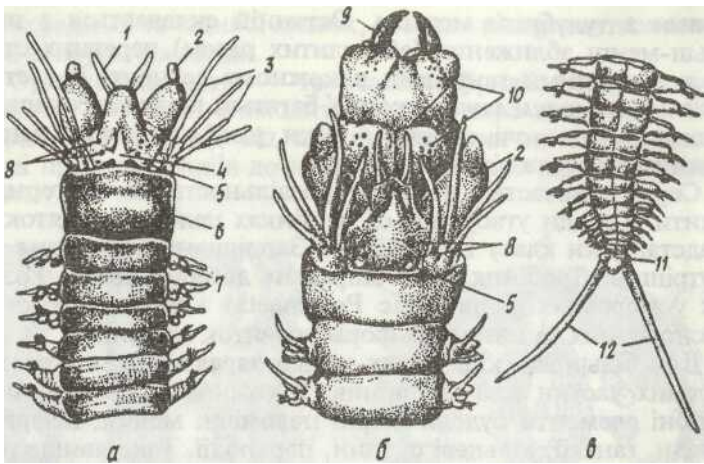


Рис. 2. Зовнішня будова *Nereis pelagica*:

a — передній кінець із втягнутим букальним відділом; *б* — з вивернутим; *в* — задній кінець; / - антена; 2 - палець; 3 - вусики перистомія; 4 - простомій; 5 - нюхальна ямка; 6 - перистомій; 7 - траподій; # - очі; 9 - щелепа; 10 - букальний відділ; 7-7 - тілдії; 12 - пігдіальні 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 — параподій.

Параподія (рис. 3) — мускулястий, нечленистий виріст стінки тіла, що складається із суцільної базальної части-

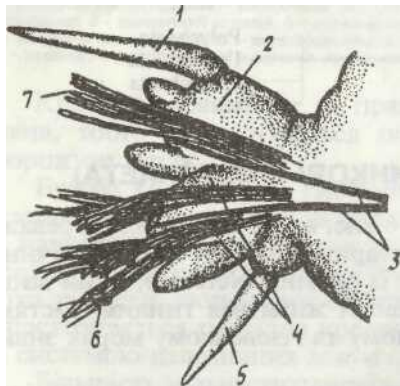


Рис. 3. Параподія *Nereis pelagica*:

1 - спинний вусик; 2 - нотоподія; 3 - опорні щетинки; 4 - нервподія; 5 - черевний вусик; 6 - щетинки параподії; 7 - щетинки ногоподії

ни і двох гілок — спинної (нотоподія) та черевної (нервподія). На нотоподії та нервподії 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 (пігдій) 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

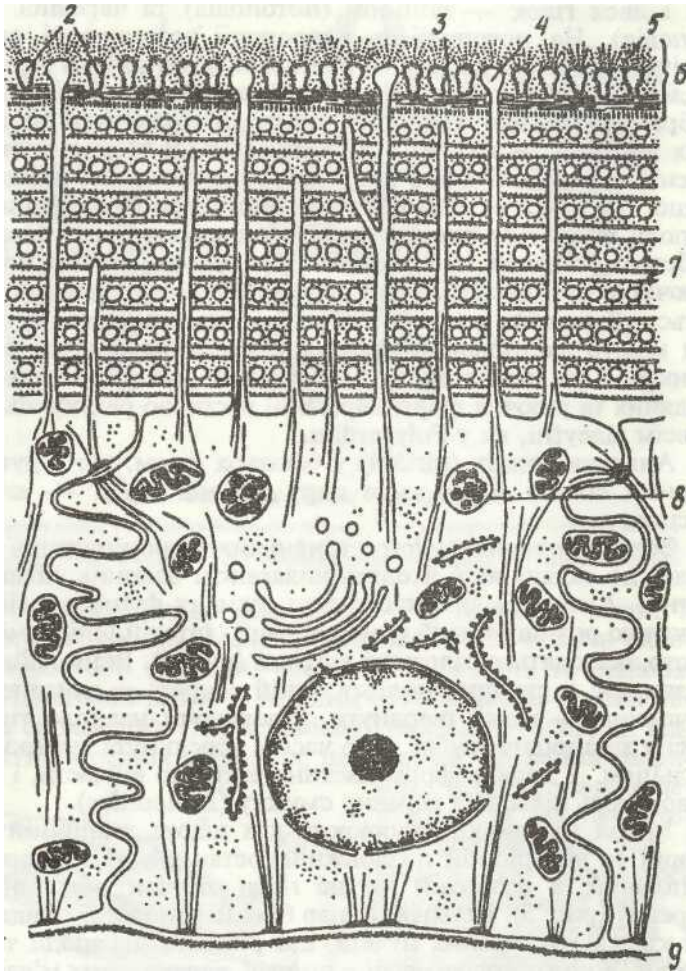


Рис. 4. Схема будови кутикули поліхет за даними електронної мікроскопії:

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

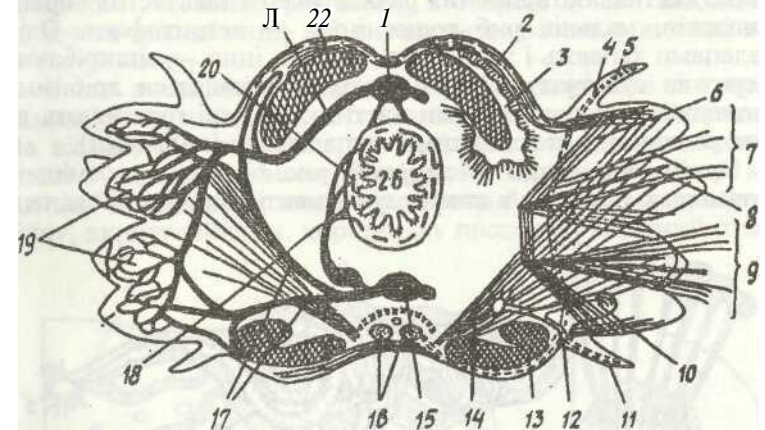


Рис. 5. Схема поперечного зрізу через сегмент тулуба Nereis:

1 - спинна судина; 2 - кільцева мускулатура; 3 - ціліо-фагоцитарний орган; 4 - спинний вусик параподії; 5 - його нерв; 6 - м'язи щетинок; 7 - нотоподія; 8 - опорна щетинка; 9 - нервоподія; 10 - метанефридій; 11 - черевний вусик; 12 - видільний отвір; 13 - параподіальний 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 амeboцні 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 хітинощі 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 мускуляста, 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, молосків, мальків риб тощо; інші — детритофаги. Одні щелепами хапають і утримують здобич, інші — зішкрібають детрит із субстрату. Сидячі поліхети живляться дрібними організмами й органічними частинками, які підганяють до рота розвиненими головними щупальцями (пальгами).

Органи виділення — *нефридії* (рис. 6) завжди розміщені метамерно, попарно в кожному сегменті. Внутрішній кінець

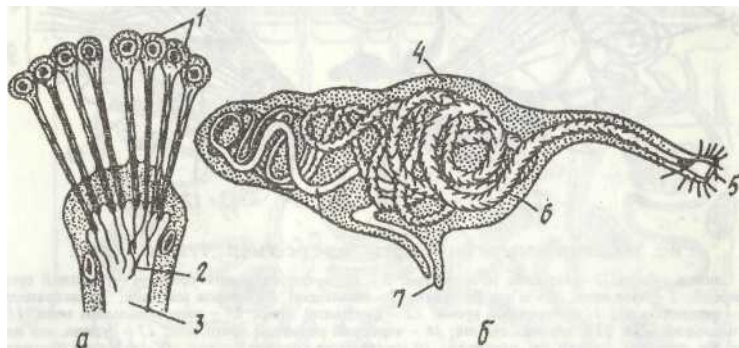


Рис. 6. Органи виділення поліхет:

1 — кінцевий відділ нефридія *Phyllodoce* з соленоцитами; 2 — метанефридій *Nereis*; / — соленоцити; 3 — миготливе полум'я; 4 — залозиста маса; 5 — лійка; 6 — нефридіальний канал; 7 — видільний отвір

кожного нефридія знаходиться в целомічній порожнині сегмента, канал нефридія проходить через дисепімент 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 — соленошлів, 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 змін. 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.

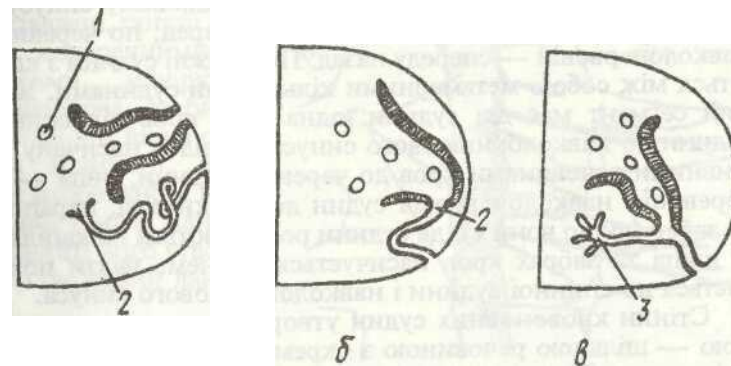


Рис. 7. Схема взаємовідносин між нефридіями та целомодуктами поліхет:

а — самостійні целомодукт і метанефридій; б, в — нефроміксії (стінки нефридіїв зображено чорними, стінки целомодуктів заштриховано); / — 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 *Irma 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 *хлорагогетими*.

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 куцоподібну форму. У середині 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 навколо-

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'єдані 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 ПАРАПОДІЙ ВІДПОВІДНОГО СЕГМЕНТА**. Кожний 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,

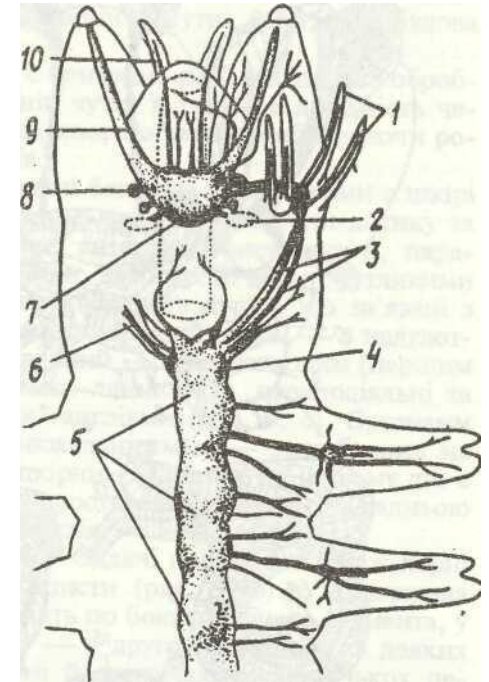


Рис. 8 Нервова система передньої частини тіла *Nereis*:

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 різноименні ганглії.
 ** Нервові стовбури, що з'єднують одноименні ганглії.

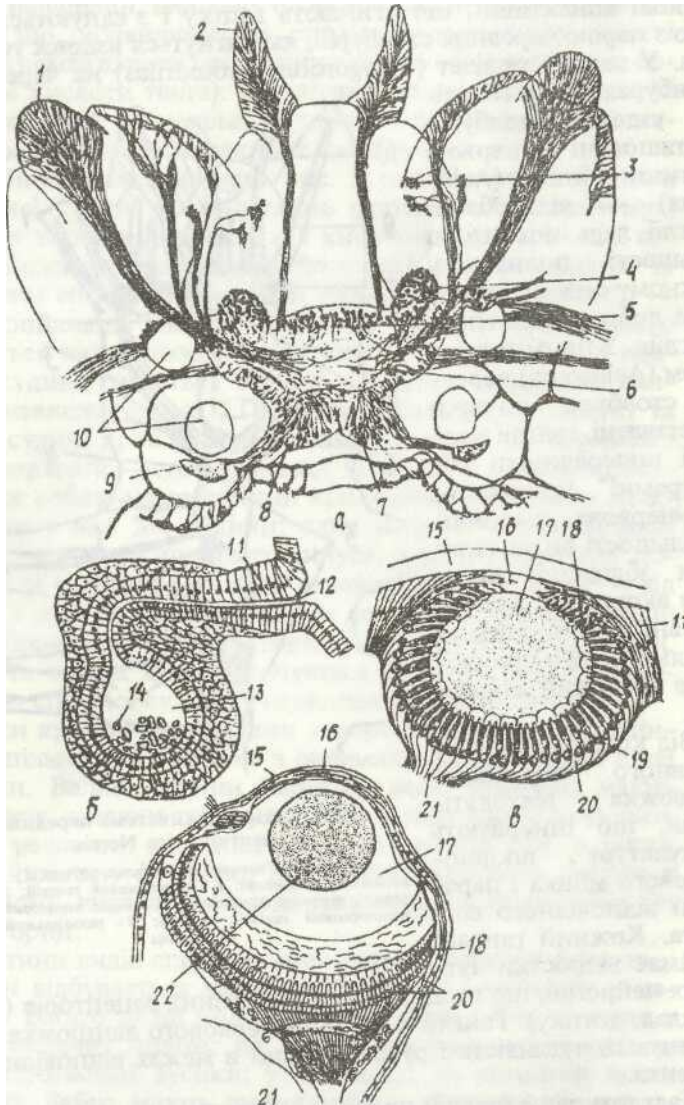


Рис. 9. Органи чуття поліхет:

а - чутливі закінчення на простомії *Nereis*; б - статочист *Arenicola marina*; а, г - перерізи через око *Nereis* та *Alciorea santrami* відповідно; 1 - пальпи з їхніми чутливими клітинами; 2 - антени; 3 - нервові закінчення на м'язах; 4 - стебельчасті тіла; 5 - передній мозок; 6 - середній мозок; 7 - задній мозок; г - чутливі клітини нюхальних органів; 9 - нюхальні органи; 10 - очі; 11 - епідерміс; 12 - протока статочиста; 13 - його пухирець; 14 - статоліт; 15 - кутикула; 16 - рогівка; 17 - склоподібне тіло; 18 - світлочутливі палички; 19 - пігментні клітини; 20 - зорові клітини сітківки; 21 - нерв; 22 - кришталік

або 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 і, крім того, спеціалізованими органами. Органи дотику та хімічного чуття — пальпи, антени, перистомальні, пароподібні 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), пароподібні 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 — статочисти (рис. 9, б). У піскожила (*Arenicola marina*) вони лежать по боках першого сегмента, у сабелід (родина *Sabeilidae*) — у другому сегменті, в деяких видів статочисти 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». Статочисти сприймають коливання води або ґрунту, в результаті чого тварина ховається в трубку. Бродячі поліхети статочистів 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 *Aicysora*) очі ще більш ускладнені: воно відокремлюється від шкіри, перетворюючись на замкнений міхур, де формуються двопуклий кришталік та склоподібне тіло, а епітелій над кри-

шталиком стає прозорим, утворюючи рогівку. Таке око навіть здатне до акомодатції: завдяки дії скоротливих волоконець кришталек може наблизитися до сітківки або віддалитися від неї, що дає змогу тварині розглядати предмети на різних віддальх (рис. 9, г). 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, пароподіях і навіть на пігдії. 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, роздільностатевої тварини. Статевий диморфізм у них відсутній. Гонадии утворюються метамерно в більшій частині або кількох сегментах у стінках целома. Статеві продукти через розриви ціломічного епітелію потрапляють до целома, де дозрівають, плаваючи в ціломічній 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 гонадии розвиваються лише в певній, переважно задній частині тіла, що зветься *епітокною*. Вона різко відрізняється від передньої *атокної* частини: на її пароподіях 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; досягній 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.

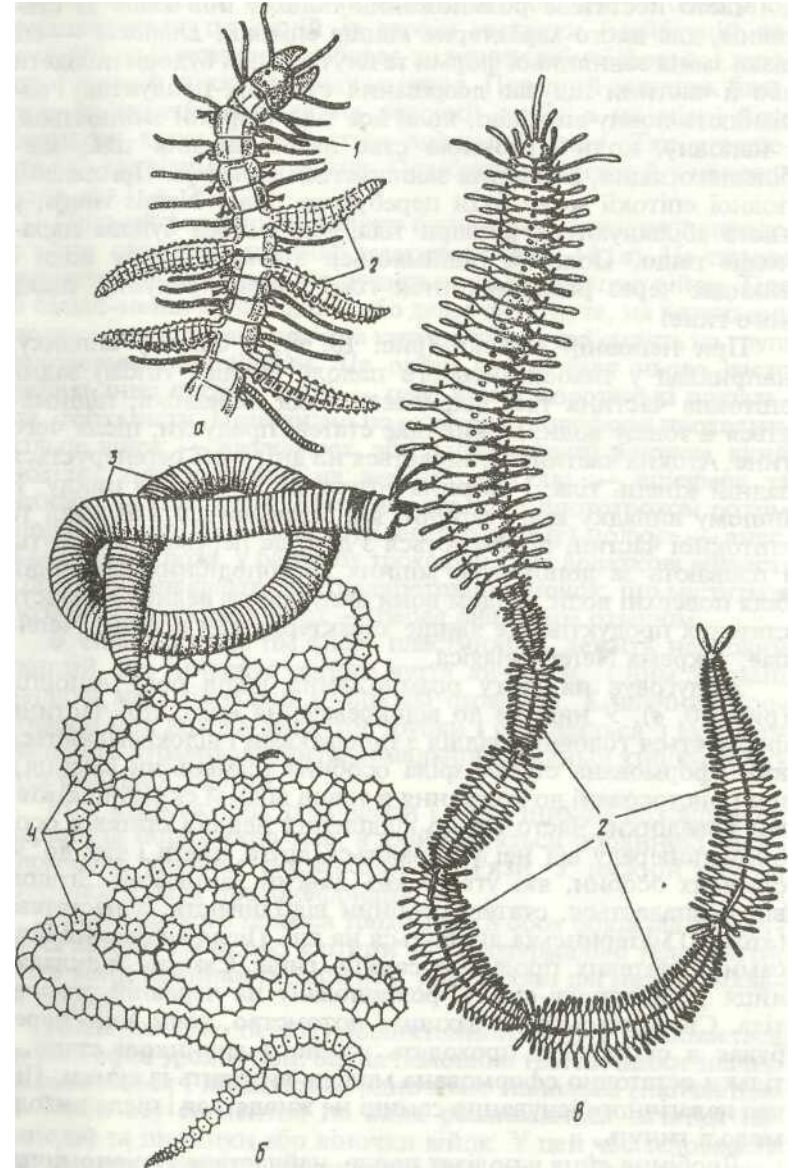


Рис. 10. Розмноження поліхет:

- бічне брунькування *Syllis ramosa*; б - неповна епітокія тихоокеанського палоло *Eunice viridis*;
- нестатеве розмноження *Autoiutus*; / - атокна та 2 - епітокіні особини; 3 - атокна частина тіла;
4 - епітокія

Часто нестатеве розмноження лоліхет 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 пароподій 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 пароподій 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. Своїм 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. Гастру-

ла має бластопор на вегетативному полюсі. Потім бластопор видовжується по одній із сторін гаструли (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, статоцисти. Приблизно по екватор/трохофори проходить кільце війок — *прототрох*, або передротевий віночок, який поділяє тіло личинки на верхню півкулю — еггісферу 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 післяротевий віночок, що містяться позаду рота, та *телотрох* — перед анальним отвором.

В епісфері, під тім'яною пластинкою, лежить нервовий ганглії, 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 протонєфридів.

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 пароподій 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.

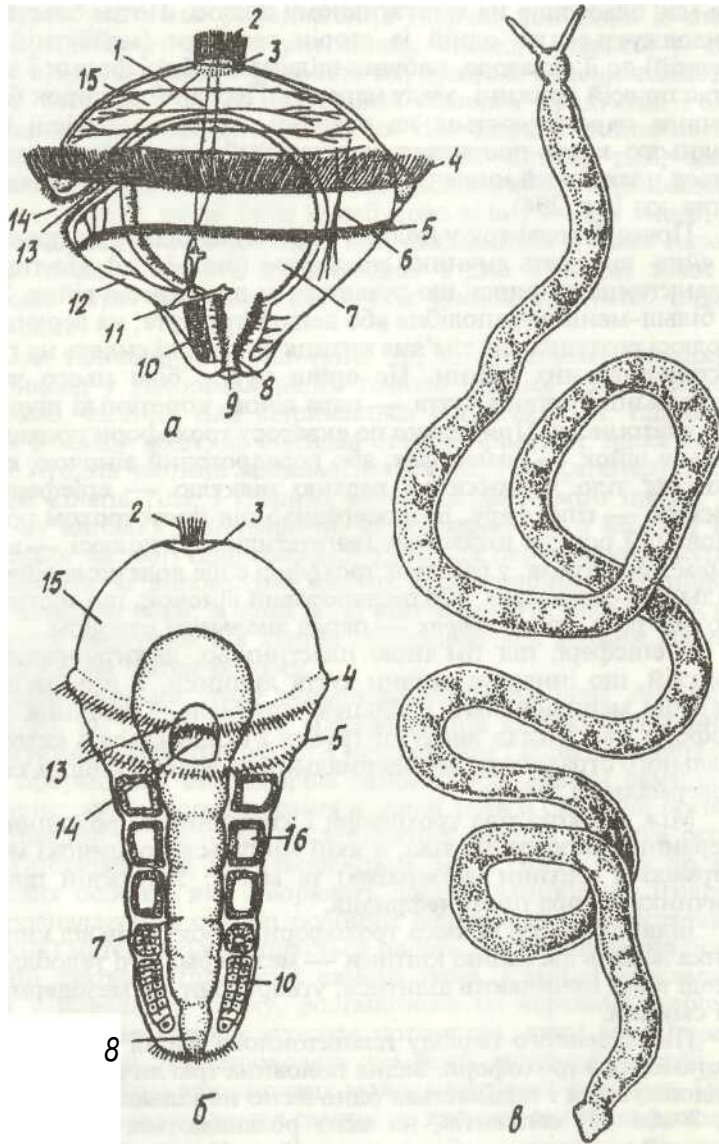


Рис. П. Метаморфоз Polygordius:

а - трохофора; б - її дальший розвиток; в - доросла особина; / - нервові стовбури; 2 - тім'яна китиця; 3 - тім'яна пластинка; 4 - прототрох; 5 - метатрох; 6 - м'язи; 7 - середня кишка; * - задня кишка; 9 - анус; 10 - мезодермальна смужка; // - протонефридій; 12 - гіпосфера; 13 - передня кишка; 14 - рот; 15 - епісфера; 16 - целомічні мішки

Найчастіше целомічні мішки залишаються у личинки суцільними, проте в деяких видів вони розділяються, утворюючи по парі целомів у кожному сегменті. Личинку, що має кілька сегментів, називають *метатрохофорою*. Її тіло складається з головної лопаті (простомія), яка становить майже незмінну 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*.

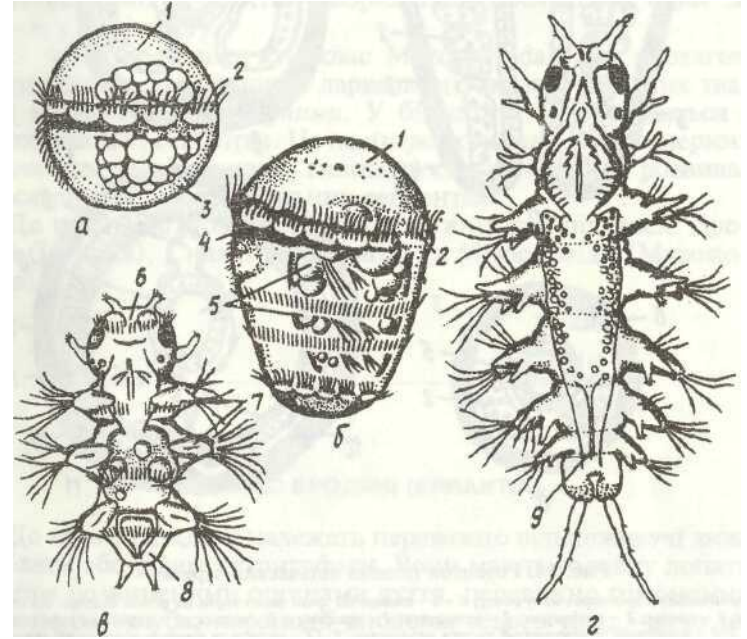


Рис. 12. Личинкові стадії Nereis:

а - трохофора; б - метатрохофора; в - нектохета; г - молода донна форма; / - епісфера; 2 - прототрох; 3 - гіпосфера; 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 черевного нервового ланцюжка. Згодом на задньому кінці личинки, перед анальним отвором, утворюється зона росту, спереду від якої один за одним формуються сегменти, що зветься *постларва/їниши* (рис. 12, г).

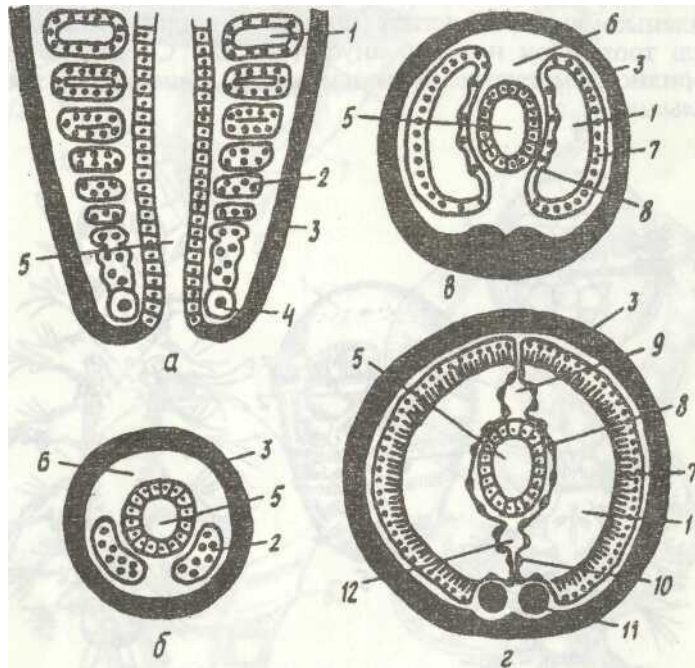


Рис. 13. Розвиток целома кільчастих червів:

а - фронтальний зріз через зону росту; *б* - *г* - 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 і 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 кожен мішок 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 дисепименти. Кровоносні судини виникають між

двома шарами целомічного епітелію у спинній та черевній брижах (мезентеріях). За рахунок клітин мезодермальних смужок формуються також мускулатура шкірно-м'язового мішка і кишечника, клітини целомічної рідини, крові, хлорагенні 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 черв'ях гонади, целопродукти та нефридії розвиваються лише в постларвальних сегментах.

До класу Багатощетинкових належать три підкласи: Бродячі (*Errantia*), Сидячі (*Sedentaria*) та Мізостоміди (*Myzostomida*).

Клас	Підклас
Polychaeta	Errantia Sedentaria 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, пароподії вповдовж 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*, *Nereimorpha* та *Eunicomorpha*. 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. Пароподії видозмінені у своєрідні плавці. Це переважно хижаки, наприклад *Tomopteris pacifica*, що живе в північно-західній частині Тихого океану. Тіло в нього прозоре, пароподії 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 гараподії з довгими щетинками, що в основному призначені для повзання. Серед них перш за все слід згадати представників родини Nereidae з ряду Nereimorpha, які меш-

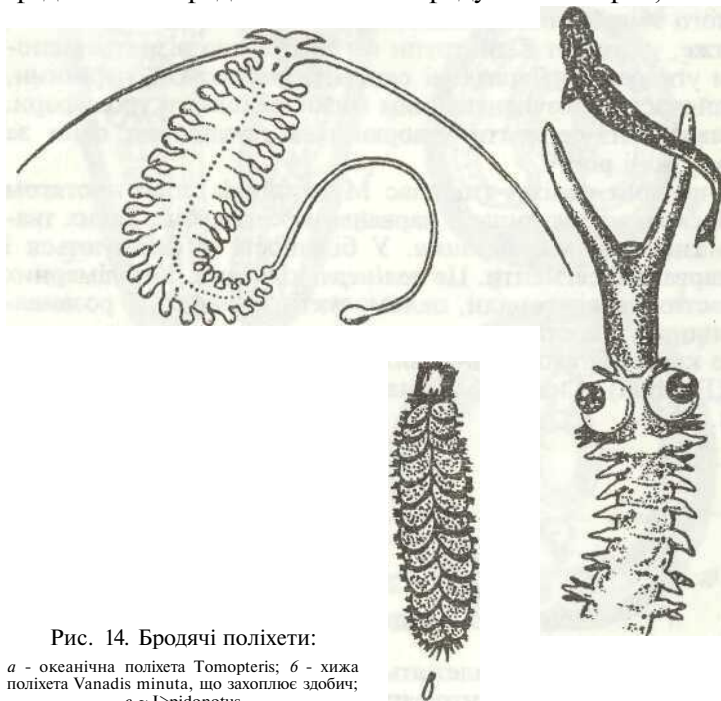


Рис. 14. Бродячі поліхети:

a - океанічна поліхета *Tomopteris*; *б* - хижка поліхета *Vanadis minuta*, що захоплює здобич; *в* - *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 Phylidocetomorpha. 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, молюсків 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 Eunicetomorpha. Серед них особливо відомий палоло, про якого вже згадувалось вище (див. рис. 10, *б*). Сюди ж належать представники родин Protodrilidae 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 смугі моря або на невеликих глибинах (до 20 м) у піщаному ґрунті, пересуваючись у щілинах між піщинками. Ці черви не мають справжніх параподій; замість них є або пучечки щетинок (*Saccocirrus*), або кільця війок (*Protodrilus*). 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 динофілідами в окремий клас Archiannelida, 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.

ПІДКЛАСИДЯЧІ (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 слабо 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 риучі та сидячі форми.

До підкласу *Sedentaria* належать чотири ряди: *Drilomorpha*, *Spiromorpha*, *Terebellomorpha* та *Serpulimorpha*. Серед них виділяють дві екологічні групи: риучі форми, які живляться переважно органічними речовинами ґрунту, й форми, що живуть у трубках і живляться дрібними частинками, що уловлюються з води їхнім шупальцевим апаратом.

До першої групи належать представники ряду *Drilomorpha*, наприклад піскожили; другу групу становлять переважно представники інших трьох рядів. Серед риучих форм найбільш відомі піскожили — великі (завдовжки до 30 см) черви. Так, *Arenicola 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 моллюсків, панцирів крабів, трубок інших поліхет, водоростей. У багатьох видів до органічної рогоподібної речовини, яку виділяють шкірні залози, приклеюються сторонні частинки: піщинки, уламки черепашок моллюсків тощо, що підвищує міцність

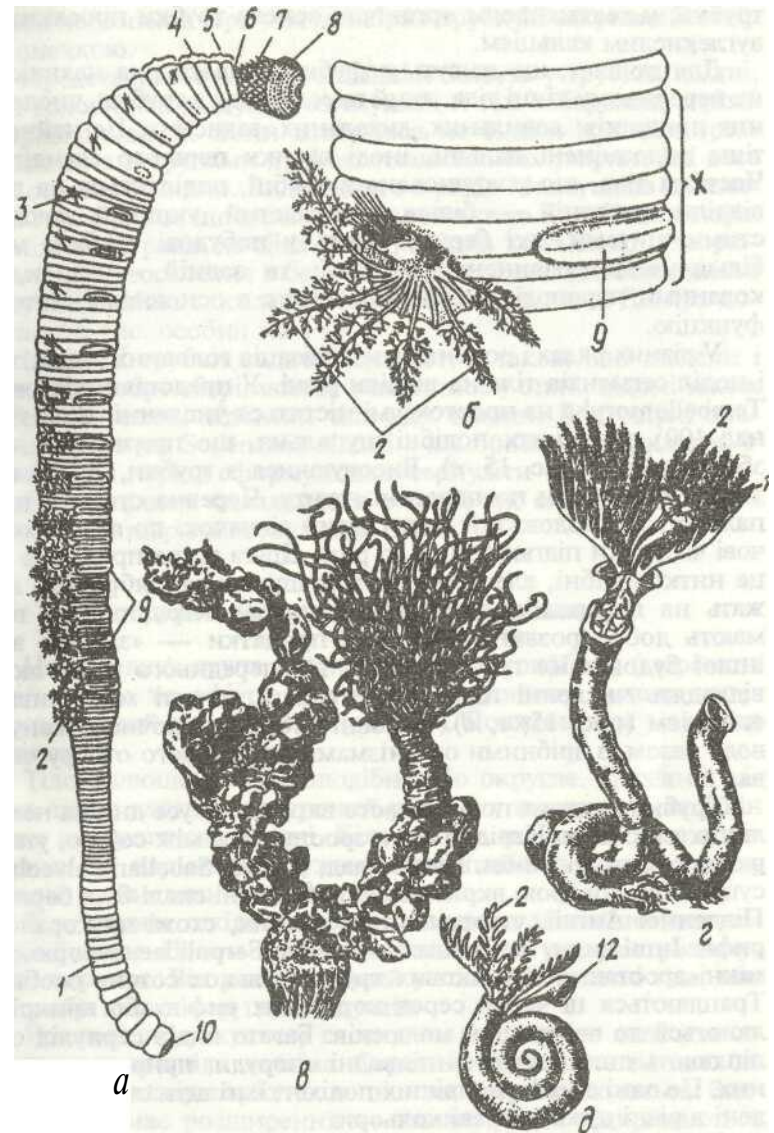


Рис. 15. Сидячі поліхети:

а - загальний вигляд піскожила *Arenicola marina*; б - сегмент із середньої частини його тіла; в - Тейєрш в органічній трубці, інкрустованій дрібними камінцями; с, д - відповідно *Serpula* та *Spretobis* у вапнякових трубках; 1 - хвостовий відділ; 2 - зябра; ? - нотоподія; -/- - передні сегменти без парзподій; 5 - перистомій; 6 - гтростомій; 7 - Сукальний відділ; 8 - глотка; 9 - неврополді; /0 - анус; // - 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 родин 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 ривчачок, 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 молюсків. 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 *Hupania invalida* та *Hupanicola kowalewskii* утворюють масові поселення в бентосі Дніпра, Дунаю та Південного Бугу. Щільність поселення *H. 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 МІЗОСТОМЕДИ (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 щупальця.

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 всмокчуються 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 утратили метамерність, перетворив-

шись на суцільну масу, від якої відходять 10 пар нервів (рис. 16, в).

Мізостоміди роздільностатеві: самці мають сім'яники та копулятивний орган, яким вони пробивають покриви тіла самиць та впорскують сперму під її шкіру. Яєчники самиць

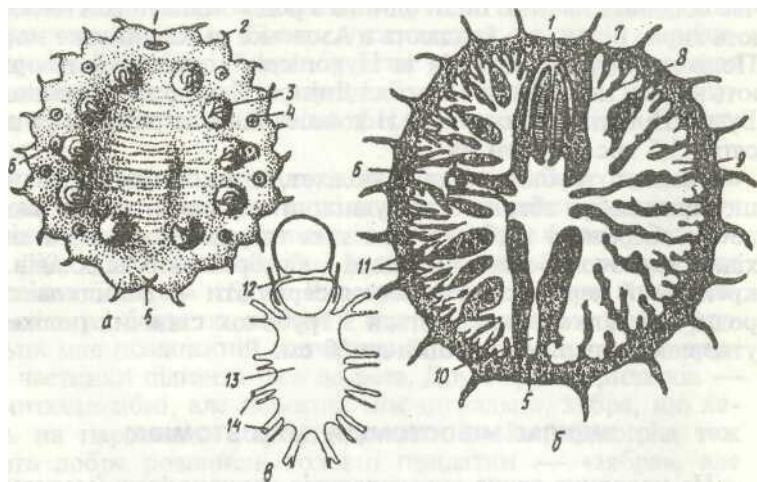


Рис. 16. Будова *Myzostomum elegans*:

a - загальний вигляд самця з черевної сторони; *б* - схема будови; *в* - нервова система; / - отвір, через який висувається передній кінець тіла; 2 - бічні щупальця; 7 - пара подій; 4 - бічні органи; 5 - анус; 6 - чоловічий статевий отвір; 7 - рог; 8 - глотка; 9 - гілки кишечника; 10 - клоака; 11 - розгалуження целома; 12 - надглотковий ганглії; 13 - злиті червні стовбури; 14 - нерви до пароподій

(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 пароподії, 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. нереїд, 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 бентрських риб, а для осетрів та севрюги нереїс 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, приростають 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 епітокна 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 червеною 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-

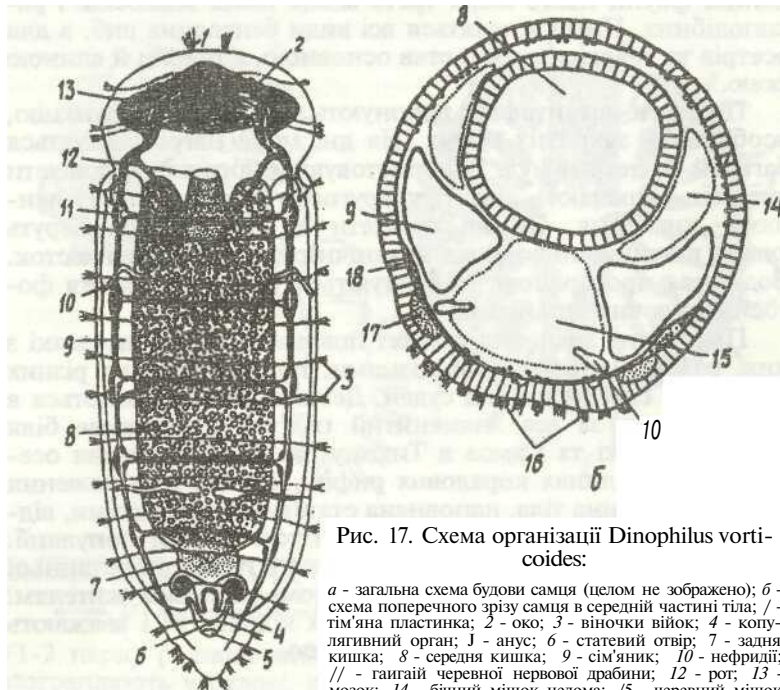


Рис. 17. Схема організації *Dinophilus vorticoides*:

a - загальна схема будови самця (целом не зображено); *б* - схема поперечного зрізу самця в середній частині тіла; / - тім'яна пластинка; 2 - око; 3 - віночки війок; 4 - копулятивний орган; J - анус; 6 - статевий отвір; 7 - задня кишка; 8 - середня кишка; 9 - сім'яник; 10 - нефрідії; // - гайтаті червоної нервової драбини; 12 - рот; 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 гід кишечника 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 щистованому стані клітини паренхіми руйнуються, на їхньому місці утворюється схізо-

цельний простір, наповнений рідиною із залишками паренхімних клітин та клітинних мембран, а також напівзруйнваними органідами. Отже, залежно від фізіологічного стану одні й ті самі особини, поряд із целомом, спочатку мають паренхіму, а пізніше — первинну порожнину тіла (схізоцель).

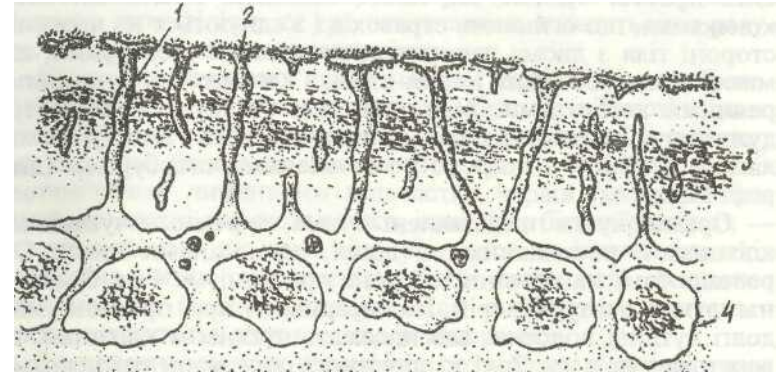


Рис. 18. Будова покривів *Dinophilus vorticoides* за даними електронної мікроскопії:

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 зшкрябують 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 пігідієм. Епітелій усіх відділів кишечника має війчасті клітини; у середній кишці є ще й секреторні клітини.

Органи виділення представлені кількома парами метамерно розташованих протонефрідій особливої будови (у самця *D. vorticoides* їх чотири пари, у самиці — шість). Кожен протонефрідій 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 попережними 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 простоміума і за будовою нагадують очі турбеларій. На передньому краї простоміума 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. Гоноди парні, мають вигляд довгих мішків, що лежать по боках тіла. У самців це пара ковбасоподібних сім'яників, що лежать по обидва боки від черевного ціломічного 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 ціломічного мішка. Вони не мають вивідних протоків. У статевозрілої самиці в черевному ціломічному мішку міститься сперма самця, а пізніше туди через розриви стінок яєчника потрапляють яйцеклітини, які запліднюються. Отже, на відміну від інших кільчастих червів, у динофілід гоноди лежать поза ціломом, 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 Баренцого 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 червів (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 Eunicemorpha. Деякі вчені виділяють їх в окремий ряд і разом з деякими іншими поліхетами (Polygordiidae тощо) об'єднують у клас (або навіть підтип) Archannelida. 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 червів. Більшість малощетинкових має розміри від 0,5 мм до 40 см, а деякі види тропічних земляних червів (*Megascolides australis*) досягають 3 м.

За загальним планом будови олігохети близькі до Polychaeta. Це виключно полімерні кільчаки, що втратили пароподії та більшість придатків простомію. Вони мають гомоному 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.

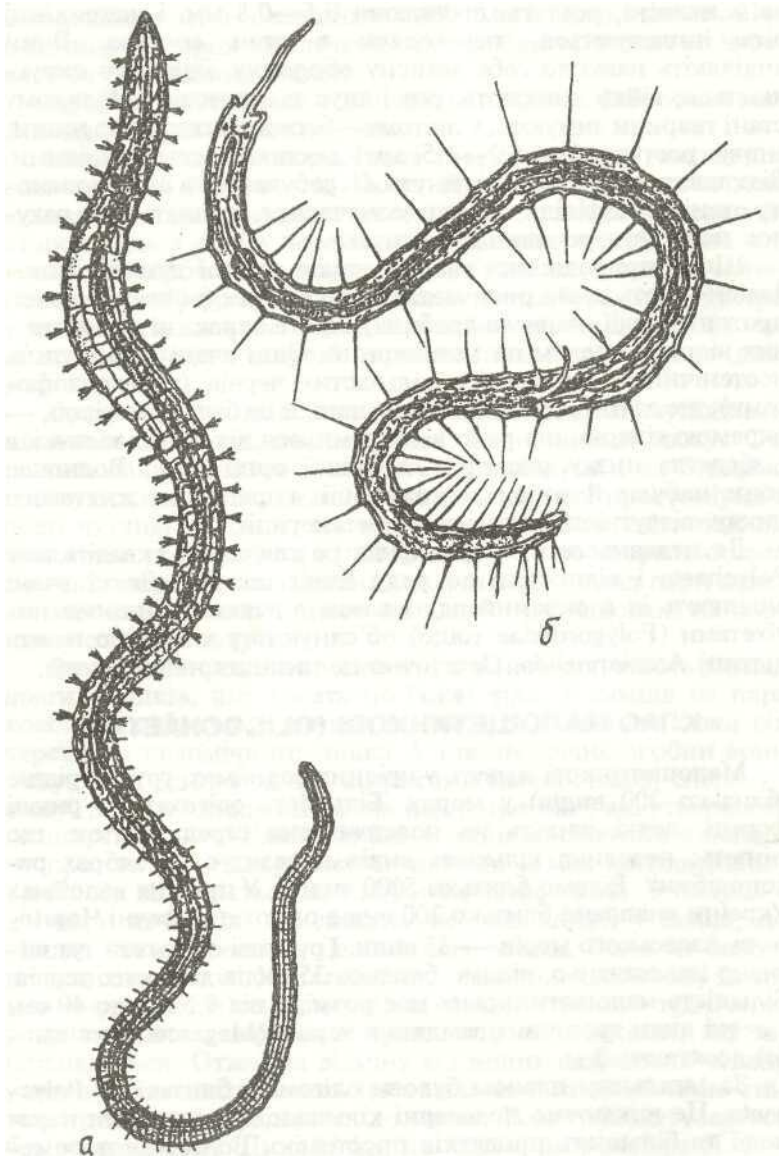


Рис. 19. Олігохети:

a - трубочник *Tubifex tubifex* (родина Tubificidae); *b* - *Stylana 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 пучочки щетинок — два спинні та два черевні. Іноді спинні пучочки редуковані, або, рідше, можуть взагалі зникати. У кожному пучочку, 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

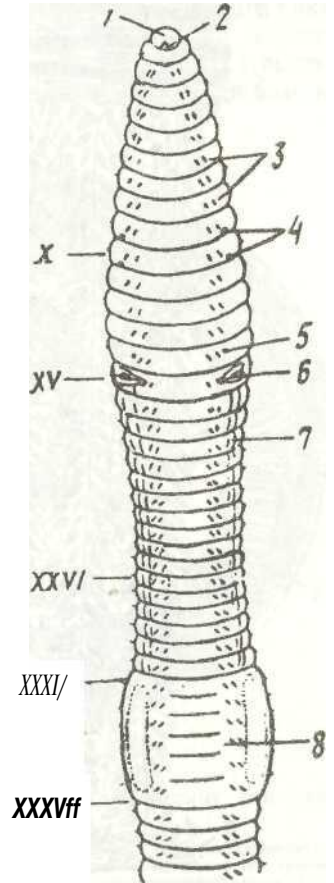


Рис. 20. Передня ділянка тіла дощовика *Lumbricus terrestris* із черевної сторони:

1 - простомій; 2 - рот; 3 - черевні щетинки; 4 - отвори сім'яприймачів; 5 - жіночий статевий отвір; 6 - чоловічий статевий отвір; 7 - сім'яна борозенка; * - 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,

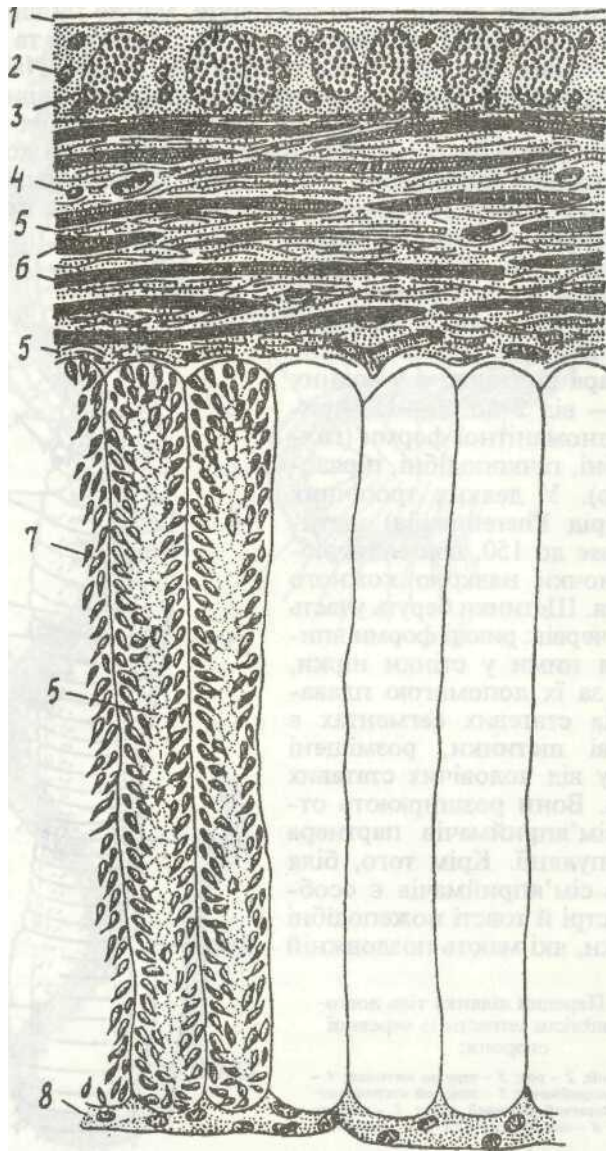


Рис. 21. Будова шкірно-м'язового мішка *Lumbricus terrestris*:

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 товстого 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 пояска; 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-

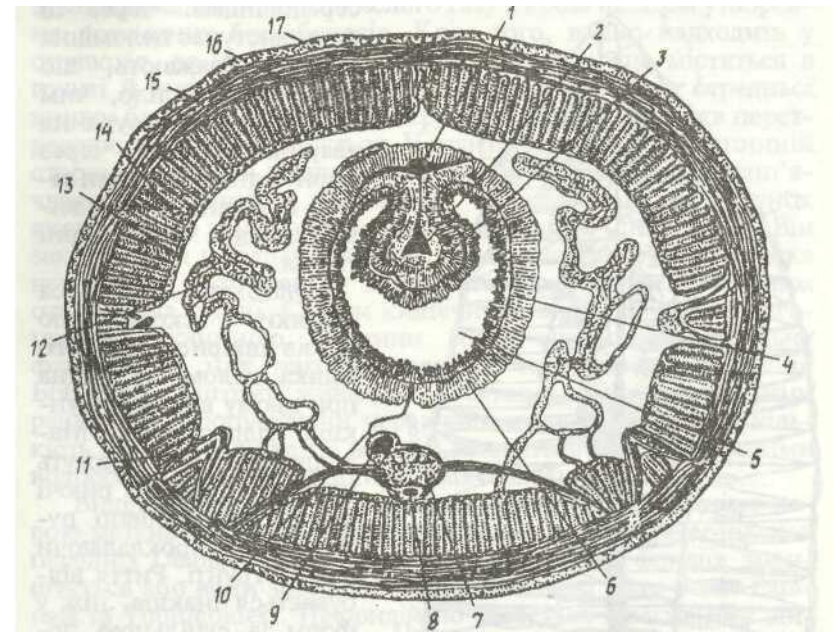


Рис. 22. Схема поперечного зрізу через середню частину тіла *Lumbricus terrestris*:

1 - спинна кровоносна судина; 2 - судини тифлозоля; 3 - тифлозоля; 4 - кишковий судинний плексус; 5 - середня кишка; 6 - хлорогени клітини; 7 - черевний нервовий ланцюжок; 8 - субнеуральна судина; 9 - черевна кровоносна 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 дисегменті є один отвір під кишечником, через який проходять черевний нервовий ланцюжок та черевна кровоносна судина. Інколи дисегменти 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 *екскреторні 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 целом із зовнішнім середовищем. Через ці пори виступає целомічна рідина. Вважають, що вона змашує 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. Малошетинкові можуть повзати, плавати; риучі форми безперервно рухаються, прокладаючи ходи в ґрунті. Риття відбувається інакше, ніж у форм із суцільною по-

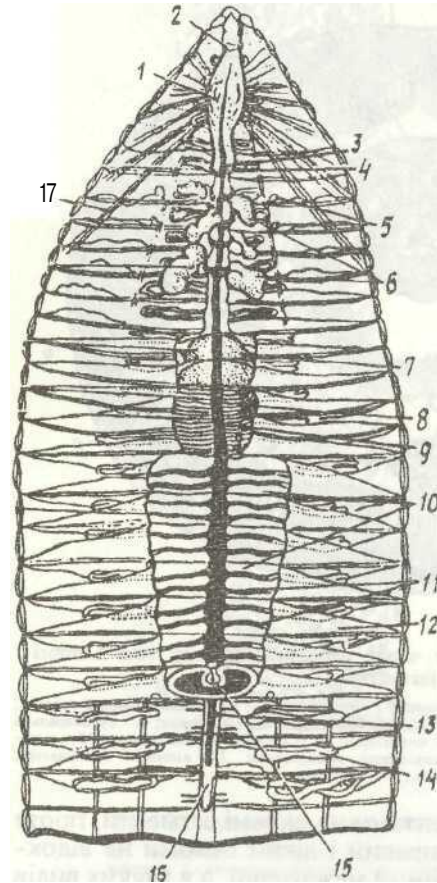


Рис.23. Внутрішня будова *Lumbricus terrestris* (розтин зі спинної сторони):

1 - глотка; 2 - надглотковий ганглій; 3 - стравохід; 4 - серця; 5 - сім'яприймачі; 6 - сім'яні мішки; 7 - воло; 8 - м'язистий шлунок; 9 - спинна кровоносна судина; 10 - середня кишка; 11 - поперечні судини; 12 - дисепимент; 13 - черевна судина; 14 - метанефригай; 15 - тифлозоль; 16 - черевний нервовий ланцюжок; 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 отворах 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 воло, 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 — *тифлозоль*, 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 хлорогенною 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 водоєм живляться мікроскопічними водоростями, найпростішими, бактеріями.

Видільна система, як звичайно, представлена однією парою метанефридів у кожному сегменті, за винятком кількох передніх (ларвальних). Іноді кількість метанефридів 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 ексреторними клітинами целомічного епітелію. Лопаті густо облітєні 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

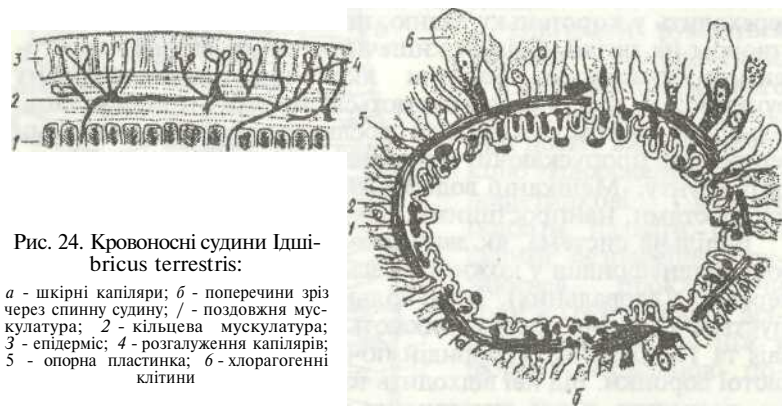


Рис. 24. Кровоносні судини *Lumbricus terrestris*:

а - шкірні капіляри; б - поперечний зріз через спинну судину; / - 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'яків) пігмент міститься всередині спеціальних клітин (гемоцитів). У тропічних велетенських дощових черв'яків (рід *Megascolides*) кров зеленувата 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 хлорогенними 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'яків, що переднім кінцем закопуються в мул (роди *Derp* та *Auio-phoras*), 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 *Aeio-soma*).

Органи чуття у малощетинкових розвинені слабо. Очі в основному відсутні, проте дощовики виявляють чутливість до світла. У їхньому шкірному

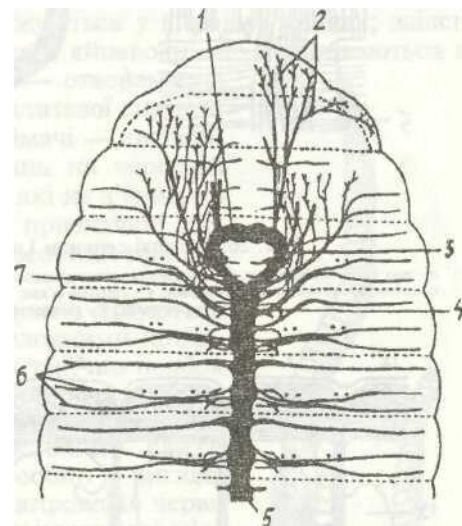


Рис. 25. Нервова система *Lumbricus terrestris*:

/ - надглотковий ганглії; 2 - нерви простомія і I 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 нервове 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 сенсили 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),

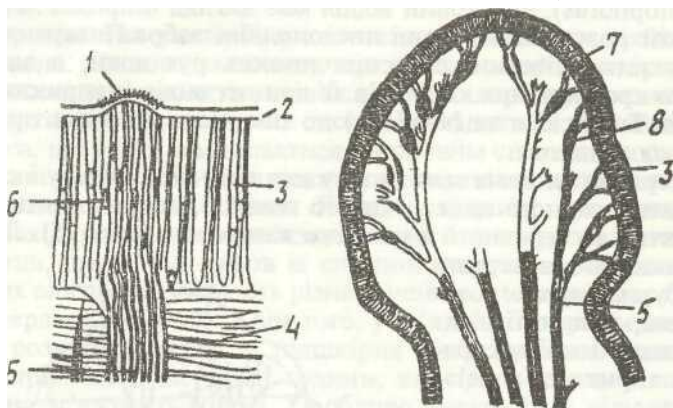


Рис. 26. Чутливі сенсили *Lumbricus terrestris*:

я - зріз чутливої бруньки; б - скупчення світлочувливих клітин на нервах простомія; / - чутливі палички; 2 - кутикула; 3 - епідерміс; 4 - кільцеві м'язи; 5 - нервові волокна; 6 - чутливі клітини; 7 - простимій; 8 - світлочувливі клітини

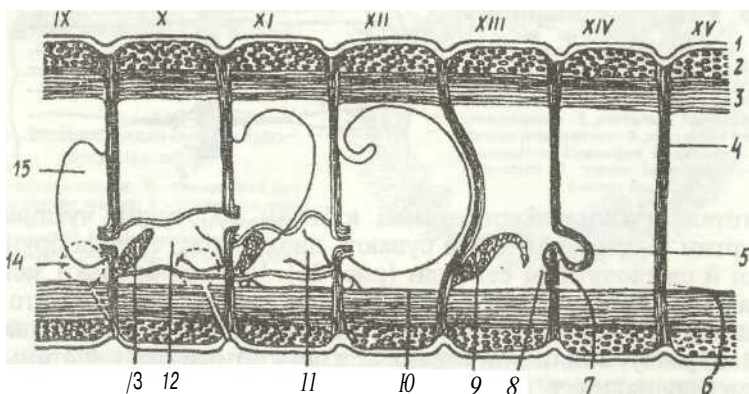


Рис. 27. Схема сагітального перерізу статевих сегментів (IX—XV) *Lumbricus terrestris*:

1 - епідерміс; 2 - кільцеві м'язи; 3 - довгоповерхні м'язи; 4 - диссемінант; 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 статевій системи належать шкірні залози пояска та статеві щетинки.

У дощовика *Lumbricus terrestris* чоловіча статевая система представлена двома сім'яниками, що залягають у X та XI сегментах (рис. 27). Недозріла сперма потрапляє з них до сім'яних мішків — мішкоподібних випинань целомічного епітелію, які прикривають собою сім'яники. Тут сперма дозріває й нагромаджується. Навпроти кожного з сім'яників у целом відкривається миготлива лійка целомодукта, 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 XIII сегменті. Яйцеклітини потрапляють до целома, де дозрівають і нагромаджуються у яйцевих мішках; звідси вони виходять назовні через яйцеводи, що відкриваються в целом лійкою, а назовні — отворами на XIV сегменті. До жіночої статевій системи належать також сім'яприймачі — дві пари глибоких шкірних упинань на черевній стороні IX—X сегментів, які не з'єднані з порожниною тіла. Вони призначені для зберігання сперми іншої особини при пєрехресному заплідненні.

При копуляції два черви з'єднуються червними 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 потратимуть яйцеклітини, а потім сперма із сім'я-

рис ж 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 малошетинкових 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,

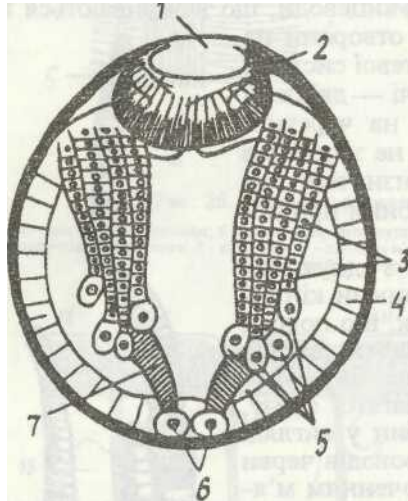


Рис. 29. Зародок Lumbricus із черевної сторони:

1 - рот, 2 - глотка; 3 - ектодермальні смужки; 4 - ентодерма; 5 - ектодермальні телобласти; 6 - мезодермальні телобласти; 7 - мезодермальні смужки

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*.

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

Загальновизнаного 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 кровоносних 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 багатьох на органіку водоймах їх концентрація досягає 100 тис. особин на 1 м² дна. Серед трубочників є й морські форми. У прибережній смузі 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 Enchytraeidae мешкають у морях, прісних водоймах і ґрунтах, їх налічується понад 400 видів. Це білуваті черви завдовжки 2—3 мм, школи 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 звуть «горщиковими 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 спадом, навіть іноді зеленими частинами, затагуючи 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, тям 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 кількостю 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 <шгохет. 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 червів 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 червів, 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 червів у ґрунтоутворенні, на що вперше звернув увагу Ч. Дарвін. У праці «Утворення перегною ґрунту при сприянні червів» він показав їхній позитивний вплив на родючість ґрунту. Пізніше цим питанням зацікавилася багато вчених. Черви спускають та перемішують ґрунт, поліпшуючи його аерацію й проникнення в глибинні шари води: загальна довжина ходів червів 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 метрш 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 червів під час розмноження (у нас — червень-липень) стає отруйною і може спричинити загибель домашніх птахів. Деякі малошетенкові є проміжними хазяями гельмінтів. Так, лроцеркоїди паразита корошових риб *Saryophylaeus* (Cestoda) мешкають у целомі Tubifex, у дощових червах — личинки нематод, що викликають тяжкі захворювання свиной (*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 сплющене, видовжене і складається зі сталої кількості сегментів (30 або 33). Простомий та гтгидій 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 злуцується 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 пояса) епідерміс може бути багатшаровим. 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 пояса 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 лакунарної 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.

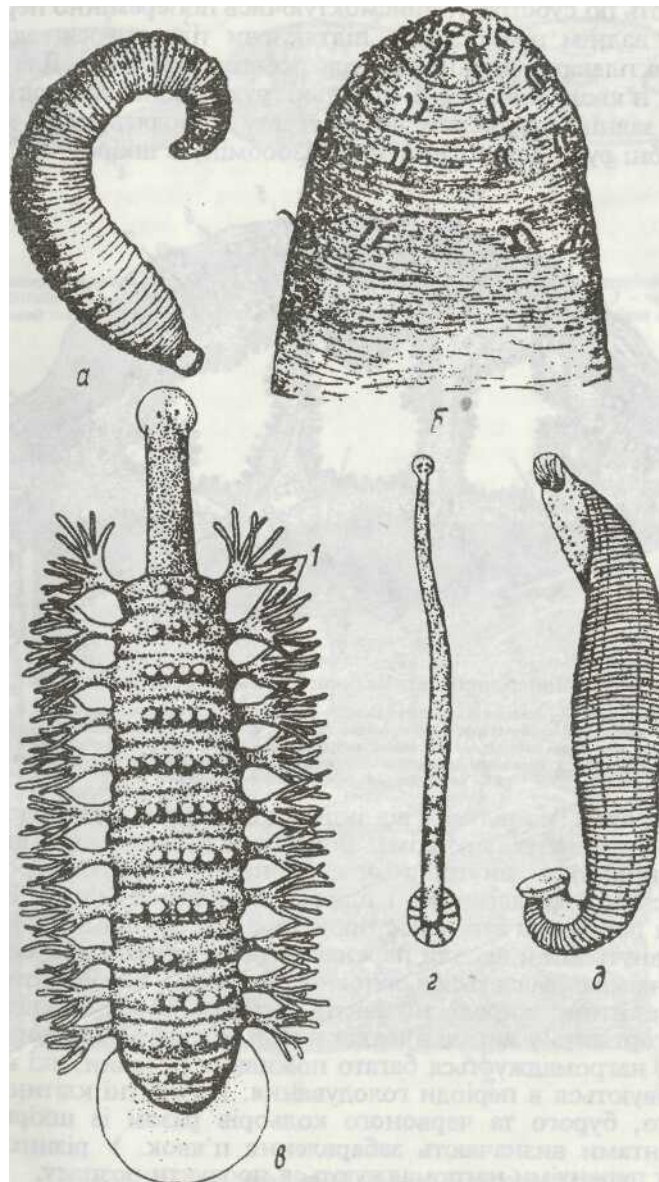


Рис. 30. П'явки:

а - *Acanthobdella peledina* (ряд *Acanthobdella*); б - її передній кінець із щетинками; в - *Ozobranchus a* зябрами; г - *Piscicola geomelra* (ряд *Rhynchobdella*); д - *Hirudo medicinalis* (ряд *Archihirudinea*); / - зябра

крокують по субстрату, присмоктуючись попеременно 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.

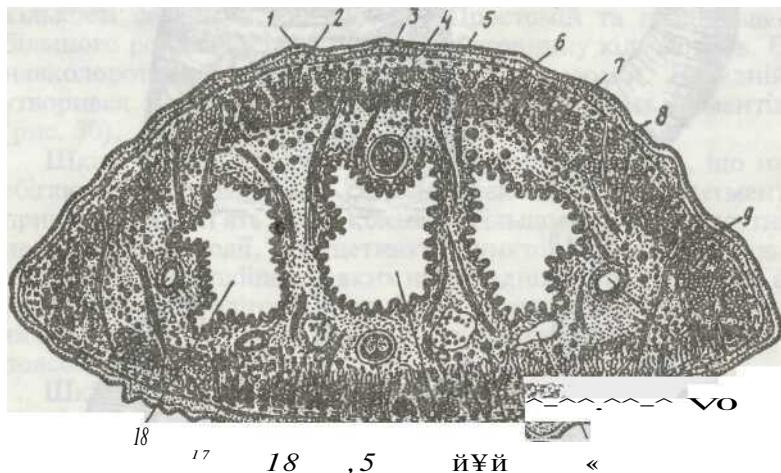


Рис. 31. Поперечний зріз медичної п'явки *Hirudo medicinalis*:

1 - шкірний епітелій; 2 - зовнішній шар паренхіми; 3 - кільцеві м'язи; 4 - діагональні м'язи; 5 - спинна лакуна; 6 - поздовжня мускулатура; 7 - ботриозна тканина; 8 - внутрішня паренхіма; 9 - дорзовентральні м'язи; 10 - бічна лакуна; 11 - сечовий міхурець; 12 - дрібні лакунарні канали; 13 - шлунок; 14 - черевна лакуна з черевним нервовим ланцюжком; 15 - сім'япровід; 16 - сім'яний мішок; 17 - нефрідій; 18 - бічна кишеня 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 розвиненою мускулатурою зумовлює особливу щільність і міцність тіла п'явок. Розірвати п'явку, на відміну від інших кільчаків, дуже важко.

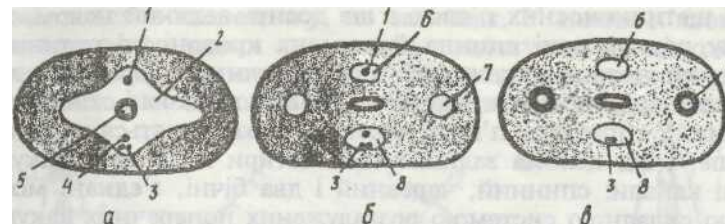


Рис.32. Схема будови целома п'явок:

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

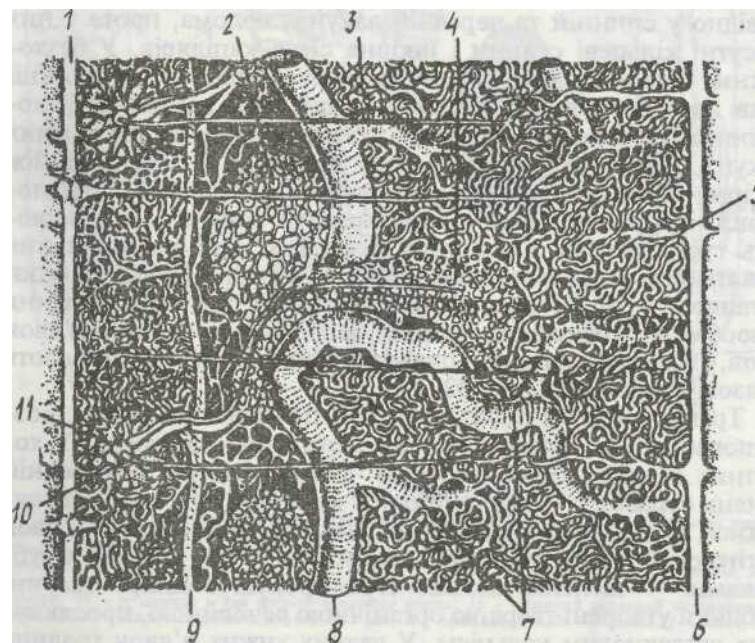


Рис.33. Частина лакунарної системи *Hirudo medicinalis*:

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 - вильний кінець нефрідію; // - 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 покритвах, 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 валики з зубчиками — щелепи, якими черв прокушує шкіру тварин. Зубчики утворені твердою органічною речовиною, просякнutoю 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

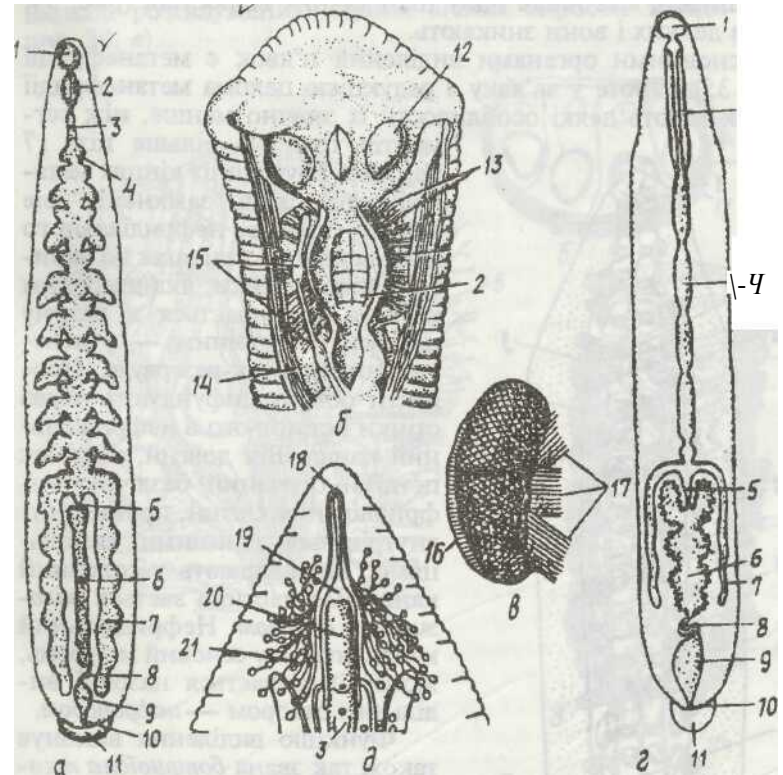


Рис. 34. Схема будови травної системи п'явок:

а - загальний вигляд кишечника; б, в - відповідно передній кінець та щелепа кровосисної щелепної п'явки *Hirudo medicinalis*; г - кишечник хижої щелепної п'явки *Naemopsis 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 - щелепа; 13 - радіальні м'язи глотки; 14 - поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка; 15 - черевний нервовий ланцюжок; 16 - зубчики; 17 - м'язи, які рухають щелепу; 18 - рот; 19 - піхва 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 неве-

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, з), а в деяких і вони зникають.

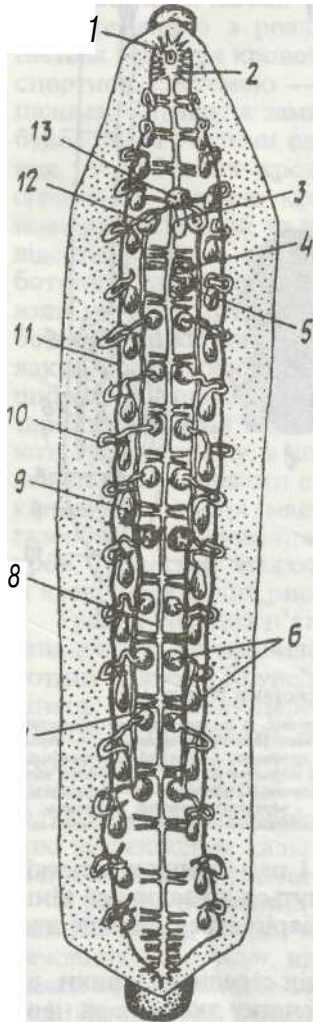
Основними органами виділення п'явок є метанефридії (рис. 35). Проте у зв'язку з редукцією целома метанефридії п'явок мають деякі особливості: їх значно менше, ніж сегментів тіла (не більше ніж 17 пар).

На внутрішніх кінцях метанефридії сліпо замкнеш, 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* (хлороагенні 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 статеві систем *Nitido medicinalis*:

/ - надглотковий ганглії; 2 - підглоткова гангліозна маса; 3 - копулятивний орган; 4 - яйцевий мішок з яєчником; 5 - піхва; 6 - сім'яні мішки; 7 - сім'япровід; 8 - черевний лакунарний канал із нервовим ланцюжком; 9 - сечовий міхурець; 10 - залозистий відділ нефридію; /; - 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),

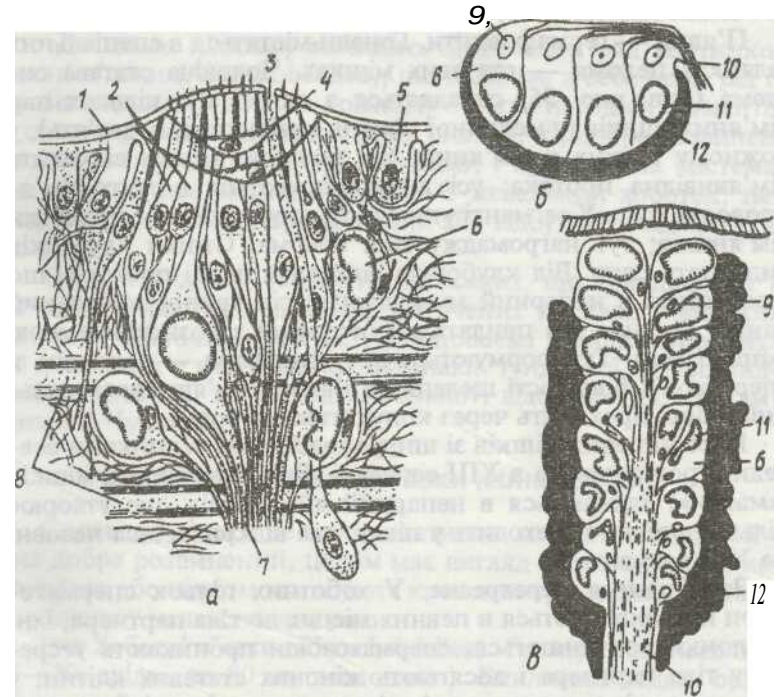


Рис. 36. Органи чуття п'явок:

а - ме призначені для випинання сенсорів, -> - сінієльська клітина, v - juputsa клітин, / - мери центіум, S - кільцева мускулатура; 9 - ядро зорової клітини; 10 - зоровий нерв; 11 - чутливі палички зорових клітин; 12 - пігмент

Надглотковий ганглії, 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, а) — 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. Гоноди містяться в спеціальних ділянках цілома — статевих мішках. Чоловіча статеві 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'явидна 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 ХІІІ сегменті. Видовжені кінці мішків («матки») зливаються в непарний яйцепровід, що утворює кілька петель і переходить у піхву, яка відкривається назовні на ХІІІ 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*).

Клас	Підклас	Ряд
	<i>Acanthirudinea</i>	<i>Acanthobdellea</i>
<i>Hirudinea</i>	<i>Euhirudinea</i>	<i>Rhynchobdellea</i>
		<i>Ahirynchobdellea</i>

ПІДКЛАС СТАРОДАВНІ П'ЯВКИ (*ARCHIHIRUDINEA*)

До цього підкласу належить лише один ряд Щетинхоносні 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 цілома 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 (*EUIRUDINEA*)

Справжні п'явки не мають щетинок, передній присосок у них добре розвинений, цілома 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). Включно водяні органи; 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 черепашача п'явка (*Haementeria costata*), що має широке, дуже сплющене тіло. Забарвлення від зеленого до бурого. Уздовж тіла йде кілька рядів сосочків. Паразитують 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 (*Proctoclepsis*) проникають у ротову порожнину й трахею водоплавних птахів, де ссуть кров. Можуть спричиняти 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, г). 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 вилування 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 ротову 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 *Xerobdella*; вважають, що вони



Рис. 37. Черепашача п'явка *Naementeria 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, пуголок, мальків риб. Кров не ссе.

До родини глоткових п'явок (*Herpobdellidae*) належать черви, які мають редуковані щелепи й живляться дрібними тваринами. В Україні поширено кілька видів малих несправжньокінських п'явок з роду *Herpobdella*. 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 *Faedenobdella 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, тромбофлебії. На різні частини тіла прикладають п'явок, які висають 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 ВНУТРІШНЬОПОРОШИЦЕЗИ (КАМРТОЗОА, 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 ВНУТРІШНЬОПОРОШИЦЕВИ (КАМРТОЗОА, АБО ENTORROSTA)

Більшість видів камптозоїв утворює невеликі ніжні колонії, які складаються з основної частини (*еталону*) у вигляді павутини, що вкриває субстрат (каміння, черепашки тощо). Від цієї основи підіймаються догори окремі особини завбільшки 2—3 мм.

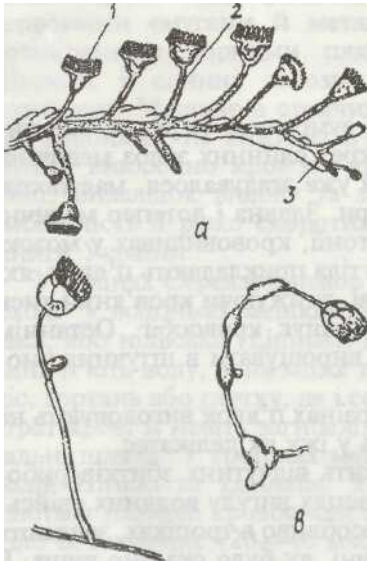


Рис.38. Ділянки колоній Kamptozoa:
а - PediceUina sennha; б - Althropodam kowalevski
в - зігнута. 1 - чашечка; 2 - стебельце;
3 - столон колонії

Тіло камптозоїв чашкоподібне. Один полюс його несе простий віночок щупалець, які оточують заглиблення чашечки — атріум; на протилежному полюсі 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 немає. Є окремі ГЛЯДЕНЬКІ М'ЯЗИ, що рухають щупальця та стебельце, яке при по-

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).

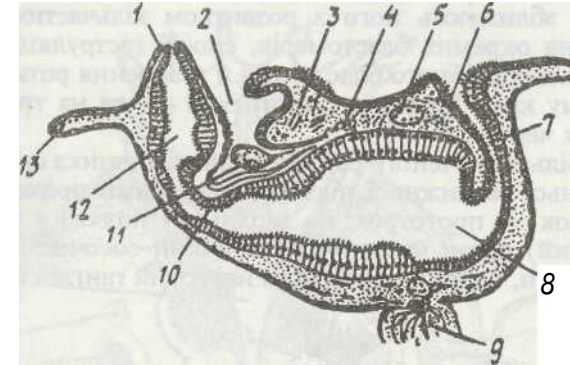


Рис.39. Зріз через чашечку PediceUina cernua:

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 - щупальце

За способом живлення камптозої — фільтратори. Щупальця заганяють воду з їстівними частинками в атріум, де розташований ротий отвір. Останній веде до вузького стравоходу (ектодермальна передня кишка), який розширюється в ентодермальний шлунок, оточений залозистими клітинами; за ним іде вузький 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 (Entorrosta) — 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 статеві 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 статевая 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 ганглії (рис. 40).

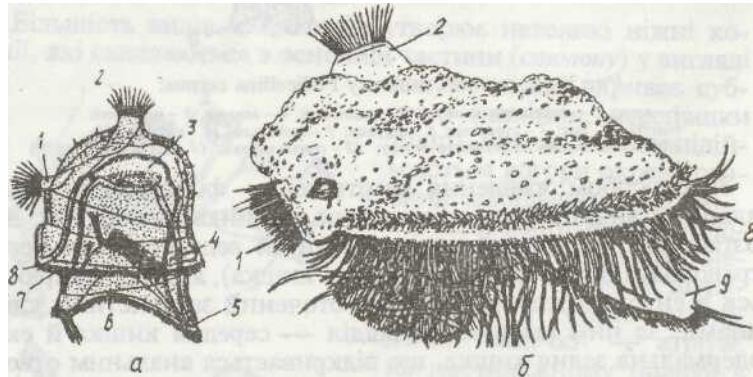


Рис.40. Трохофори камптозоїв:

a - *PediceUina cernua*; *б* - *Loxosomella barmen*; / - фронтальний орган; 2 - аборальний орган; 3 - шлунок; 4 - задня кишка; 5 - анус; 6 - атріум; 7 - рот; А' - прототрох; 9 - нога

На одній стороні нижньої півкуль розташований рот, на протилежній — анус. Між ними утворюється невеличке вп'ячування — атріальна порожнина. Личинка має первинну порожнину тіла / 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 ганглії. Обидва ганглії з'єднані парними нервами.

Личинка, проплававши деякий час у товщі води, осідає на субстрат оральною стороною. При цьому краї верхньої півкуль над прототрохом поступово стягуються до однієї точки і утворюють підшову, а прототрох і всі органи нижньої півкуль опиняються всередині замкненої атріальної порожнини. Над підшовою виростає стебельце, а верхня частина личинки разом із атріальною порожниною утворює чашечку. Атріум

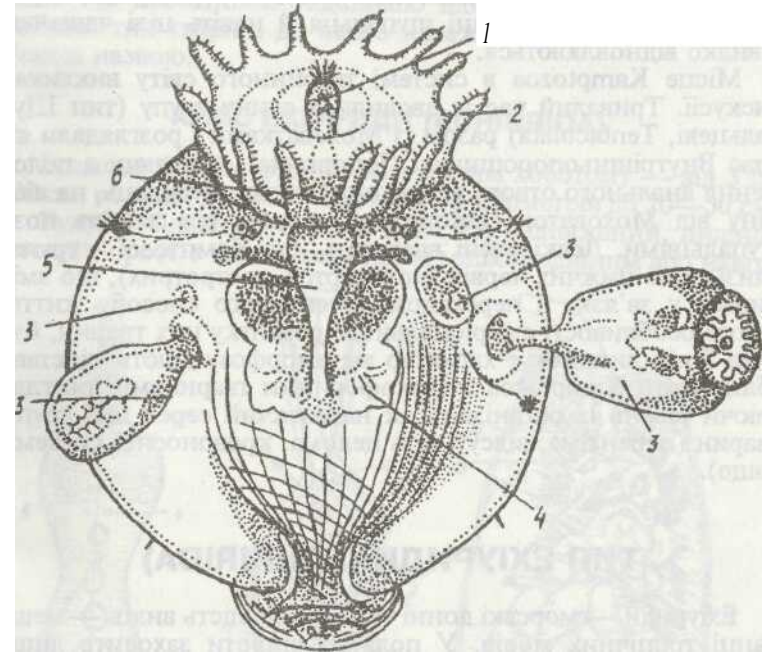


Рис.41. Брунькування у *Loxosomella annelidicola*:

/ - 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 сплюснена в дорзовентральному напрямі, її тим'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, кровоносної системи 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 узбережжю 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 гошхет, 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

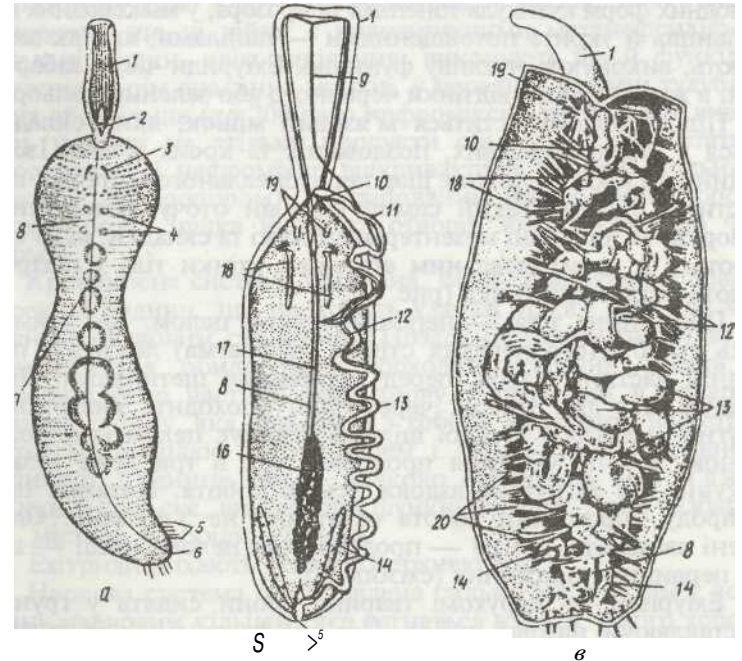


Рис. 42. *Echiurus echiurus*:

a - зовнішній вигляд; *b* - схема внутрішньої будови; *c* - 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; * - черевний нервовий стовбур; ? - 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 - нефроміксія; 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 десять 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 *ВопеШа*. 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 зелені 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, воло. Ентодермальна середня кишка має так званий *сифон* — тонку трубку, яка відгалужується від кишки й тягнеться вздовж цього відділу кишечника 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 назовні 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 скорочується.

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 цілому 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

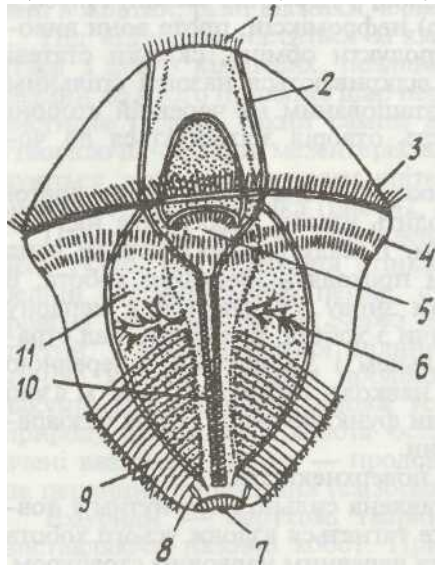


Рис. 43. Трохофора *Echiurus echiurus* із черевної сторони:

/ - тім'яна пластинка; 2 - навологодоткова конектива; 3 - прототрох; 4 - метатрох; 5 - рог, 6 - протонефрид; 7 - анус; 8 - зачаток анального мішка; 9 - зовнішня складчастість покриву; 10 - черевний нервовий стовбур; // - кишка

кілька віночків війок: прототрох, у деяких видів метатрох та телотрох. Рот розташований біля екватора, під прототрохом. Трохофора має порожнину тіла, дві мезодермальні смужки, що є зачатками мезодерми, пару протонефридів.

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 рівномірно в усіх його частинах. Мезодер-

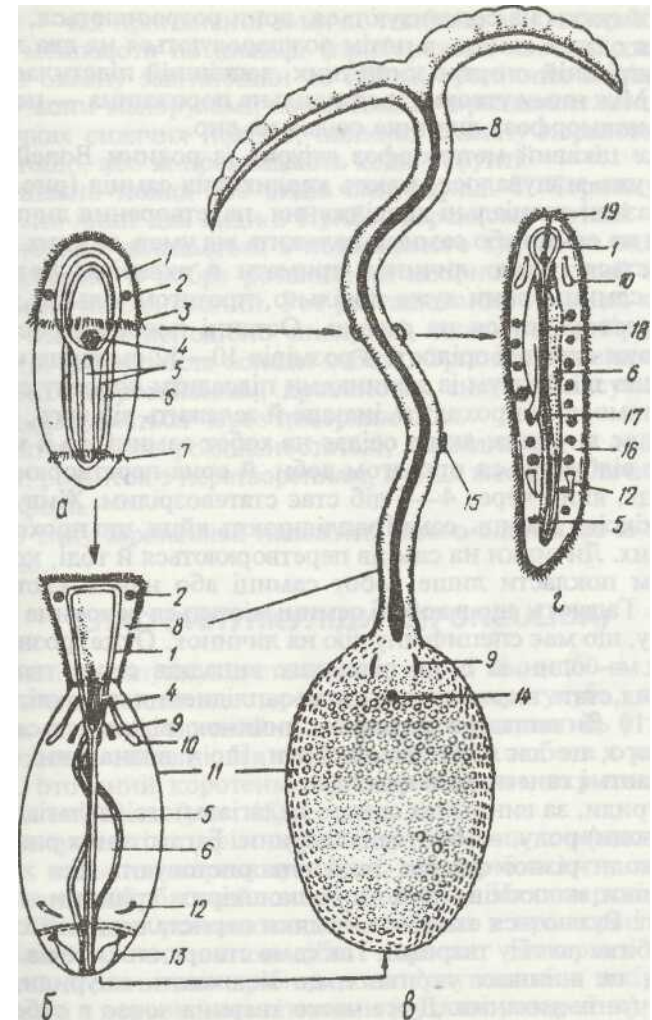


Рис. 44. Метаморфоз та фенотипне визначення статі у *Bonellia viridis*:

а - плаваюча личинка; б - жіноча личинка старшого віку; в - доросла самиця; г - самець; / - навологодотконе нерве кільце; 2 - очі; 1 - 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 самиці; 16 - цілому 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 *Waplesidae*, 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 молюсків, 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 lugco*, 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 молюсків, 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 (*SIPUNCUUDA*)

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 шилоподібні 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

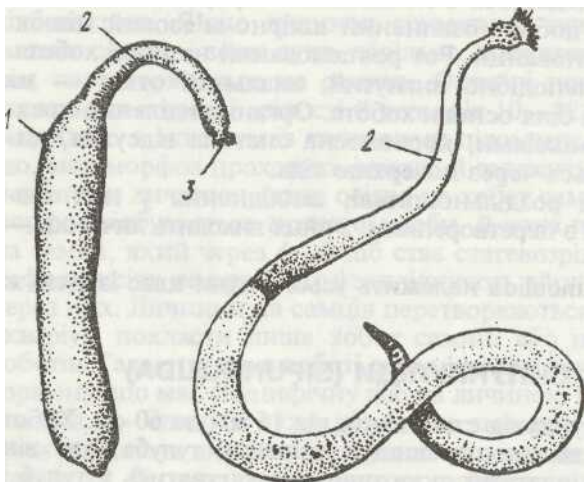


Рис. 45. Сипункуліди:

а - *Phascolosoma maigaritacea*; б - *Golfingia vulgare*; в - *Dendroaomum pyrroides*; / - анальний отвір; 2 - хобот; 3 - кавколоротові 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, гадтримання сталості вігутрішнього 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, накопчують тверді продукти метаболізму у вигляді жовтих гранул, які надходять від органів у порожнину тіла, тощо;

гемоцити — плескаті клітини, що мають червоний колір через гемеретрин — пігмент, який містить залізо та схожий за будовою на гемоглобін, їх функція — транспорт кисню;

«урночки» — дво- або

трьохклетинні утвори.

Вони складаються зі

сферичної нерухокої 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 урочки у клубочки, які згодом виводяться назовні нефроміксіями;

диски, що складаються з багатьох (2—64) нерухоких 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

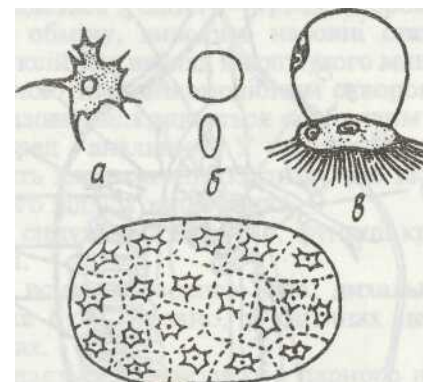


Рис. 46. Формені елементи целомічної рідини *Sipunculus*:

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

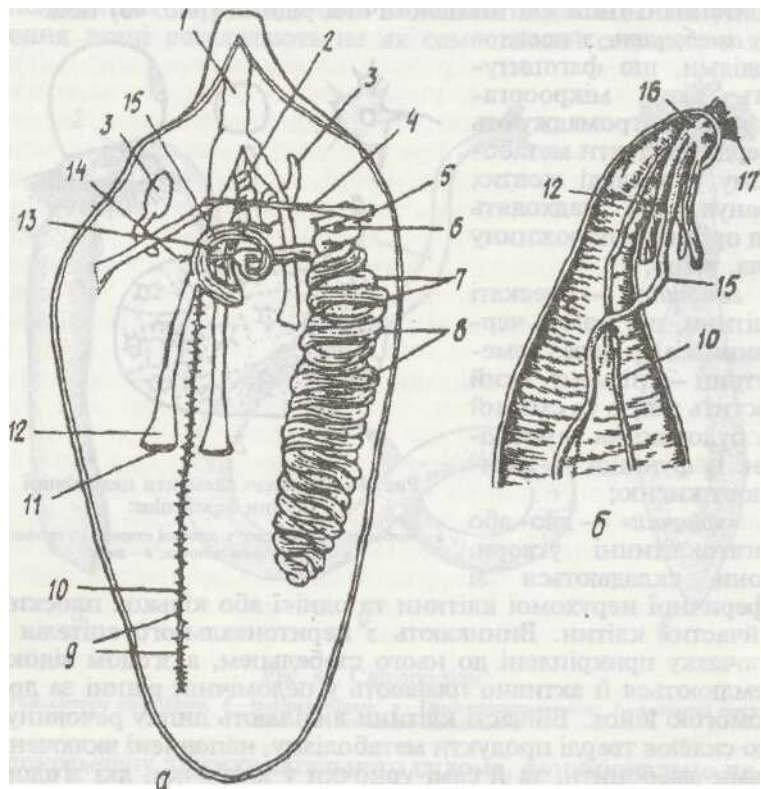


Рис. 47. Внутрішня будова *Phascolosoma margaritacea* (розтин зі спинної сторони):

нерви; 10 - черевний нервовий стовбур; 11 - гонада; 12 - ретрактор хобота; 13 - мезентерій; 14 - м'яз, що підтримує стравохід; 15 - задня частина стравоходу; 16 - надглотковий ганглії; 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 черв'я і т.п. Деякі види стають коменсалами інших мешканців моря, особливо голотурій і поліхет.

Видільна система складається з одного—трьох нефроміксів, які, крім продуктів обміну, виводять назвні статеві продукти. Кожен нефроміксій має вигляд витягнутого мішка, що з'єднаний з порожниною тіла лійкоподібним отвором із миготливим епітелієм і назвні відкривається особливим отвором, розташованим перед анальним. У вилученні продуктів обміну беруть участь хлорогенні клітини, що вкривають поверхню середнього відділу кишечника.

Кровоносна система у сипункулід відсутня, функції крові виконує целомічна рідина.

Дихання відбувається всією поверхнею тіла, дихальний пігмент міститься, як уже було сказано, у клітинах целомічної 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 сенсиль 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 назвні, 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.

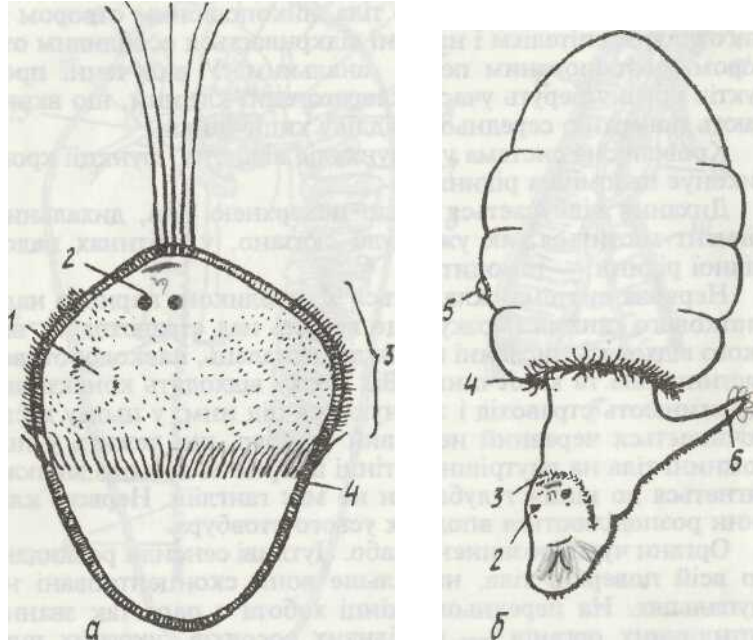


Рис. 48. Личинкові стадії Sipunculida:

a - плаваюча трохофора *Phascolosoma vulgare*; *б* - повзаюча пелагосфера *Sipunculua 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 розшаровуються на два листки: один із них огортає кишечник і утворює мезентерій, другий підстилає шкірно-м'язовий мішок. У такий спосіб виникає непочленований цілом. Перетинка між тулубною та щупальцевою ділянками цілома утворюється пізніше, коли личинка перетворюється на дорослу особину. Наприкінці метаморфозу личинкові органи (пояси війчас-

того епітелію, вічка тощо) руйнуються, личинка опускається на дно і починає повзати по субстрату.

У деяких видів, наприклад *Sipunculua polymyotus*, личинки мають на передньому кінці спеціальну вкриту війками лопать — підшву (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 *Sipunculua edulis*.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (ARTHROFOIDA)

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 всляких 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 досягають 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 перетинчакрилик).

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 пігдія), 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 багатокілінні 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 (*ениподит*). У первинко 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 $O=C\sim-CH_3$. Його хімічна назва — полі-М-ацетил-д-глюкозамін. Хітин — міцна й хімічно стійка речовина. Справжній хітин мають лише членистоногі, а інші тварини (деякі поліхети, молюски, гідроци 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 склеротики. 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. Найчагіше в кожному сегменті (крім головних) є чотири склерити: спинний (*тергіт*), черевний (*етерніт*) та пара бічних (*тейріти*), 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 червів. 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 червів, 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 — *антенвальні* 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 целомадуктами, які мають різні назви залежно від їх розміщення (антенальні, максиллярні, коксальні залози) і функціонують подібно до нефридіїв кільчастих червів. 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 порожнинну рідину.

Кровоносна система членистоногих, на відміну від кільчастих червів, 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 водяних 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 конективів 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 омагидіїв, що щільно прилягають одне до одного. Кожен омагидій 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

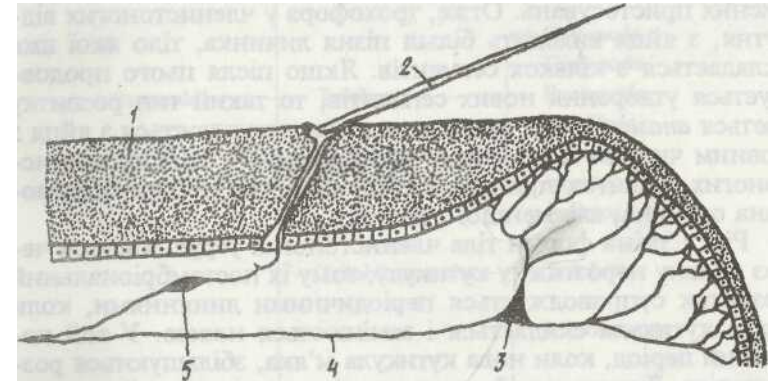


Рис. 49. Дотикові закінчення членистоногих:

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 яйце-клітини. Тому дробіння в них поверхневе 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 — місоцель. Паралельно з цим кровоносна система стала незамкненою і сполучається з місоцелем. 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).

Тип	Підтип	Клас
		Cephalocarida Branchiopoda Remipedia Maxillopoda Ostracoda Malacostraca
	- Branchiata — (=Crustacea)	
Arthropoda	Tracheata -	Chilopoda -Diplopoda Paucipoda Symphyla - Entognatha . Insecta (=Ectognatha)
	- Trilobitomorpha-	- Trilobita ~Merostomata
	Chelicerata -	— Arachnida

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 гіпонеїстона (поверхневої півки 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.

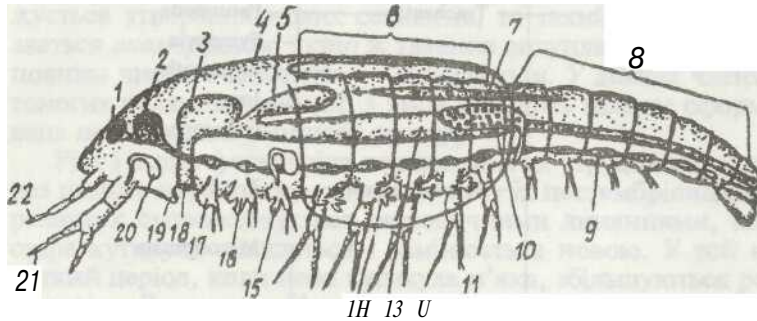


Рис. 50. Схема організації ракоподібних:

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 — *щелепогруди* (*гнатоторакс*). Навпаки, у багатьох форм процес цефалізації

охоплює не тільки сегменти голови, а й один-два передні грудні сегменти, утворюється тагма, що зветься *сицефалон*. 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, однієї гілки, 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 II* — типowo двогіллясті, але нерідко одна з гілок редукується. Так, у всім відомого річкового рака ендоподит антен утворює довгий членистий «бич», тоді як екзоподит 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 щелепи*, або *максилы*, — 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, екзоподит) 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.

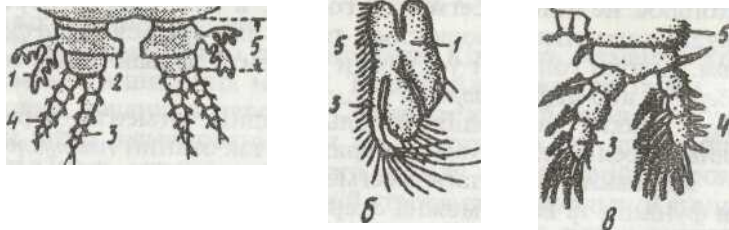
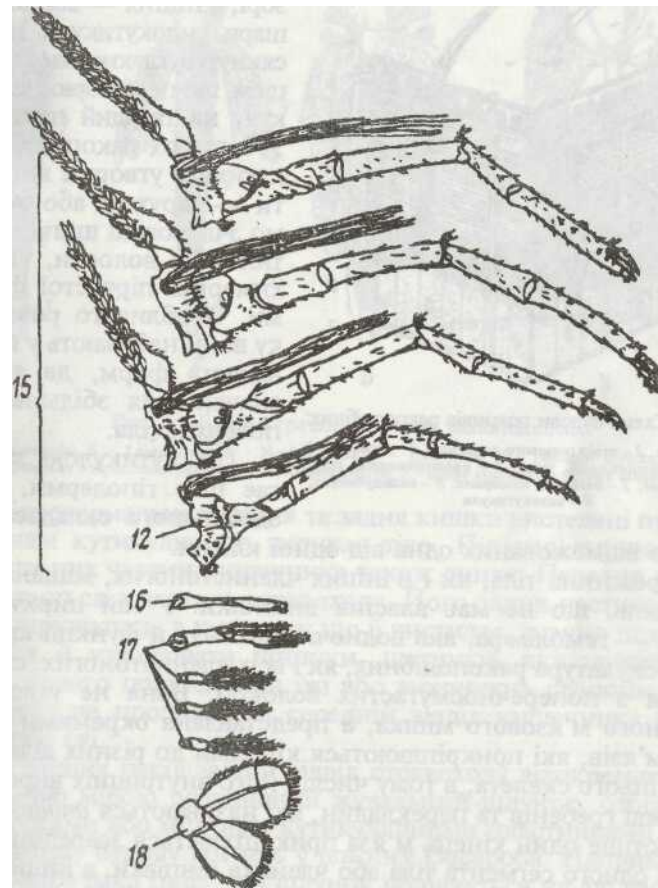
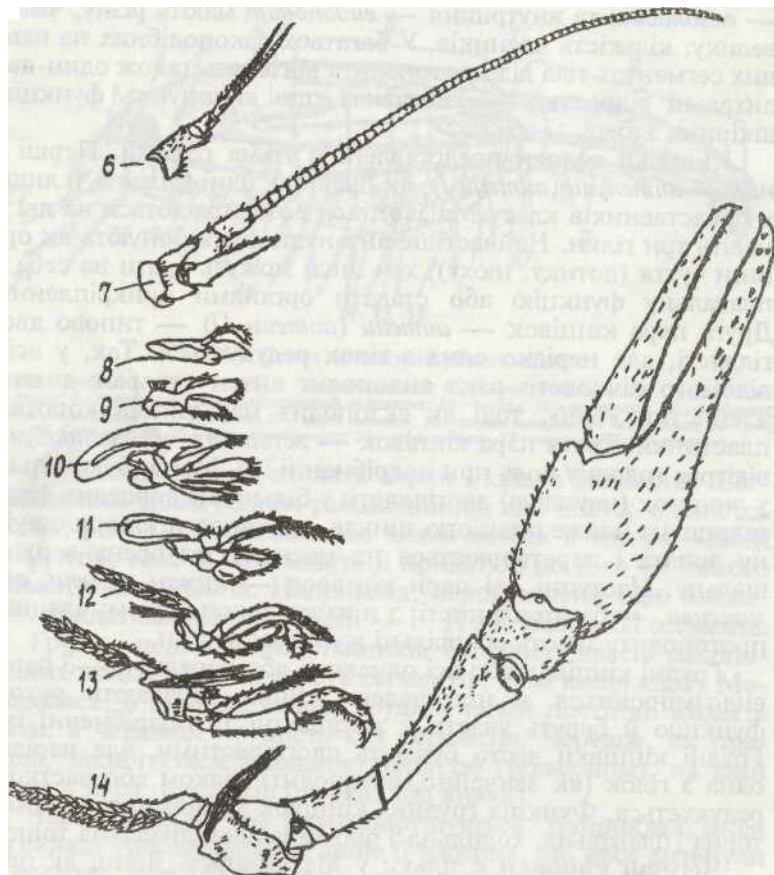


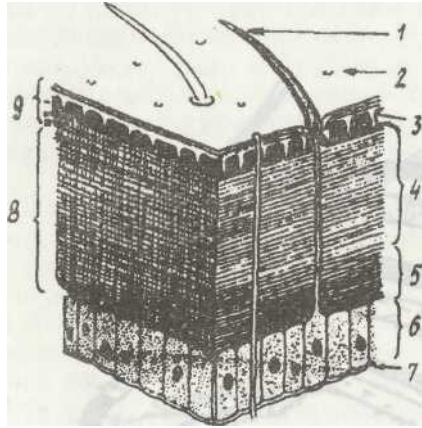
Рис. 51. Кінцівки ракоподібних:

a - схема будови; *b* - *Nebalia*; * - *Cyclops*; *z* - *Astacui* / - «піподи»; 2 - жувальний відросток; 3 - екдоподит; 4 - екзоподит; 5 - протоподит; 6 - антена I (антеула); 7 - антена II; 8 - нандибула; 9 - максилі I; 10 - максилі II; 11-13 - нотоподии; 14-15 - ходильні ноги; 16-18 - червні ноги (16 - копулятивна, 15 - плавальна уропода)



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:
/ - щетинка; 2 - отвір перового каналця; J - 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 — місоцель, 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 *анофізами*. 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-замікач, 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 й максилі, призначені для подрібнення їжі.

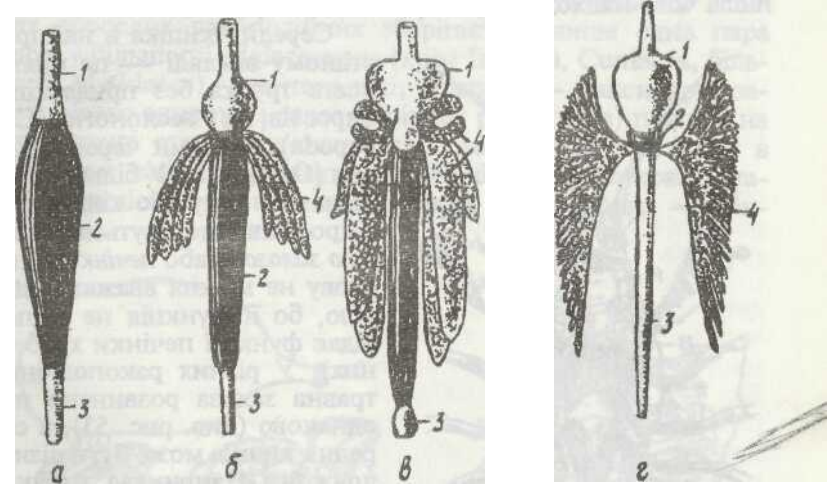


Рис. 53. Будова травної системи ракоподібних:

а - *Copepoda*; б - *Leptostraca*; «г - *Euphausiacoa*; з - *Decapods*; / ~ передня кишка, що іноді розширюється в жувальний шлунок; 2 - середня кишка; 3 - задня кишка; 4 - травна залоза (печінка)

Ектодермальні передня та задня кишки вистелені продовженнями 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 потовщуватися й утворювати 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 різною 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* служить 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 (*Сорепода*), частини черепашкових (*Ostracoda*). У більшості ж вона має одну або кілька пар відростків, що зветься *травною залозою*, або *печінкою* (цю назву не можна вважати вдалою, 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

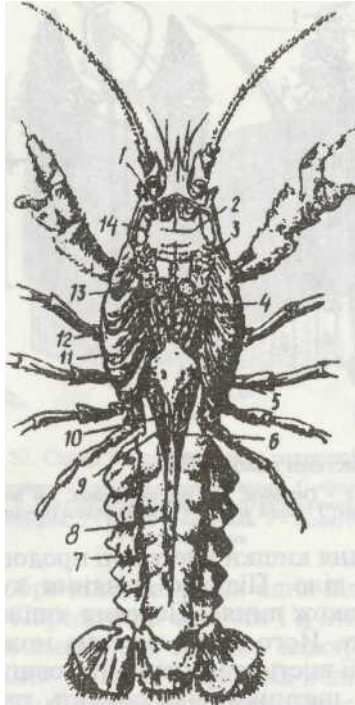


Рис. 54. Внутрішня будова самця річкового рака:

1 - передні м'язи шлунка; 2 - шлунок; 3 - м'язи нандибул; 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 - антенальна 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*, *Leptostogaster*, деякі *Mysidacea*) вони функціонують одночасно. В інших дорослих ракоподібних зберігається лише одна пара залоз: у більшості *Malacostraca* (крім *Iso-poda*, *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.

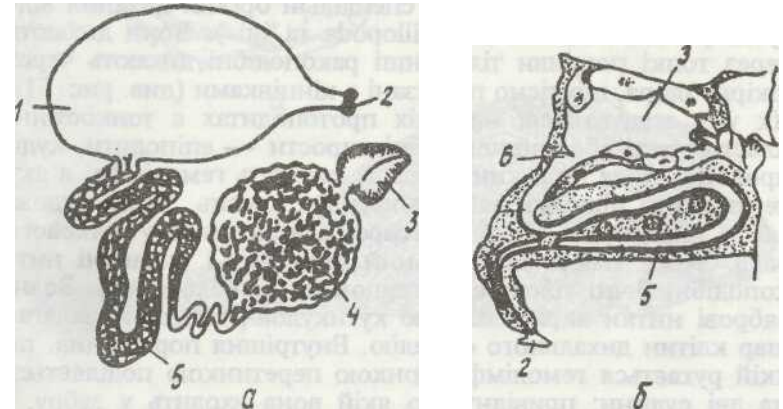


Рис. 55. Видільна система ракоподібних:

а - схема будови антенальної залози *Astartus*; б - поперечний зріз максиллярної залози *Cypris*: 1 - сечовий міхур; 2 - видільний отвір; 3 - целомічний мішечок; 4 - лабіринт; 5 - нефридіальний канал; б - 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 — егаподити, куди продовжується порожнина тіла й заходить гемолімфа, в яку через ніжні покриви зябер дифундує кисень. Часто будова зябер ускладнена. Так, у Decapoda, наприклад у річкового рака, зябра мають центральний стрижень і численні ниткоподібні бічні в'ючки, 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 подовжніми 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 гроніподібні 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-

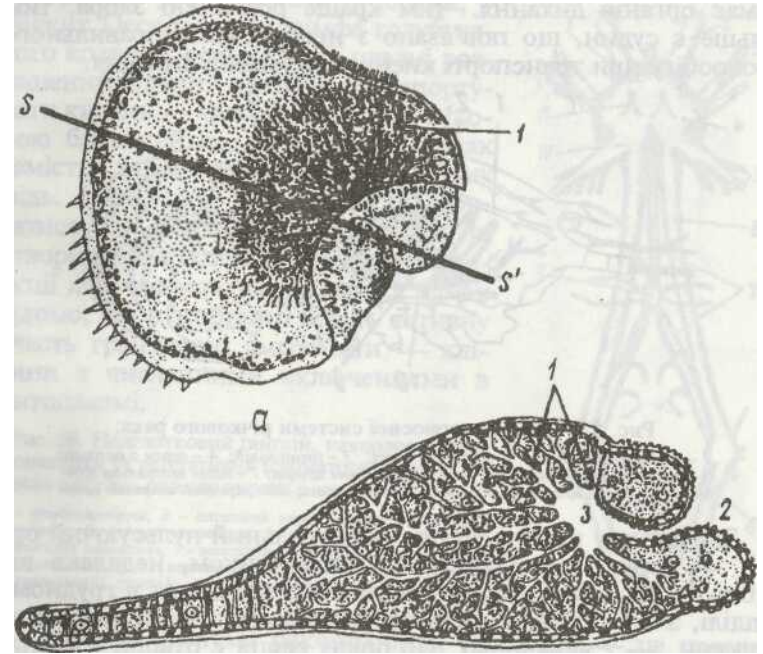


Рис. 56. Дихальні черевні ніжки мокриці *Porcellio scaber*:

а - зовнішній вигляд; б - зріз по лінії s-s'. 1 - псевдотрахеї; 2 - дихальце; 3 - повярна 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 пластичних 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 розвинеш зябра, тим більше є судин, що пов'язано з необхідністю правильного кровообігу при транспорті кисню від органів дихання.

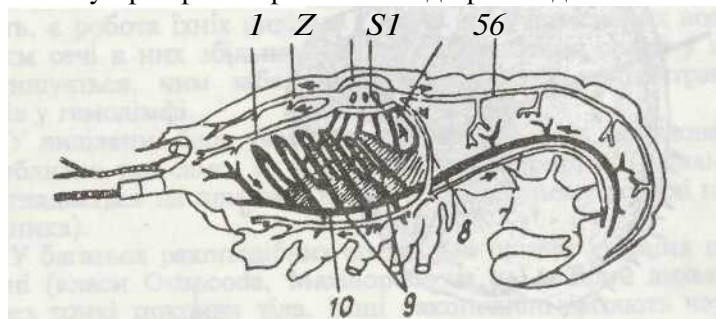


Рис. 57. Схема кровоносної системи річкового рака:

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 - низхідна артерія; 9 - приносні 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 зяброногих, 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 гільястовусих — 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.

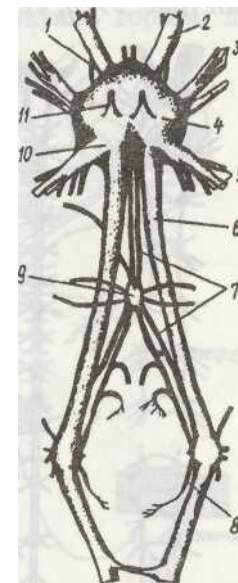


Рис. 58. Надглотковий ганглії, навкологлоткові конективи та вегетативна (стоматогастрична) нервова система річкового рака з черевної сторони:

1 - протоцеребрум; 2 - оігичний нерв; 3 - нерви рецепторів головогрудей; 4 - дейтоцеребрум; 5 - нерви антен II; 6 - навкологлоткова конектива; 7 - вегетативна (стоматогастрична) нервова система; 8 - конективний ганглії; 9 - глотковий (стравохідний) ганглії; 10 - тритоцеребрум; 11 - нерв антен I

Нервова система ракоподібних (рис. 58) — це парний надглотковий ганглії, або головний мозок, навкологлоткові конективи та пара черевних нервових стовбурів із парними гангліями в кожному сегменті. Надглотковий ганглії 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 конективів.

Найпримітивнішу нервову систему мають зяброногі та цефалокариди. У них черевні стовбури широко розставлені, а парні ганглії сполучаються довгими подвійними поперечними комісарами (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 конективів у один непарний нервовий ланцюжок (рис. 59, б—г). Крім того, від-

повідано 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, е).

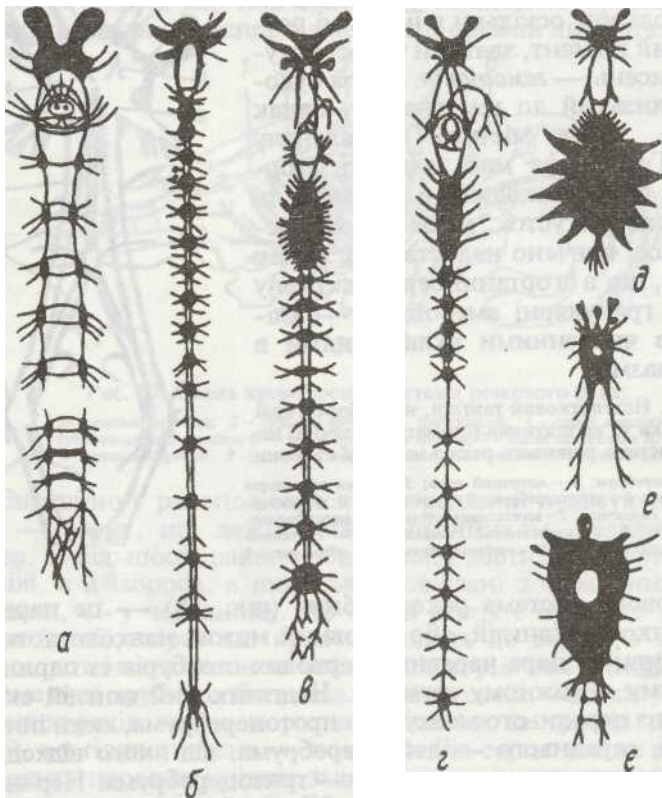


Рис. 59. Будова нервової системи ракоподібних:

а - Anostraca; б - Euphausiacea; в - Stomatopoda; д, е - Decapoda; е - Coepoda; е - 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 максилярному сегментах (рис. 60). Ці органи мають різну форму (листокоподібну, конічну тощо). Вони складаються із залозистих клітин, які продукують гормон ли-

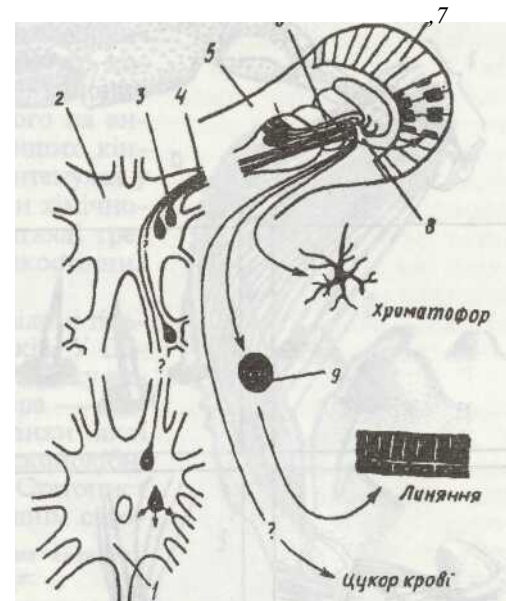


Рис. 60. Схема нейросекреторної системи синусової залози краба:

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 Х-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-

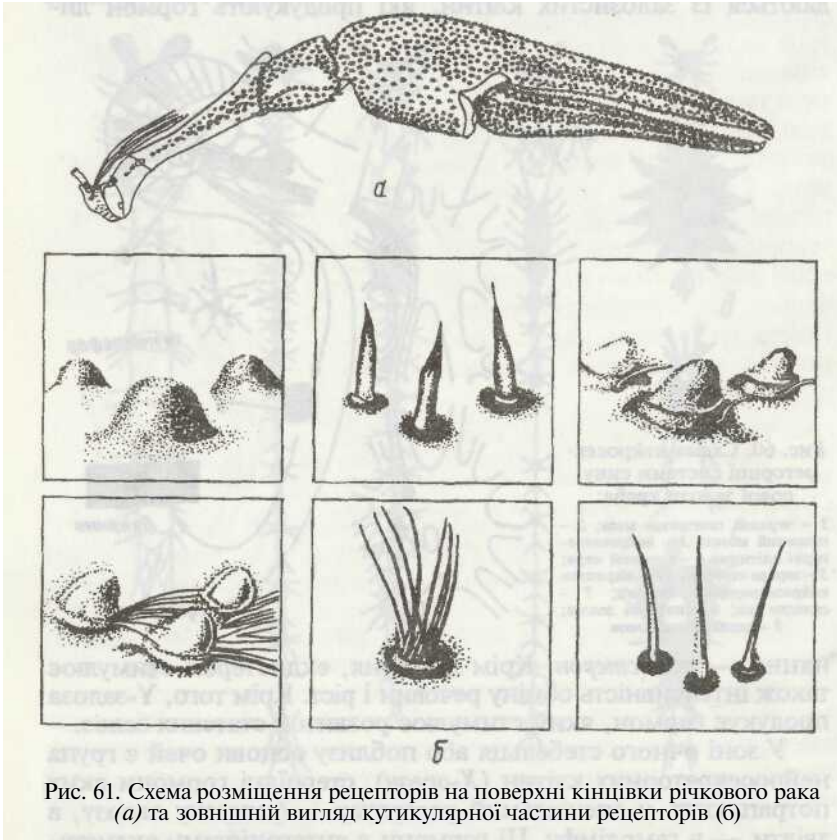


Рис. 61. Схема розміщення рецепторів на поверхні кінцівки річкового рака (а) та зовнішній вигляд кутикулярної частини рецепторів (б)

рвових імпульсів від очей Х-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

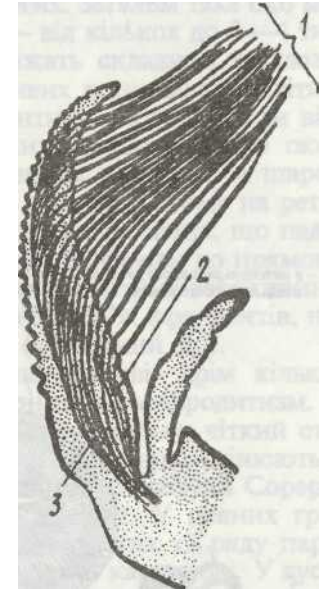
системи (див. рис. 58). У річкового рака він складається з глоткового, шлункового гангліїв та пари гангліїв, що лежать на навколوجلоткових конективах. Від гангліїв відходять нерви до внутрішніх органів.

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 членуку 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*:

/ - гребінець чутливих щетинок; 2 - чутливі клітини; J - нерв



довищем отвором, через який усередину потрапляють піщинки, що виконують роль статолітів. При линянні вони опадають, 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 світлочувливих (ретинальних) клітин. Знизу та з боків він оточений пігментними клітинами. У різних груп будова на-

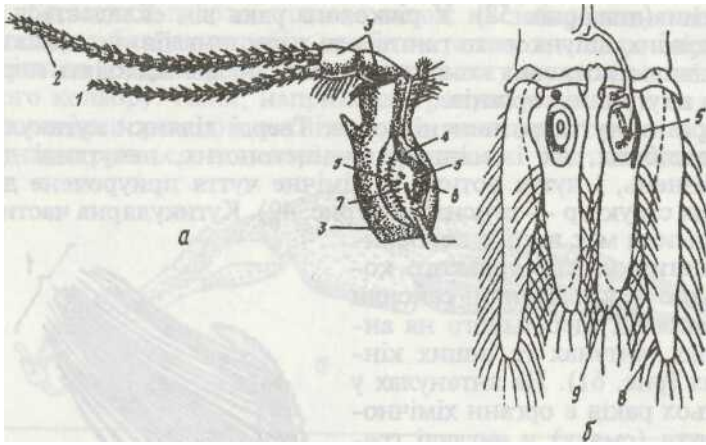


Рис. 63. Статоцисти:

a - в антенулі річкового рака; *б* - в уроподах мізид; 1, 2 - джгути антенули; 3 - основні членики; 4 - отвір ямки статоциста; 5 - чутливі волоски на дні статоциста; 6 - піщинки; 7 - нерв статоциста; 8 - екзоподит; 9 - ендоподит

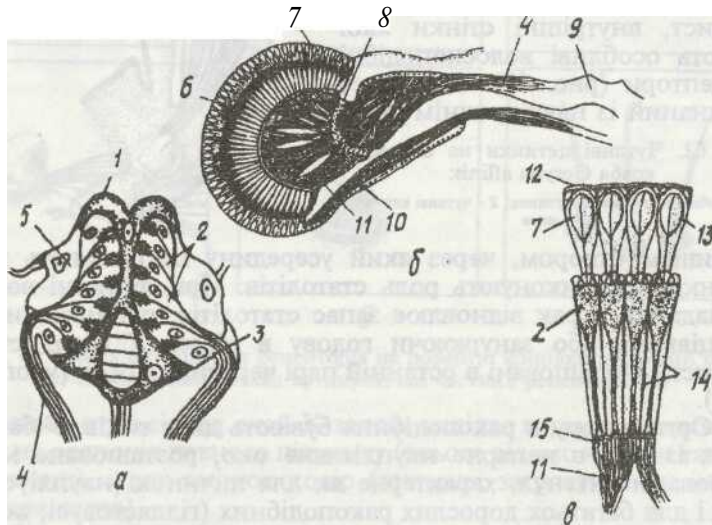


Рис. 64. Схема будови очей ракоподібних:

a - наупліальне око *Ostmeoda*, *б* - фасеткове око *Branchipus*; *в* - окрема його ділянка; 1 - бокал; 2 - ретинальні клітини; 3 - пігментні клітини; 4 - зоровий нерв; 5 - кришталік; *б* - шар ретинальних і пігментних клітин; 7 - кришталеві конуси; 8 - гангліозні зкупчення нервових клітин; 9 - мозок; 10 - м'яз очного стебельця; 11 - нервові волокна; 12 - прозора кутикула; 13 - оматидій; 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 наугогальні очі здатні реагувати на ступінь освітленості, однак предметів не бачать.

Більшість дорослих ракоподібних здатна розрізняти предмети за допомогою складних (фасеткових) очей, які характерні також і для інших членистоногих. Загалом таке око має багато окремих вічок (оматидій) — від кількох до 3—4 тис. (рис. 64, *б*, *в*). До оматидій належать складний світлозаломлювальний апарат, групи чутливих ретинальних клітин, від яких відходять нерви, та пігментних клітин. Нерви відходять від ретинальних клітин знизу (неінвертоване око). Кожен оматидій ізольований від інших пристінним шаром пігменту, який поглинає більшість променів. Тому на ретинальні клітини потрапляє лише частина променів, що падають на поверхню оматидія під кутом, близьким до прямого. Отже, кожен оматидій 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 усонігах 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.

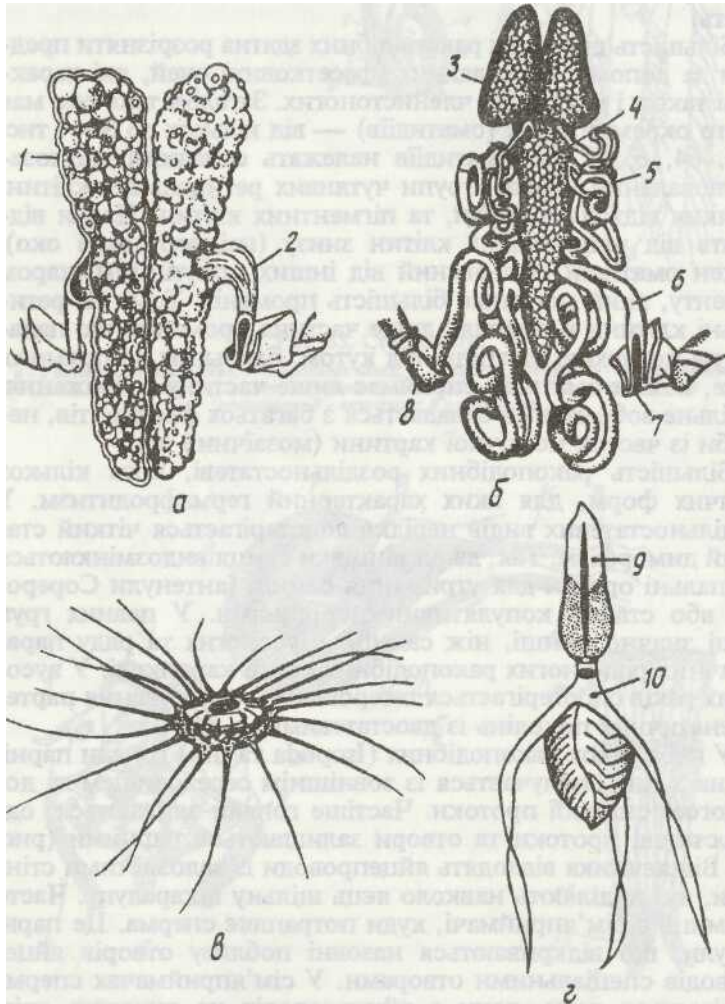


Рис. 65. Десятиногі:

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 - протоцит задньої грудної ноги; 9 - хвостова капсула; 10 - шийка з трьома відростками

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 шийкою, від якої в один бік відходять три довгі відростки (рис. 65, *в*, *г*). 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.

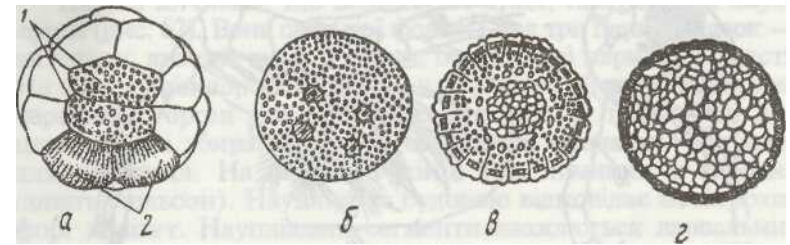


Рис. 66. Дробіння яйця ракоподібних:

a - повне детерміноване дробіння *Euphausia*; *б-г* три стадії поверхневого дробіння краба *Diomia*; (*г* - стадія, що відповідає бластулі, але вапознена 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 *Coropoda* 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 багатощарова пластинка — зародкова смужка, з якої розвивається зародок. Вона сегментується, на її передньому кінці закладаються

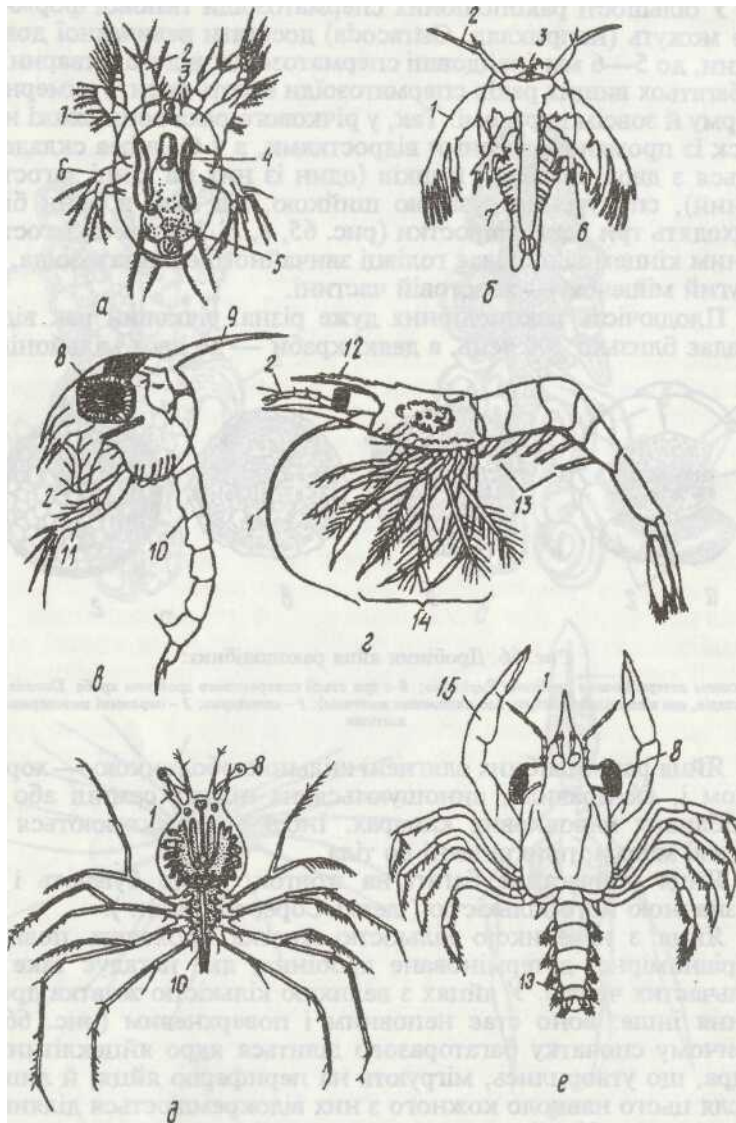


Рис. 67. Личинкові стадії ракоподібних:

a - наупліус *Cyclops*; *b* - метанаупліус *Arthropoda*; *v* - зоеа краба *Maia*; *z* - мізидна личинка *Pandalus*; *d* - філосома лангуста *Palaemonetes*; *e* - мегалопа краба *Palaemonetes*; 1 - антени; 2 - антенули; 3 - наупліальне око; 4 - антенальна залоза; 5 - кишечник; 6 - мандибула; 7 - грудні сегменти; 8 - фасеткове око; 9 - спинний шип; 10 - черевні сегменти; 11 - ногощелепа; 12 - роstrum; 13 - черевні ноги; 14 - грудні ноги; 15 - клішні

парні головні лопаті (зачатки протоцеребрума), складні очі й одне непарне просте (наугогіальне) 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 целомічні мішки руйнуються, а їхні стінки утворюють мезодермальні органи (м'язи, серце з судинами, органи виділення). Целомічні 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.

Наугогіус 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 линняння. Після кожного з них з'являються нові сегменти і складаються 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 — *фіносома*, 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 передлінійний період стара кутикула відшаровується від гіподерми, її внутрішні шари розсипаються, а речовини, що звільнилися при цьому, відкладаються у внутрішніх органах. У бічних стінках шлунку утворюються округлі тверді бляшки, що зветься *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 — *екзувія*, 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 (CEPHALOCARIDA)

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 однігільясті антени та двогіллясті 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.

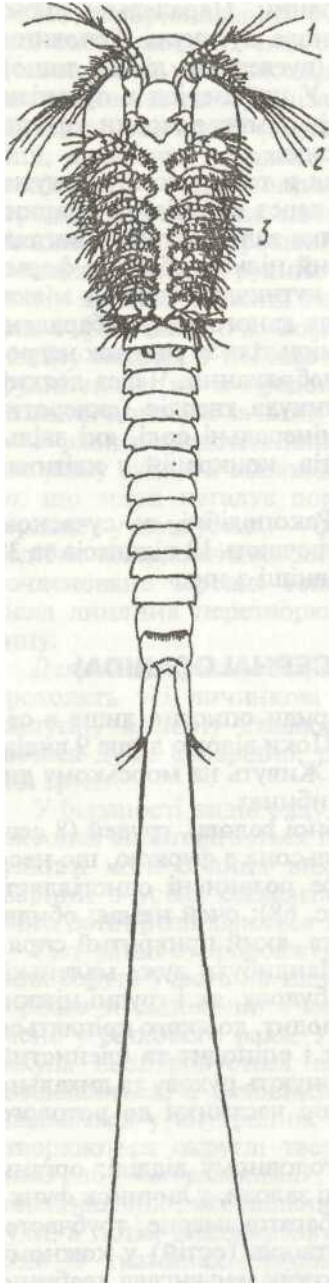


Рис. 68. Цефалокарида - *Hutchinsoiella* з черевної сторони:

/ - антенула; 2 - антени; 3 - ФУДНІ кінцівки

Цефалокарида — 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 РАКО ПОДІБНІ (BRANCHIOPODA)

Зяброногі 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 розмішених 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.

Клас	Ряд
Branchiopoda -	- Notostraca
	- Conchostraca
	- Cladocia
	- Anostraca

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 максиларних сегментів і не зрошений із тулубом (рис. 69). Голова злита. Обидві пари антен укорочені. Усього налічується до 50 тулубних сегментів. Передні 10 сегментів несуть по парі двопіллястих 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. Основні ніжки 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 закопується 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 метанаупліус. Розвиток триває 2—3 тижні.

В Україні поширені щитні весняний (*Lepidurus arus*), що живе переважно в пересихаючих водоймах у квітні-червні, та літній (*Glyptotendipes*), який частіше зустрічається в постійних невеликих водоймах протягом першої половини літа.

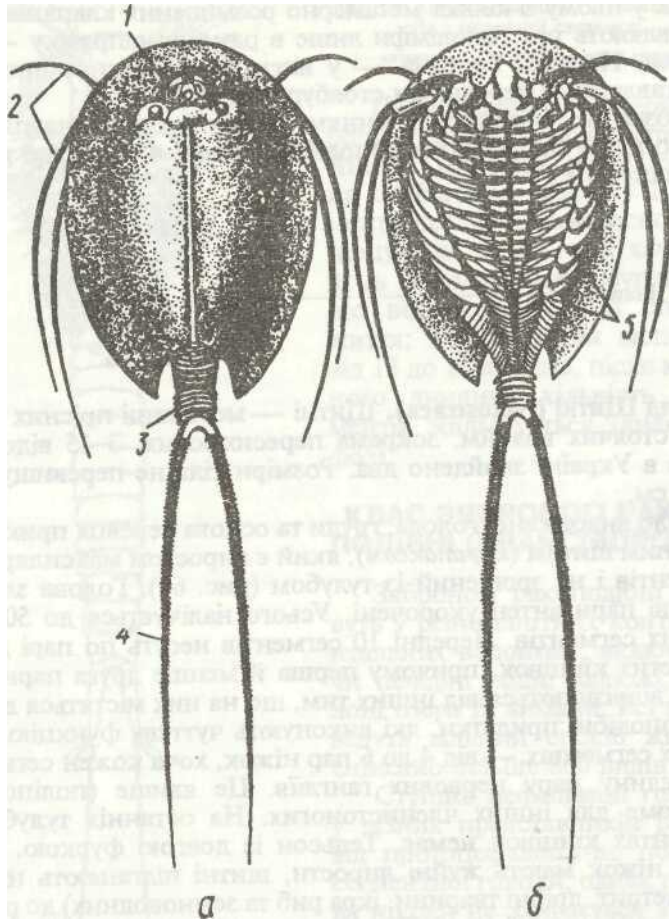


Рис. 69. Щитень *Trilobites sanctiformis* (а - вигляд зі спинної сторони; б - з черевної):

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. sanctiformis*, 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 листроногі (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-

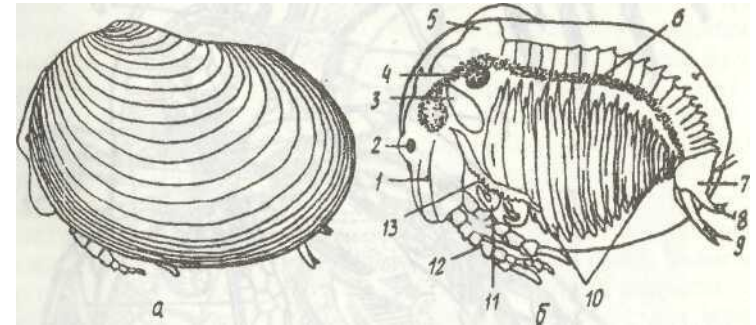


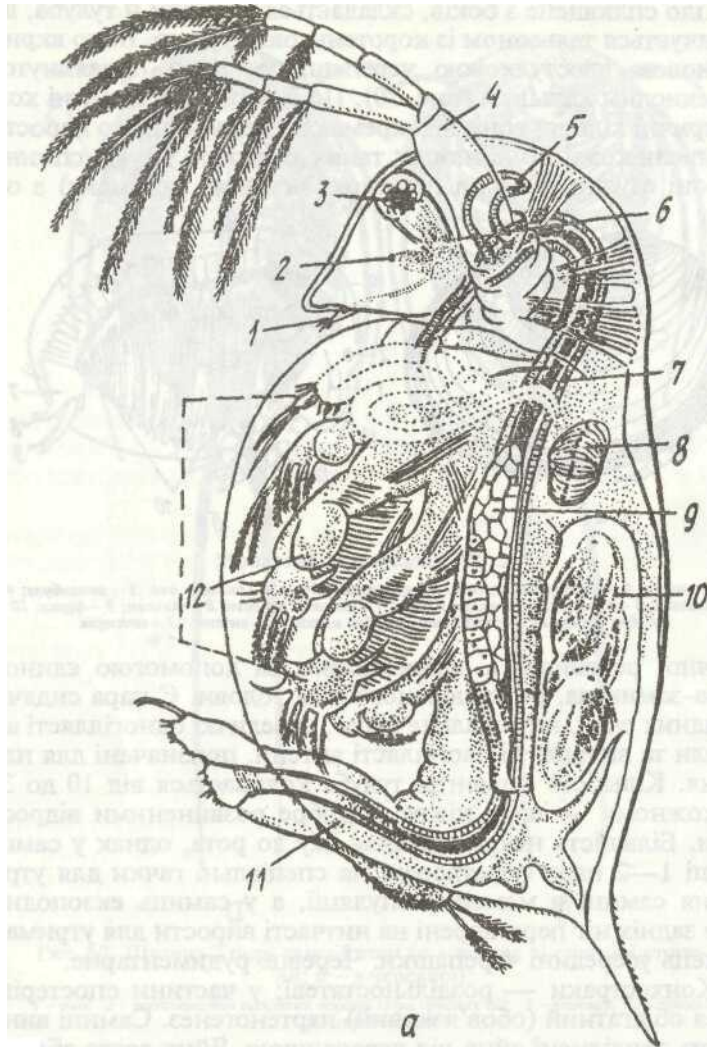
Рис. 70. Двостулкові листроногі:

а - черепашка; б - внутрішня будова; 1 - наупліальне вічко; 2 - складне око; 3 - мандибула; 4 - м'яз-замикач; 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-замикача, розташованого біля голови. Є пара сидячих складних очей, наупліальне вічко, невеличкі однілілясті антени та видовжені двоілілясті 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 (*Suzissh*). Іноді (*Lynceus*) 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 Гілястовусі (Cladocera). Це переважно прісноводні, інколи морські планктонні тварини, з розмірами тіла до 2 см. Відомо близько 400 видів. В Україні в прісних водоймах

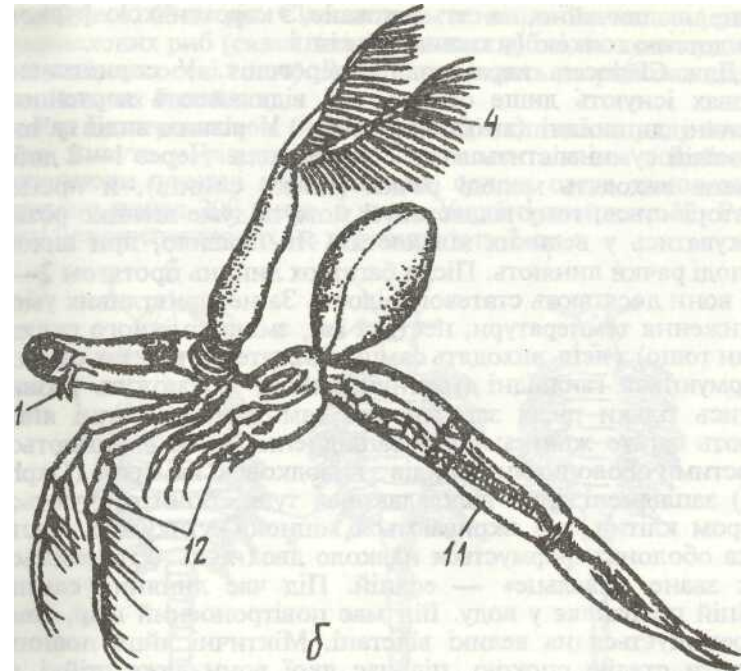


Рис. 71. Гілястовусі:

а - схема будови дафнії; в - *Leptodora kindtii*; 1 - антена; 2 - наупіальне око; 3 - складне око; 4 - антена; 5 - печінковий 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; антени 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 дигогоїдні (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 гіллястовуси можуть дуже швидко розмножуватись у великих кількостях. Як правило, при виході молоді рачки линяють. Після багатьох линянь протягом 2—6 днів 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 — *циклморфоз*. 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. *

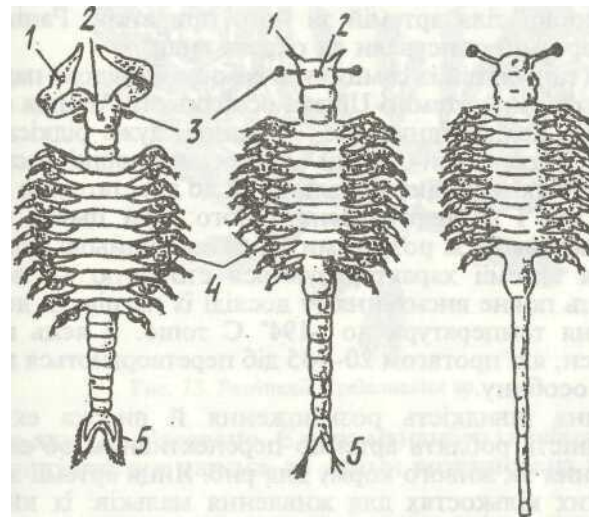


Рис. 72. Безчерепашкові (*Artemia salina*, що живуть у воді різної солоності):

/ - антена; 2 - наупліальне око; 3 - фасеткове око; 4 - грудні ніжки; 5 - фурка

Голова складається з протоцефалона, на якому розташовані пара стебельчастих складних очей та непарне наупліальне 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, з якої вона живе, що пов'язане, як уже згадувалося, з особливостями функціонування видільної системи.

Основна їжа артемії — кілька видів мікроскопічних діатомозитів 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 полігатоїдних рас — явище, дуже рідкісне серед тварин. Є дао-, три-, п'яти- та восьмилошні 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 наугоїуси, 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 риби. Яйця артемії збирають у великих кількостях для живлення мальків: їх кидають у воду; наугіуси з'являються майже відразу. В Україні артемія масово мешкає у Сиваші.

КЛАС РЕМІПЕДІЇ (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 гоміоморфна — 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 — передантени,

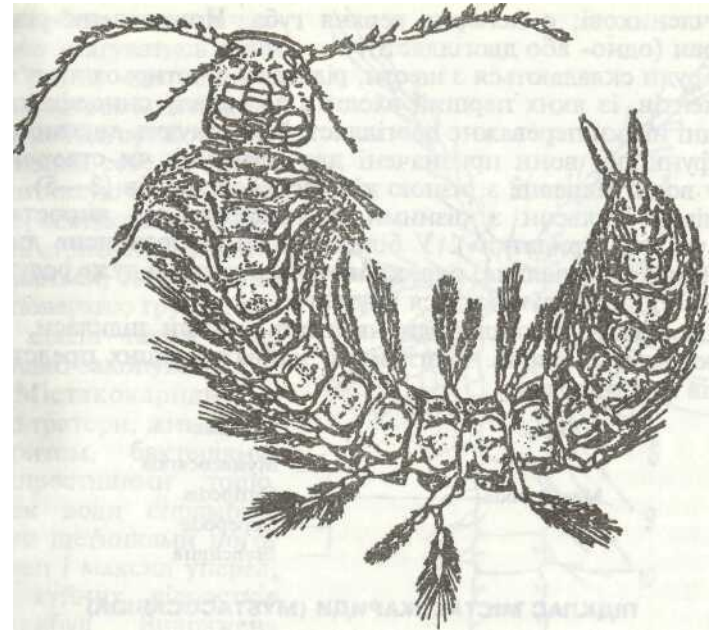


Рис. 73. Реміпедії: *Speleonectes* sp.

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. Гонادی 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 прикріплені та паразитичні способи життя.

Тіло максиллопод 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 Максиподи належать чотири підкласи, що включають 14 рядів. Розглянемо найважливіших представників цих підкласів.

Клас	Підклас
Maxillopoda-	Mystacocarida
	Cirripedia
	Coepoda
	Branchiura

ПІДКЛАС МІСТАКОКАРИДИ (MUSTACOCARIDA)

Це невелика група рачків (відомо лише 11 видів), що живуть у піску морських пляжів пришшвно-відпливної зони та приморських печер. Між частинками піску є проміжки, заповнені водою, де поряд з іншими тваринами (найпростіші, різноманітні черви) живуть і містакочариди. Така фауна зветься *інтерстиціальною*. Розміри містакочарид 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 антени, 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 розвинутою 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 закопуватись.

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.

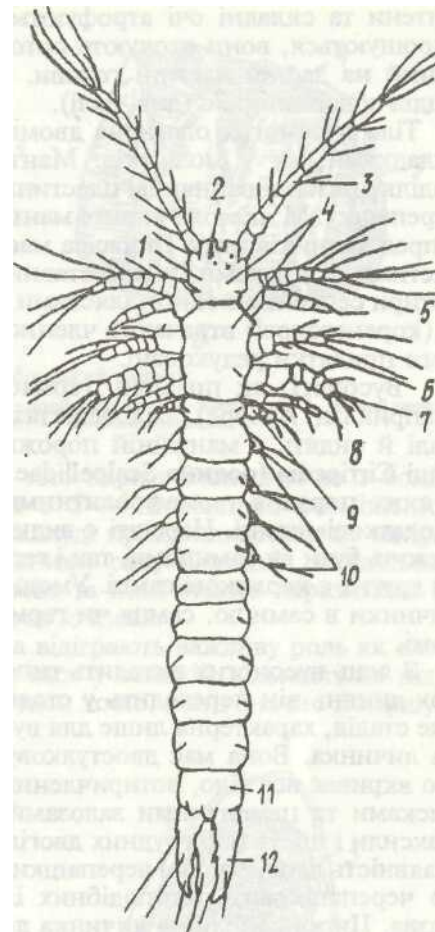


Рис. 74. Містакочариди: *Decheilocaris remanei*:

1 - шов на голові; 2 - прості вічка; 3 - антена; 4 - голова; 5 - антени; 6 - мандибули; 7-максила I; 8-максила II; 9 - ногощелепи; 10 - грудні ніжки; // - 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.

Антенили й весь передній відділ голови вусоногих перетворюються на орган прикріплення: в одних видів — на довге м'ясисте стебельце, в інших — пласку широку підшову.

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 молюсків. Мантия непаразитичних форм видає назовш 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 однігільястими кінцівками, а *Rhizosephala* (коренеголові) втрачають членистість і кінцівки. Черевце і його придатки редуковані.

Вусоногі, як правило, гермафродити, але деякі з них (наприклад, *Aicirpe*) роздільностатеві, причому самці їх дуже малі й сидять у мантийній порожнині самиці. Ще цікавіші інші *Stipedia* (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 антенами до придатного субстрату. Дальший її розвиток у представників різних рядів проходить по-різному.

Серед вусоногих ряду *Thoracica* широко відомі так звані морські жолуді (надродина *Balanomorpha*) (рис. 75) та морські качечки (надродина *Lepadomorpha*) (рис. 76). У перших голова утворює широку підоснову, 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-

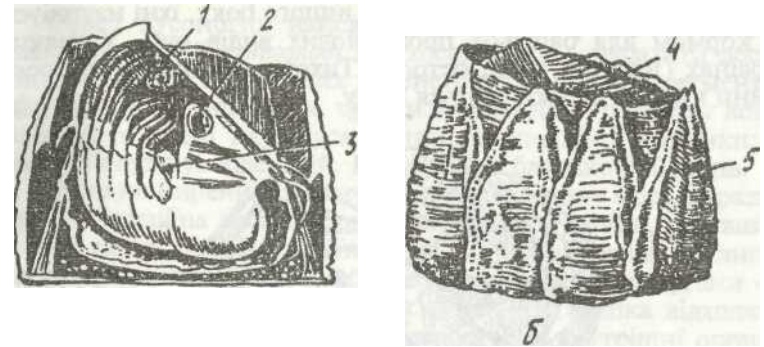


Рис. 75. Морський жолудь:

a - внутрішня будова; *b* - зовнішній вигляд; 1 - грудні ніжки; 2 - м'яз-замікач даху; 3 - роговий конус; 4 - пластинки дму; 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-

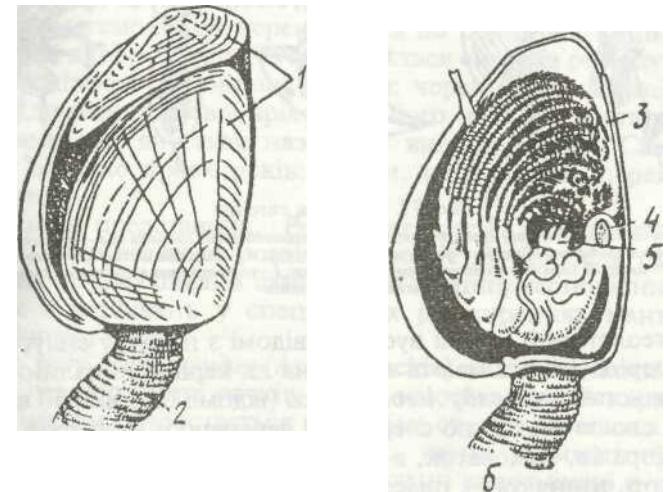


Рис. 76. Морська качечка:

a - зовнішній вигляд; *b* - внутрішня будова; 1 - черепашка; 2 - стебельце; 3 - грудні ніжки; 4 - м'яз-замікач; 5 - роговий 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.

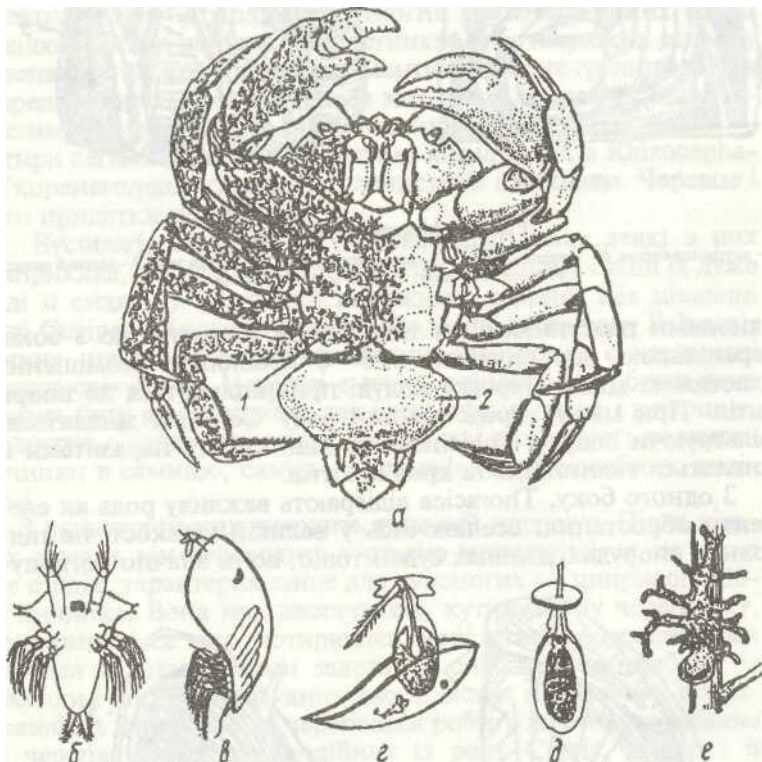


Рис. 77. *Sacculina carcini*:

a - доросла особина на черевці краба; *b* - наупліус; *в* - циприсоподібна личинка та *г* - її прикріплення біля шетинки до покривів краба і формування кентрогона; *д* - міграція клітин кентрогону в тіло хазяїна; *е* - молодий паразит на поверхні середньої кишки; / - 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 моллюсків, 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* (*Rhizosephala*) — 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 carcini*. 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 облітають 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 антенами. 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 антенами, ці клітини потрапляють у порожнину тіла краба і з током гемолімфи переносяться до середньої кишки, на поверхні якої осідають. Тут формується система розгалужень, що облітають 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 *Мішкокогрудих* (*Ascothoracida*) належить близько 40 видів паразитичних рачків. Вони мають великий карапакс, який інколи розростається 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 ектопаразитичних 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 линня він перетворюється на аскоторацидну личинку, що відрізняється від циприсоподібної відсутністю антен.

У межах ряду відомі як екто-, так і ектопаразити. Найпримітивнішими вважаються ектопаразити шестипроменевих коралів *Synagoga tigris*, 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 *Lauridae* самиці паразитують всередині пухлин у тілі коралів; самці маленькі, мешкають у тих самих пухлинах, що й самиці (*Ascothorax*), або є ектопаразитами тих самих хазяїв (*Lauridae*). Нарешті, у *Dendrogaster*, що паразитує в порожнині тіла морських зірок, самиця не має кінцівки 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 плодючість у мішкогрудих збільшується в міру спеціалізації до паразитизму: ектопаразит *Synagoga* відкладає близько 60 яєць, а ектопаразитичний *Dendrogaster* — близько 20 тис. Паразитизму мішкогрудих призводить до кастрації хазяїв — коралів чи голкошкірих.

ПІДКЛАС ВЕСЛОНОГІ (COPEPODA)

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 довщі

ніж тіло, виконують плавальну та чутливу (хімічне чуття, дотик) функції; одноклістні. Антени вкорочені, як правило, двоклістні. Мандибули з жуйними зубцями. У деяких морських видів ці зубці зверху покриті коронками з двоокису кремнію, що збільшує їхню міцність. Є дві пари махсил і пара ногощелеп. У фільтруючих форм антени та щелепи створюють рух води і виконують функцію фільтрувального апарата. П'ять пар грудних ніжок двоклістні, 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 *Caianoida*) 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 *Calanoida* (*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;

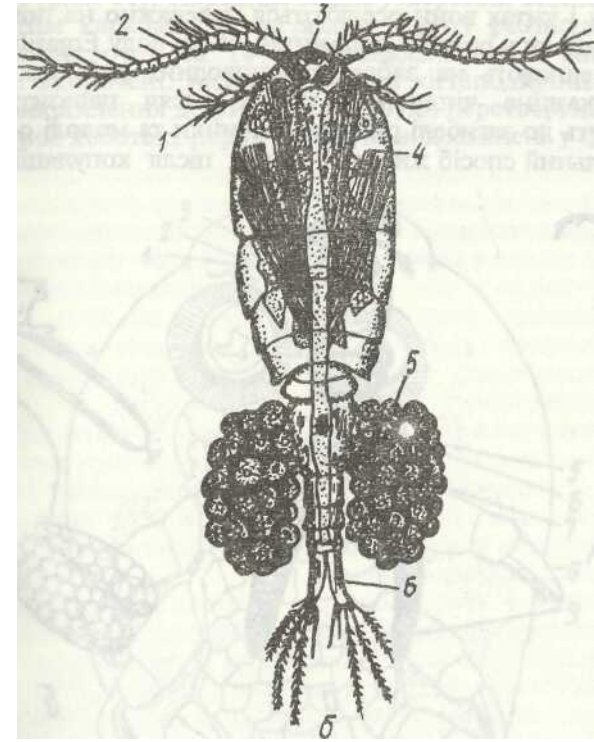
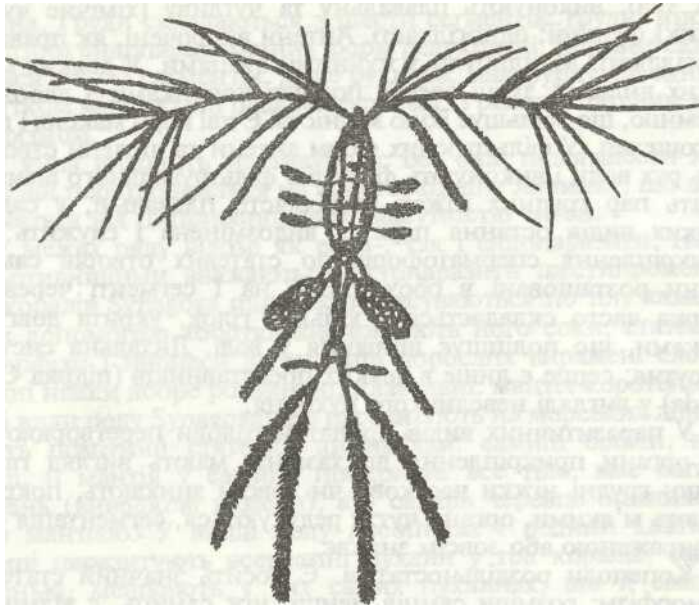


Рис. 78. Веслоногі ракоподібні:

a - *Oithona phunifera*; *б* - *Cyclops strenuus*; *1* - антенула; *2* - антена; *3* - наугоїальне око; *4* - синцефалон; *5* - яйцеві мішки; *б* - 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* (*Cyclopoida*) мешкають переважно на дні або в придонній зоні. Голова, груди і антенули в них коротші, а черевце довше, ніж у каланоців; 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—кишковопорожнинних, ехіурид, поліхет, молюсків, голкошкірих тощо.

На рибах і китах вони оселяються переважно на покривах, зябрах, інколи в ротовій порожнині. Види роду *Ergasilus* (рис. 80, *a*) мешкають на зябрах прісноводних риб; інколи на одного хазяїна чіпляється кілька тисяч паразитів, що призводить до загибелі риби. Личинки та молоді особини ведуть вільний спосіб життя, і тільки після копуляції рачки

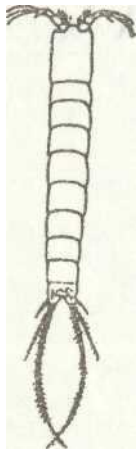
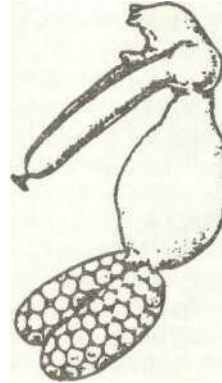


Рис. 79. Гарпактикоїди: *Aichosectila spinicauda*



Рис. 80. Самиці паразитичних Copepoda з прісноводних риб:
a - *Ergasilus peregrinus*; *b* - *Achteres*



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 рибозаводних господарствах.

ПІДКЛАС ЗЯБРОХВОСТІ, АБО КОРОПОЇДИ (BRANCHIURA)

Зяброхвості — невелика група (близько 130 видів) ектопаразитів риб; в Україні знайдено 3 види. Тіло сплюснене 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 кілеподібний придаток для прикріплення до риби. Мандибули перетворені на колючосисний хоботок; перші максилі видозмінені у фіксуючий

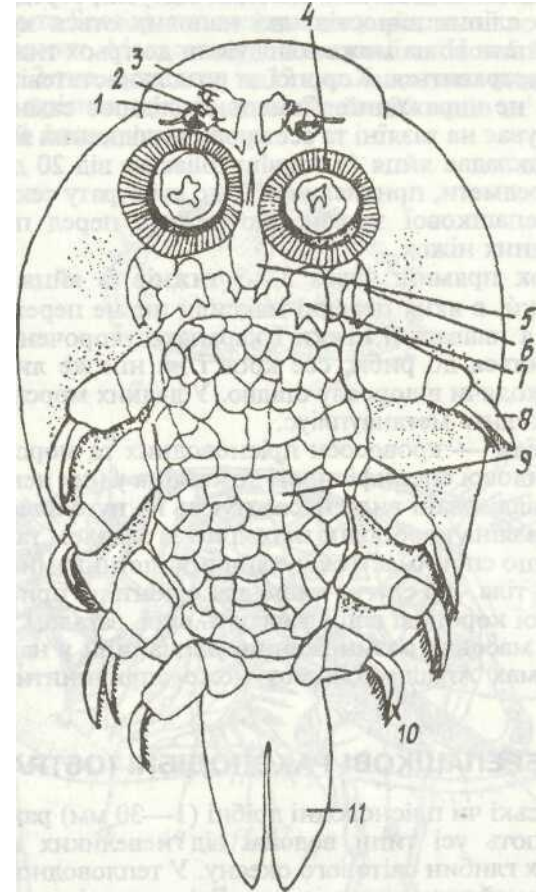


Рис. 81. Схема будови самиці зяброхвостих:

7 - фасеткове око; 2 - антена; 1 - 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; // - 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 двогшястих кінцівок; до складу черевця входять два сегменти без кінцівок і тельсон. Розміри тіла коропоців не перевищують 10 мм. Коропоци 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. Коропоци 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 прямиий: 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.

Коропоци — кровососи прісноводних та морських риб, причому видової специфічності до хазяїна у них немає. Деякі більш спеціалізовані види паразитують на пуголовках і каракатицях. Хазяїна коропоци 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 *Rotamsurgis*, що здатні до нормальної життєдіяльності при температурі +54° С; це одна з найбільш термостійких 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 *Surgidae*) 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 закопуватись 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 *Mesosurgis* 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.

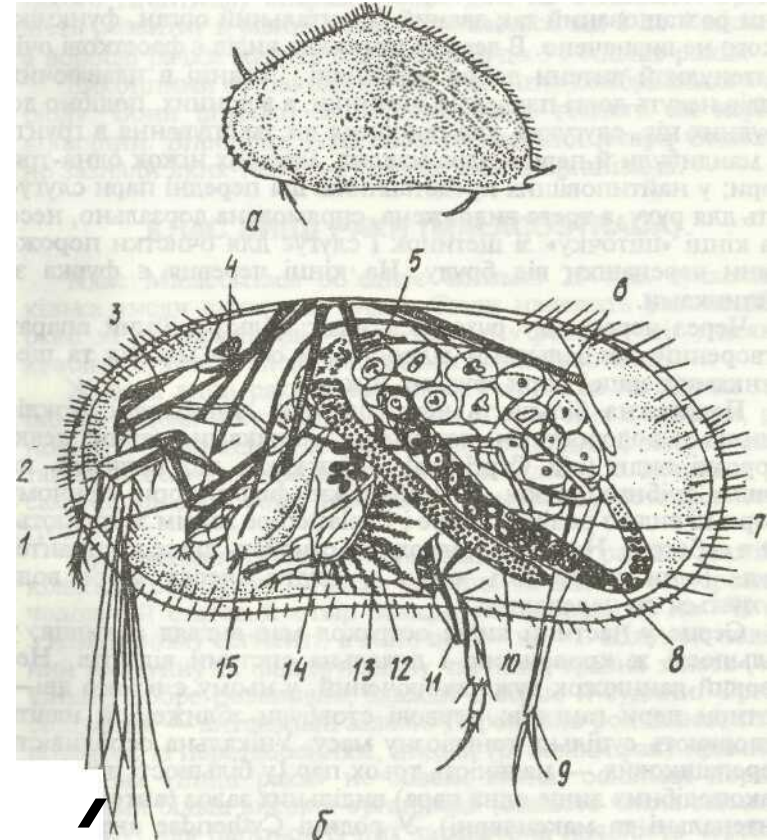


Рис. 82. Черепашкові ракоподібні:

кач; 13 - перша грудна ніжка; 14 - максила; 15 - мандибула

Тіло остракод дуже вкорочене, сплющене з боків і зовсім утратило 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-замікач.

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 дорзальне, несе на кінці «щіточку» 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*) — хижаки, що полюють на інших дрібних рачків. Є й справжні фільтратри, 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

самиці взагалі невідомі. Цікаво, що в деяких видів у північній частині ареалу розмноження партеногенетичне, а в південній — є і самиці 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 *Pontocypriis* 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 копальни. Впродовж усієї своєї геологічної історії *Ostracoda* не зазнали яких-небудь суттєвих змін в організації.

ІСЛАЄ ВИЦІ РАКІ (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 хижаки, різношні, рослиноїдні, детритофаги, трупощи, 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 тагмах) 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.

Клас	Ряд
	— Leptostraca
	— Stomatopoda
	— Bathynclacca
	— Mysidacea
Malacostraca	— Amphipoda
	— Isopoda
	— Tanaidacea
	— Cumacea
	— Euphausiacea
	— Decapoda

Ряд Тонкопанцирні (Leptostraca). Відомо лише 14 морських видів, що населяють, як правило, прибережну зону морів, ведуть придонний спосіб життя і лише один вид *Nebaliopsis turica* — глибоководна планктонна тварина.

Тонкопанцирні мають багато архаїчних рис будови (рис. 83). Груди та передня частина черевця вкриті тонким напівпрозорим двостулковим карапаксом. Стулки з'єднані між собою вентральним м'язом-замикачем. На голові є довгий виріст, спрямований уперед — роєгрум. 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 ендолодит вузь-

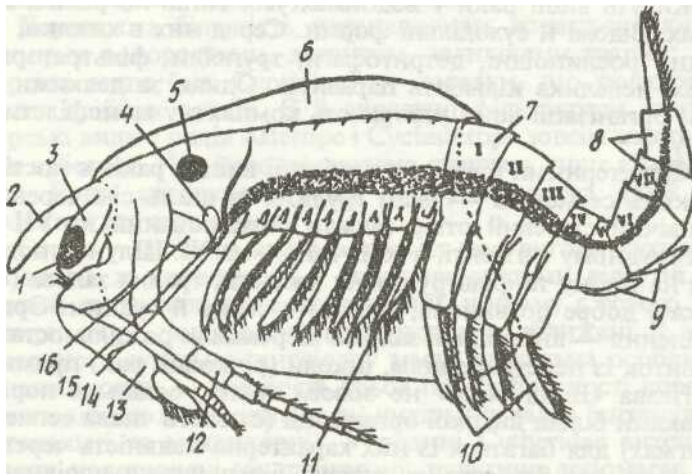


Рис. 83. Схема будови тонкопанцирних:

/ - фасеткові очі; 2 - рострум; 3 - стебельце; 4 - мандибули; 5 - м'яз-замикач; 6 - карапакс; 7 - I сегмент черевця; S - хвостова фурка; 9 - одногіллясті черевні ніжки; 10 - двогіллясті черевні ніжки; // - грудні ніжки; /2-антени; 7.7 - аитснули; 14, 15-максили; 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 антенах 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-богомоли (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

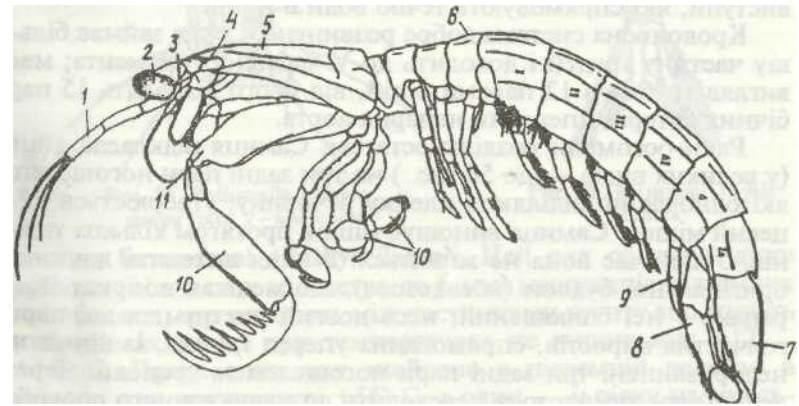


Рис. 84. Схема будови ротоногих:

- антснули; 2 - стебельчасті фасеткові очі; 3 - антени; 4 - рострум; 5 - карапакс; 6 - вільні грудні сегменти; 7 - тельсон; 8 - уроподи; 9 - черевні ніжки; 10 - підклішнія; // - друга пара ногошлеп

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 — рostrum. 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 членок подібний до гострого зазубреного ножа й може входити в спеціальну поздовжню щілину передостаннього розширеного членка. 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 плескакий 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 сплюснений, несе довгий рostrum та дві пари голчастих виростів, спрямованих уперед і назад. Із кінцівок недорозвинені три задні пари ногощелеп та уropоди. 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).

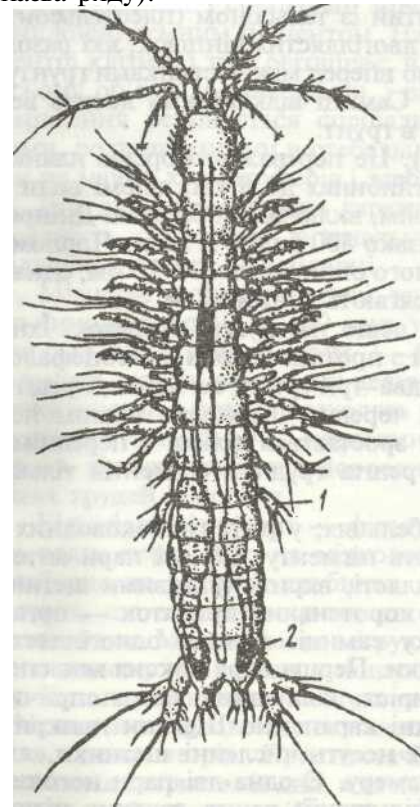


Рис. 85. *Bathynella natans*:
1 - черевні ніжки, 2 - тельсон

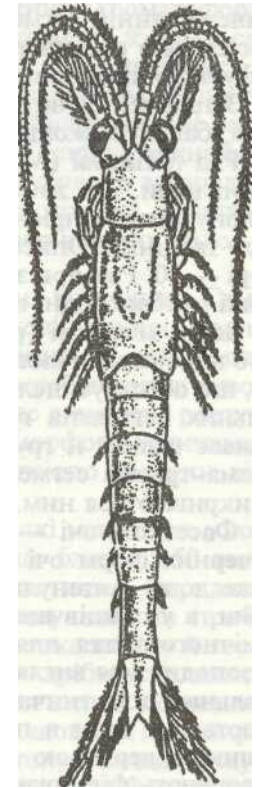


Рис. 86. Мізидові: *Mysis relicta*

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 ... +14° С. Проте один вид знайдено в підземній водоймі в Африці при температурі +55° С, 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 егіподитами. 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. Саміці відкладають досить великі, багаті на жовток яйця в ґрунт.

Ряд Міздові (*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 міздові (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 однігільясті; 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 — статоцист. У значній частині 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. Саміця 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-відшливну 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 пережувати 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,



Рис. 87. Бокоплави:

a - *Gammarus*; *b* - *Caprellia anatifera*

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 статодистів. Мандибули та обидві пари максил — жуйного типу. Ногощеп одна пара.

Усі сім пар кінцівок вільних сегментів грудей мають різну будову (звідки й назва «різноногі»). На передніх одній-двох парах розвиваються халпальні пристрої-підклішні або справжні клішні,

призначені для утримання їжі, — гнатоподи. Наступні ніжки мають гострі кігтики: 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

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 зябра і йде до перикардіального синусу, а звідти через остії — в серце.

Бокоплави роздільностатеві. Статевий диморфізм виявляється в особливостях будови кінцівок; самиці, як правило, більші, ніж самиці, однак у деяких байкальських гаммарусів відомі карликові самиці. 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 orchus* — до 30 років.

Бокоплави мешкають у різноманітних водоймах, однак більшість — у морях, заходами 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 моллюсків *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 усвідні. 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 поліпів, кільчаків, дрібних рачків (рис. 87, б).

Справжніми паразитами є китові воші (*Cyamidae*), 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 досліди з масового розведення *Gammarus pulex* — улюбленої їжі форелі та харіуса.

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 штерстиці 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 сплющене дорзовентрально, зрідка циліндричне або сплющене 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, жуйного 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 віслюка) 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.

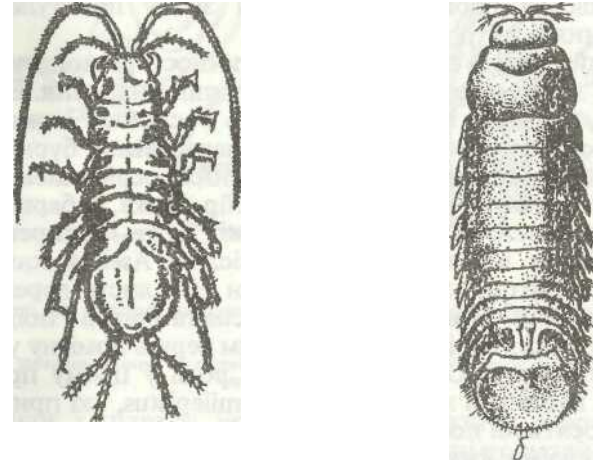


Рис. 88. Рівноногі:

а - *Asellus aquaticus*; б - *Limnoria tuberculiata*

Завдяки тому, що черевні ніжки добре захищені від висихання, частина рівноногих (мокриці) перейшла до наземного життя, їхні зябра найчастіше покриті тоньким 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, оригінальне 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. Насадки 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 *Porcellio* 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, угноюючи його своїми фекаліями, їх чисельність у пустелях дуже висока, до 1 млн особин на гектар.

Деякі морські види з родів *Lunnoia* (рис. 88, б) та *Sphaerogota* (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 викопують 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 *Apіїосга*, *livonеса* та ін.) — постійні ектопаразити річкових і морських риб. У рачків з підряду *Gnathiidea* личинки-манки, що мають спеціальну назву «праніці», 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.

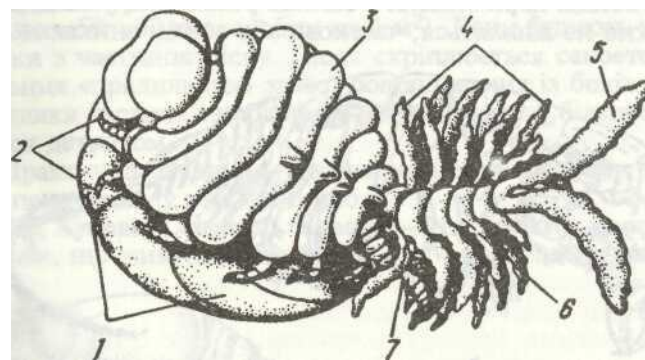


Рис. 89. Самиця паразитичного рівноногого рака *Sanicrison elegans*:

1 - виводкова камера; 2 - грудні ніжки; 3 - груди; 4 - червні ніжки; 5 - уроподи; 6 - черевце; 7 - карликові самці

Види з підряду *Epicaridea* — паразити різних ракоподібних. Одні з них нерухомо прикріплені до хазяїна — ектопаразити, інші, наприклад, *Sanicrison*, 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 гідroidних поліпів та водоростей. Танайові трапляються також у прісних водах, зокрема в приморських річках, озерах тощо. Описано майже 800 видів. У Чорному морі живуть шість видів; два з них — *Apseudopsis ostroumovi* та *Pontotanaeis borceai* — ендеміки. Середня дов-

жина становить 1—2 мм, однак деякі види досягають довжини до 20—30 мм, інколи до 8 см.

Тіло танащових видовжене (рис. 90), голова злита з першими двома сегментами грудей; синцефалон усунутий 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.

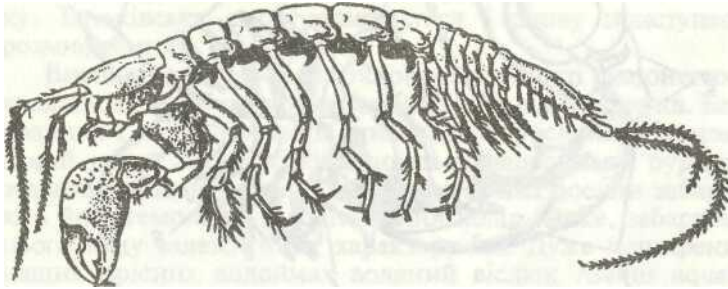


Рис. 90. Клішненосні віслюки: *Apscudes spinosus*

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 *Curtirleone*) 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 (протероандрічний 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 *Tanais dulongii* самиця живе разом із молоддю в трубці під поверхнею ґрунту до настання статевої зрілості раків.

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 танащових 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 вод. 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, двогіллясті; антени самиць 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 егіподитів 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 самиць 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 sercoides* 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

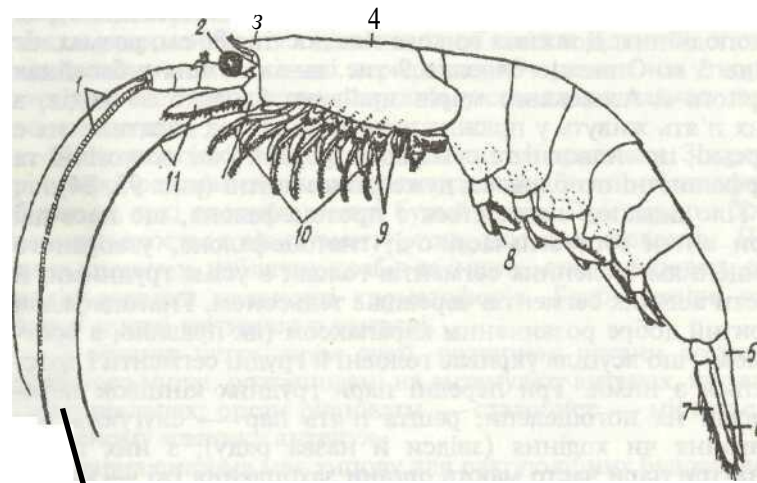


Рис. 92. Thysanopoda (Euphausiacea) - вигляд самця збоку:

/ -антенули; 2 -очі; 1-рострум; * - паралакс; 5 -тельсон; 6 - ендоподіг, 7 -екзоподиг уроподів; 8 - черевні ніжки; 9 - зябра; 10 - грудні ніжки // - 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 *Bentheuphausia*, 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.

Рад Десятинопо (*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 карапакеом (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 оболонок жертв (моллюсків, 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 моллюска, в якій живе цей рак.

Зябра розташовані під карапакеом. Їх завжди вісім пар, як і грудних кінцівок. Вони прикріплюються до основи грудних ніжок і частково — до стінки тіла. Зяброва порожнина вентиляється 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, спіральне завите відповідно до черепашки черевногого моллюска, 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, розвинеш органи дотику й хімічного чуття, розташовані на антенулах, антенах, щелепах і ногощелепах; орган рівноваги — статостист — міститься в основному членику 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 (лангусти) 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 ембріоназації.

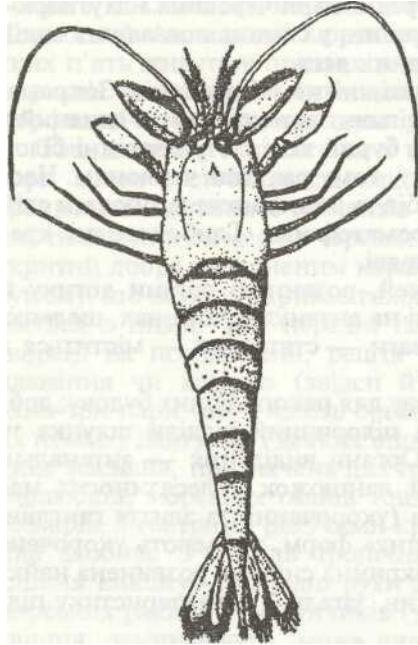


Рис. 93. Креветка *Crangon crangon*

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 червцем, плавальні ніжки та великий хвостовий плавець. Більшість креветок — планктонні морські форми, хоч є й плаваючі види з тілом, сплющеним дорзовентрально, навіть риучі види. Деякі види креветок мешкають у прісних водоймах (наприклад, в озері Байкал); є види, що живуть у водах печер. Більшість креветок жи-

вуться ДРАНИМИ 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 їстівних креветок *Crangon crangon* та деяких інших.

На відміну від креветок, велика група декапод веде повзаючий спосіб життя. У них червні ніжки неплавальні або частково редуковані. Наприклад (рис. 94, а), морські лан-

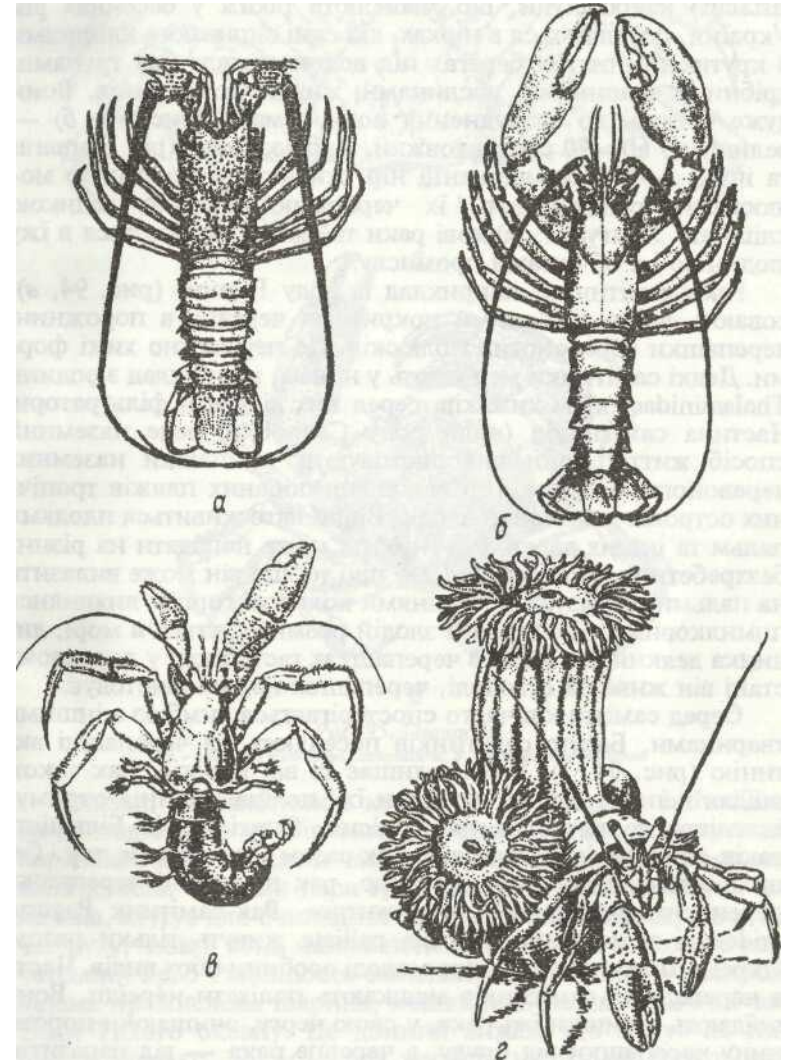


Рис. 94. Decapoda:

а - лангуст *Palinurus elephas*; б - омар *Homarus gammarus*; г - рак-самітник *Pagurus bernhardus*, вийнятий з черепашки, та г - у черепашці з актиніями

густі (роди *Palinurus*, *Polychaetes* 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 трупамі, 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 молюсками, 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 черевоногих молюсків. 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 черевоногих молюсків. Мешканець піщаних пляжів тропічних островів пальмовий злодій *Birgus latro* живиться плодами пальм та інших дерев, що гниють, може нападати на різних безхребетних і пощати 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.

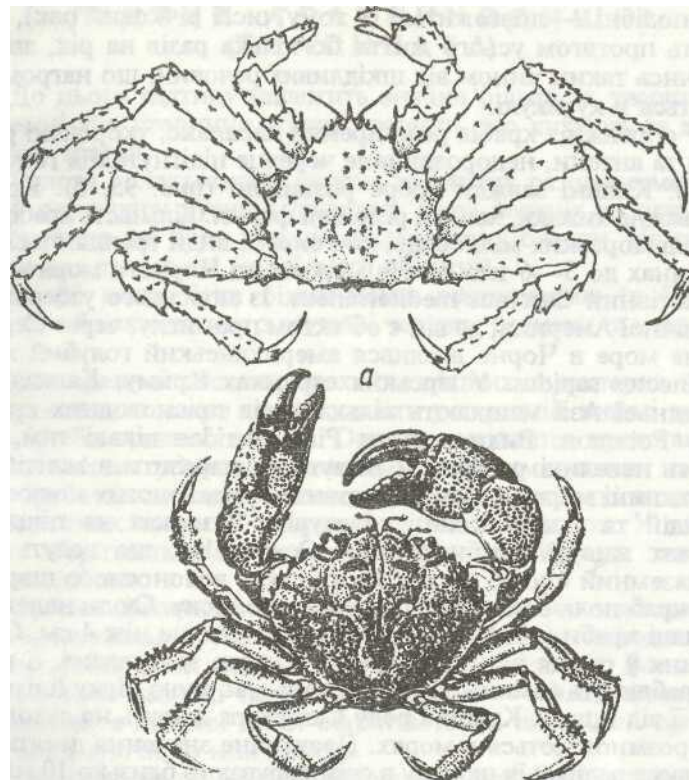


Рис. 95. Decapoda:

а - крзбод *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, а) — 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. Самиця 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), ли-
няють протягом усього життя по кілька разів на рік, звіль-
няючись таким чином від шкідливих речовин, що нагромад-
жуються в кутикулі.

У справжніх крабів розширений карапакс, укорочені рос-
трум та антени, недорозвинене черевце підігнуте під голово-
груди. Клішні завжди добре розвинені (рис. 95, б). Краби
переважно хижаки, хоч є й різнодагі форми. Більшість крабів —
живелі морських мілководь, хоч окремі види трапляються на
глибинах до 5—6 тис. м. На мілководді Чорного моря меш-
кає їстівний *Scarcinus mediterraneus*. Із морського узбережжя
Північної Америки, де він є об'єктом промислу, через Серед-
земне 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 мантийній
порожнині морських двостулкових та червоногих моллюсків,
асцидій та задній кишці голотурій. У нірках на піщаних
пляжах живуть краби родини *Ocypodidae*, що ведуть на-
півназемний спосіб життя: нірка сягає 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 охоро-
няє її від інших. Краби з роду *Cardisoma* живуть на суходолі,
хоч розмножуються в морях. Практичне значення десятино-
гих 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, рослиноїдні, хижі, паразити тощо),
пересування, розмноження це дуже різноманітна й еколо-
гічно пластична група, що займає домінуюче положення у
водних екосистемах із часу свого виникнення (початок пале-
озойської ери). Практичне значення ракоподібних як корму
для риб і китів; джерела поживних речовин для людини,
компонентів обростання підводних споруд та днищ суден,
проміжних хазяїв гельмінтів також досить велике.

Чисельність ряду видів ракоподібних останнім часом різ-
ко скорочується, і необхідна розробка заходів щодо їх охо-
рони. 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 допо-
могою 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 багато-
ніжок) або складатися з грудей і черевця (комахи та шжито-
щелепні).

Для травної системи трахейнодишних характерна наяв-
ність слинних залоз та відсутність у середній кишці печін-
кової, або травної залози. Органи виділення представлені
мальпігієвими судинами — довгими сліпо замкненими на кін-
цях 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 від-
криваються 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 ба-
гатоніжок та покритошелепних) анаморфний.

Донедавна до підтипу Tracheata відносили два класи:
Багатоніжки (Mugilopoda), тіло яких складається з голови та
більш-менш гомономного тулуба з великою кількістю ніг, та
Комахи (Insecta), тіло яких складається з голови, трисег-
ментних грудей із трьома парами ніг і черевця. Проте де-
тальні дослідження особливостей будови й розвитку пред-
ставників цих класів свідчать про суттєві відмінності між
ними. Тому ми розглядаємо в складі підтипу Tracheata шість
класів: Губоногі (Chilopoda), Двопарноногі (Diplopoda), Пау-
роподи (Pauropoda), Симфіли (Symphyla), Покритошелепні
(Entognatha) та Комахи, або Відкритошелепні (Insecta, або
Ectognatha).

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 — хижачки. 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, біля вершини якого відкривається протока отруйної залози. Ногощелепи беруть участь у захопленні та утриманні здобичі, а також використовуються для захисту від ворогів.

Тулуб може складатися з 15—180 більш-менш гомонічних 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 місця 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-



Рис. 96. Ротовий апарат *Lithobius forficatus* (Chilopoda):

1 - вусики; 2 - мандибула; 3 - максила; 4 - тулубна ніжка; 5 - ногощелепа; 6 - максила II

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 плзвостернальні 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 грубки (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 мальгагієвих 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 максиллярні 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.

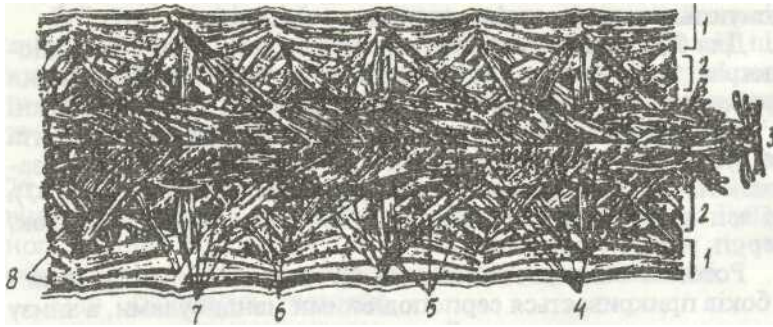


Рис. 97. Тулубна мускулатура Scolopendra sp.:

1, 2 - червона, бічна та спинна частини; 4 - поздовжні спинні м'язи; 5 - дорзовентральні м'язи; 6 - S - відповідно вентроплевральні, дорзоплевральні та поздовжні черевні м'язи



Рис. 98. Внутрішні органи губоногих:

a - травна система Lithobius foeficatus; 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 - яєчник; 13 - сім'яприймач; 14 - статева ніжка; 15 - статевий отвір; 16, 17 - парна та непарна частини яйцепроводу

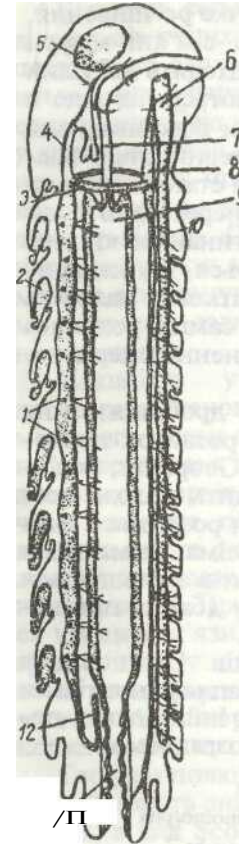


Рис. 99. Кровосна система Scutigera sp. (схема бічного зрізу):

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

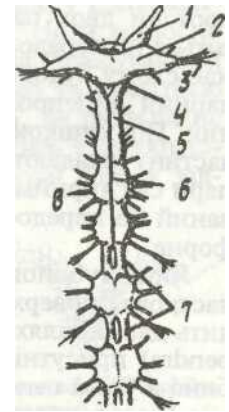


Рис. 100. Нервова система Lithobius foeficatus (зі спинної сторони):

1 - антенальний нерв; 2 - надглотковий ганглії; 3 - очні нерви; 4 - навкологлоткова конектива; 5 - підглотковий ганглії; 6 - ганглії черевного ланцюжка; 7 - конективи; 8 - нерви кінцівок

С

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. Гонади 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 яечник 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, поверхневе. 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.

Клас	Ряд
	<i>Craterostigmomorpha</i>
	<i>Geophilomorpha</i>
<i>Chilopoda</i>	- <i>Scolopendromorpha</i>
	<i>Lithobiomorpha</i>
	<i>Scutigermomorpha</i>

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 barbarica*, 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.



Рис. 101. Геофілоподібні (*Geophilus longicornis*)

Наявність у геофілів добре розвиненого шкірно-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.

Геофіли полюють за дощовими червами, які за розмірами часто бувають значно більшими, різноманітними личинками комах, а вид *Scolioplanes acuminatus* віддає перевагу сильно склеротизованим ківськам, при цьому жертву перевертають догори черевцем; 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 відшукують за допомогою вусиків місце 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 gnarritimus*, 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 молюсків, різних ракоподібних і т. п.

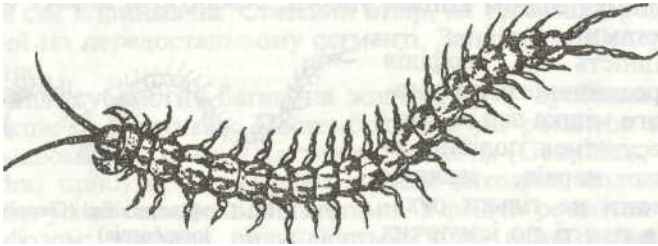


Рис. 102. Сколопендроподібні: *Scolopendra cingulata*

Найбільш поширеними в Україні є види *Arctogeophilus macrocephalus* та *Pachymerium ferrugineum*, які трапляються переважно в листяних лісах і соснових борах.

Ряд Сколопендроподібні (**Scolopendromorpha**). Сюди належать багатоніжки як середнього й невеликого розміру, наприклад *Styrops 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 шилоподібні 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.

Полюють сколопендри на дошових черв'яків, 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 (*Uthobiomorpha*). 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 сколопендру, але відрізняються від них більшою за розміром головою, коротким тулубом, до складу якого завжди входять 18 сегментів, та відносно довшими 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 сколопендру.

Будова вентральної сторони всіх сегментів однакова; на дорзальній стороні вузькі тергіти чергуються з широкими. Стигми відкриваються на черевній стороні; їх кількість коливається від двох до семи пар.

Кістянкоподібні — вправні бігуни. Вночі вони полюють 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*.

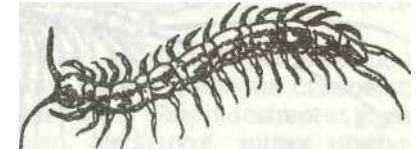


Рис. 103. Кістянкоподібні: *Lithobius forficatus*

Рад Скутигероїюдібш (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 сплюснена, 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.

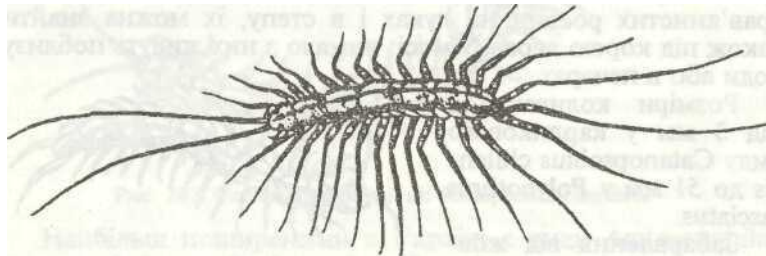


Рис. 104. Скутигероподібні: Scutigera coleoptrata

Тулуб має 18 сегментів, будова яких зовні подібна до такої у кістянкоподібних, 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-

ногах, 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 *Leptojuulus semenkevitchi* та підвид *Polydesmus montanus ukrainicus* занесено до Червоної Книги України.

Розміри коливаються від кількох міліметрів (наприклад, у дуже поширеного виду *Polyxenus lagurus* 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 (*gnathochілярії*), 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).

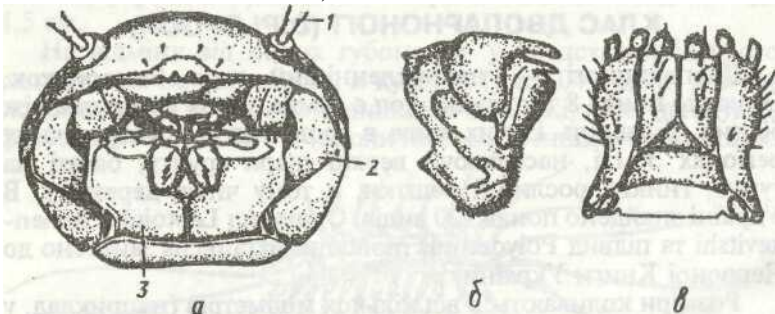


Рис. 105. Ротовий апарат Diplopoda:

а - загальний вигляд голови; б - мандибула; в - гнатохілярш; / - вусик; 2 - машшбула; 3 - гнатохшярін

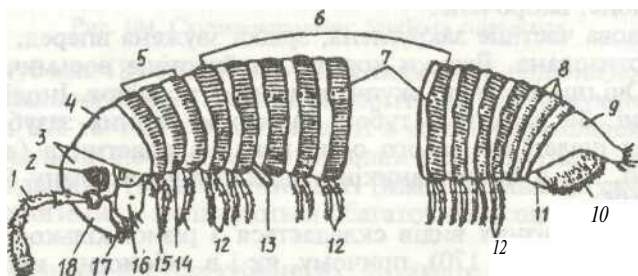


Рис. 106. Двопарноногі (схема будови ківсяка):

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 11 сегмента; 16 - шока; 17 - мандибула; 18 - верхня губа

На відміну від інших наземних артропод, у більшості дигіоіпод покриви просякнуті вуглекислим кальцієм, дуже міцні. Забарвлення дигіоіпод із помірних широт чорно-буре, сірувате, зрідка світлочервонувате, тропічні форми зелені, жовті, червоні, іноди 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 *Spirobolus* їдкий і забарвлює шкіру людини в темний колір; *Polyzonium rosalbum* виділяє молочну рідину, що має запах і пекучий смак камфори. Тропічна *Fontaria* містить у своїх залозах вільну ціанідну кислоту й пахне гірким мигдалем. У багатьох дигіоіпод 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 гаїтянського виду *Rhinocrimis 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.

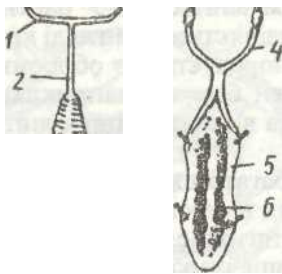
Трахеїна система починається стигмами, які розташовані біля основи ніг, на кожному сегменті, крім кількох передніх, стигм по дві пари. Кожна стигма веде в мішкоподібне розширення, від якого відходять більш-менш розгалужені трахеї, що постачають кисень органам відповідного сегмента. На відміну від губоногих та комах, у диплопод єдина трахеїна система не утворюється.

Нервова система типова для трахеїнодишних. Особливість її будови — подвоені 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 шилоподібні 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.



а 5

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

Зпліднення сгорматофорне, відбувається різними способами. Розвиток проходить за типом анаморфозу: з яйця виходить личинка з трьома сег-

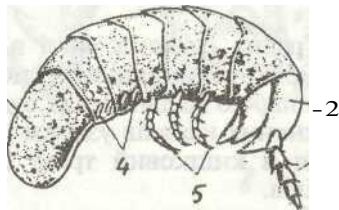


Рис. 108. Шестинога личинка ківсяка:

/ - 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*, відкрито 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 (Polyxenida), до другої належать так звані тиєчоніжки (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. Тиєчоніжок поділяють принаймні на десятків рядів; ми розглянемо деякі з них.

Клас	Ряд
	— Polyxenida
Diplopoda	— Glomerida
	— Polydesmida
	— Juhda

Ряд Китичники (Polyxenida). Це дуже дрібні (2—4 мм) двопарноногі, що мають м'яку, позбавлену карбонату кальцію кутикулу, на якій є численні хиMERні вирости (рис. 109). Найчастіше вони утворюють на спинній стороні сегментів рівні, а по боках — куцоподібне розгалужені ряди. На кінці тіла є китичка довгих волосків, через що вони й дістали свою назву. Тіло Іаггичників сріблястого кольору. Захисні залози відсутні.

Живуть китичники звичайно великими групами під корою, в деревині, що гние, 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-

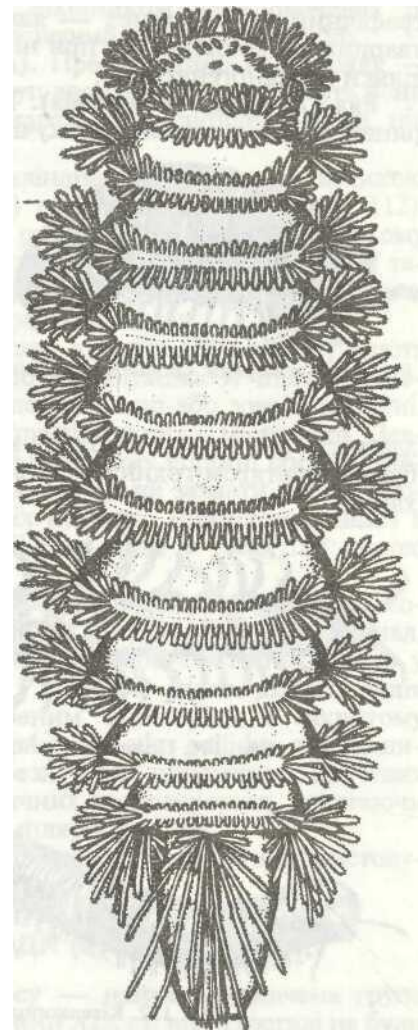


Рис. 109. Китичники: *Polyxenus lagurus*

графічний партеногенез — явище, колії 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).

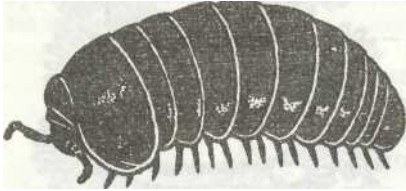


Рис. 110. Гломериди: *Glomeris marginata*

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.

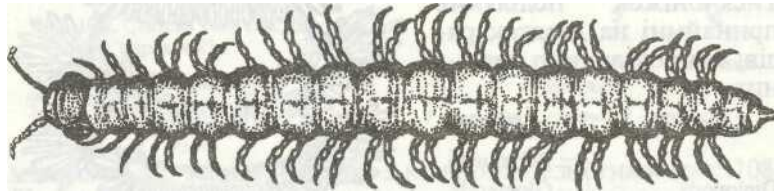


Рис. 111. Полідесмові: *Strongylosoma stigmatosum*

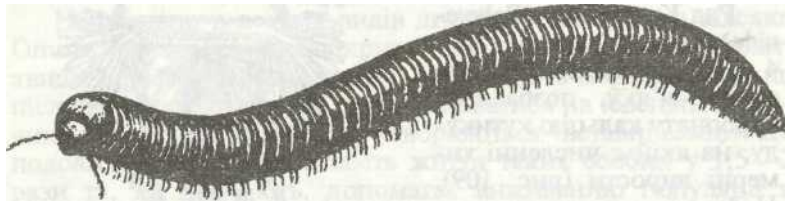


Рис. 112. Ківсякоподібні: *Rhinocrinus* sp.

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 гниє, у пнях. У тепличних

господарствах небезпечним шкідником ряду овочевих та ягідних 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 *Noroïulus 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 *Archiboreoïulus 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 XIX 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

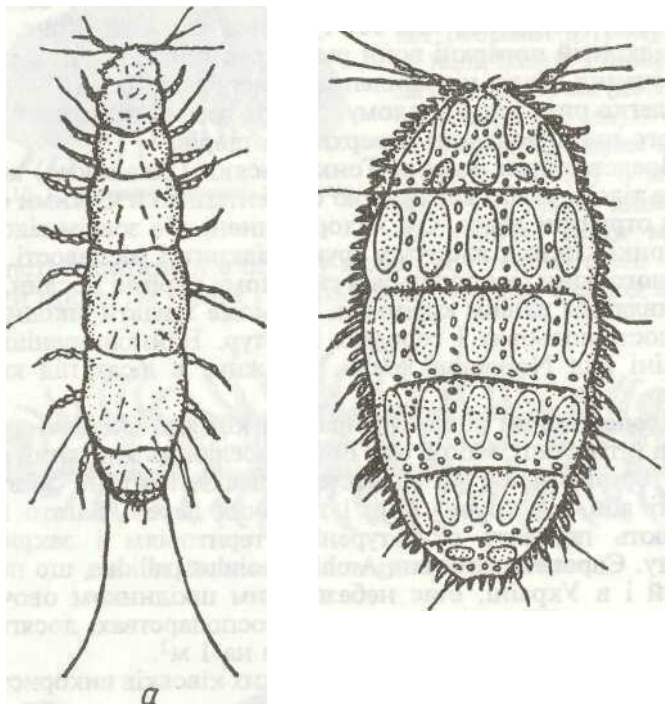


Рис. 113. Пауропода:

а - *Pauropus chuxleyi*; б - *Eurypauropus oratus*

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 пауропода висмоктують їжу. Зокрема, відомо, що види *Pauropus lanceolatus* та *Allorpauropus gracilis* висмоктують гіфи плісневих грибів. Крім того, серед пауропод є сапрофаги й хижаки.

Органи виділення представлені парою мальгагієвих 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.

Пауропода 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 пауропода 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 гние, під камінням. Симфіли дуже чутливі до дефіциту вологи. 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 етернітів 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 парою мальпігієвих судин і, крім того, у них може бути одна-дві пари максиларних 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 Ш 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 закривають усе тіло.

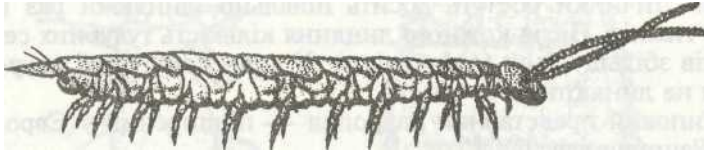


Рис. 114. Symphyla: *Scolopendrella immaculata*

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, статевий отвір міститься також на третьому сегменті.

Дуже цікаво у симфіл відбувається запліднення. Самці залишають сперматофори в ходах, де рухаються симфіли. Саміці 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 покритощелепних складається з голови, грудей і черевця. Голова суцільна, вкрита кутикулярною капсулою. Ротові кінцівки занурені в особливу ротову капсулу, утворену боками голови та зрошеною 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 покритощелепних гомілка зрошена 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 прямий, без метаморфозу. Ріст супроводжується численними линяннями.

До класу Entognatha входять три ряди (на думку багатьох дослідників, це підкласи): Proturia, Collembola та Diplura.

Клас

Ряд

Protura
Collembola (=Podura)
Diplura

Ряд Безвусикові (Protura). Сюди належать дрібні, до кількох міліметрів завдовжки, тварини, що живуть у ґрунті, підстилці 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 гоміколапку, яка на кінці має один кігтик. Передня пара ніг спрямована вперед і виконує функцію органа дотику, дві задні пари — ходильні.

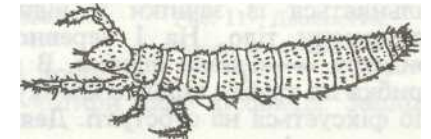


Рис. 115. Безвусикові: *Eosentomon tiansitorum*

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 (CoUemboIa, або Podura) налічує до 10 тис. видів, причому щороку вчені описують багато нових для науки таксонів. Імовірно, що насправді їх значно більше.

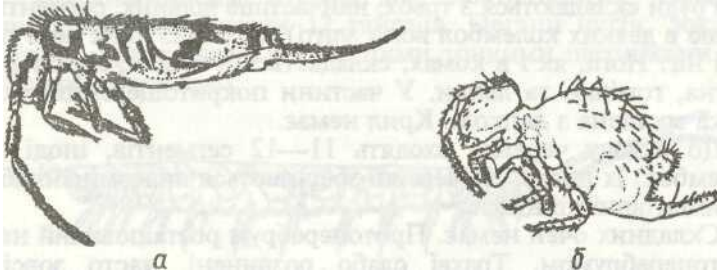


Рис. 116. Ногохвістки:

a - *Entomobrya pujchella*; *б* - *Sminthurus viridis*

Розміри тіла — міліметрові. На голові є прості очі та чотири-, шестичленкові 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 Членисточереві, *Arthropleona*), які живуть переважно в ґрунтах,

підстилці, 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 (*Seratorhysella armata*), яка живе в угноєних ґрунтах; у теплицях вона може пошкоджувати міцелій пещериць.

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 лапкою, 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 (*Campodea*) вони вусикоподібні, членисті, виконують функцію органів дотику, в інших (*Japyx*) — укорочені, нечленисті, мають вигляд клішні та призначені для захоплення здобичі — колембол.

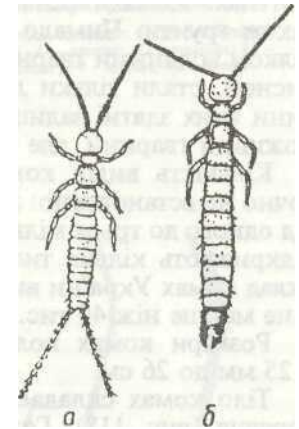


Рис. 117. Двохвістки:

a - *Campodea plusiochaeta*; *б* - *Japyx confusus*

Дихальна система досить добре розвинена, на грудях є три-чотири пари дихалець. Запліднення 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 *Campodea staphylinus*, що досягає довжини 1 см, в Криму — ендемік його Південного берега — *Japyx ghilarovi*.

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. Максيلي 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 (лижучий 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 (*гризучолижунний тип*). У метеликів частково або зовсім редуковані 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 (*лижучий 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, рівнокриллі, воші, блохи, довговусі двокриллі. 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.

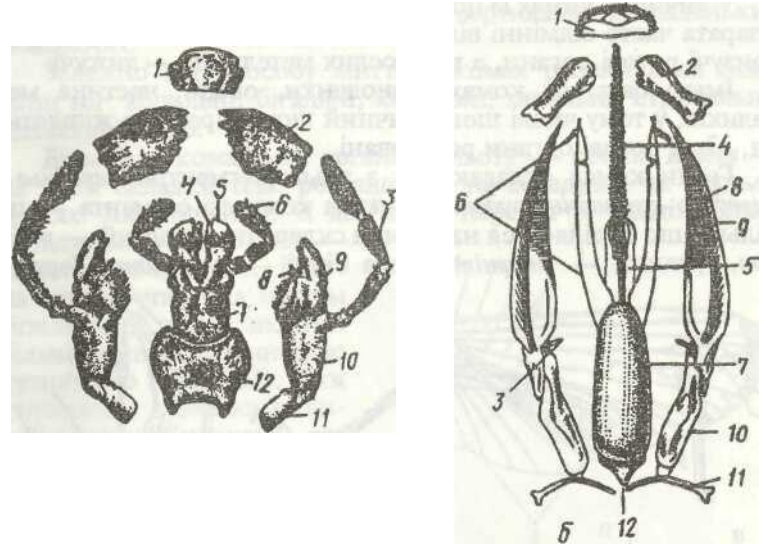


Рис. 120. Ротові апарати комах:

а - 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

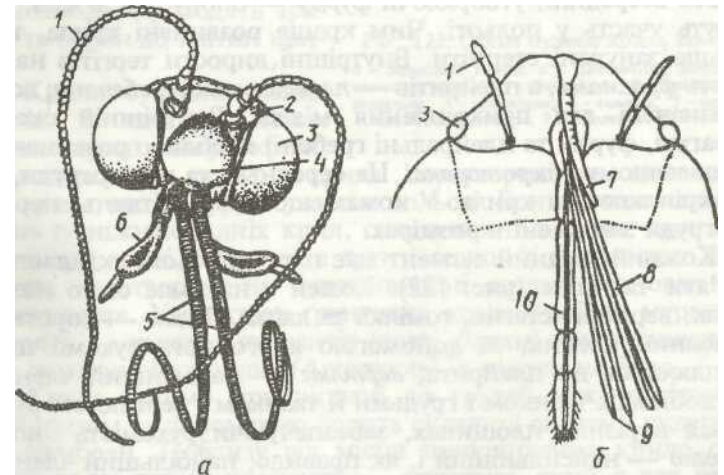


Рис. 121. Голови метелика із сисним ротовим апаратом (а) та клопа з колючосисним (б):

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 — *етерніт* та два бічні — *пещини*. Тергіти

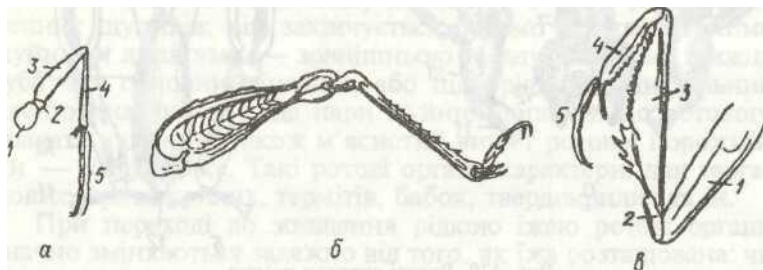


Рис. 122. Будова та типи ніг комах:

a - бігальна журуна; *б* - стрибальна сарани; « - хапальна богомола; 1 - тазик; 2 - вертлюг; 3 - стегно; 4 - гомілка; 5 - лапка

зовні помітні краще, ніж етерніти, значна частина яких міститься всередині, утворюючи *фурку* — опору для м'язів, що беруть участь у польоті. Чим краще розвинені крила, тим більше занурені етерніти. 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 членник, за допомогою якого нога рухомо прикріплюється до плейрита; *вертлюг* — найменший членник. Суглоби між тазиком і грудьми й тазиком і вертлюгом рухаються в різних площинах, забезпечуючи рухливість ноги. *Стегно* — найсильніший і, як правило, найбільший членник. *Гомілка* довга, але тонша, ніж стегно, часто озброєна шипами. *Лапка* в різних комах складається з одного-п'яти члеників і закінчується одним або двома кігтикками. У частини двокрилих на кінцевому членику, крім кігтикків, 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, *a*) має систему хітинових трубочок-жилок. Кількість та взаємне розташування жилок відіграє велику роль у систематиці комах. Жилки виконують опорну функцію; в них також міститься гемолімфа, проходять трахеї та нерви до клітин крила.

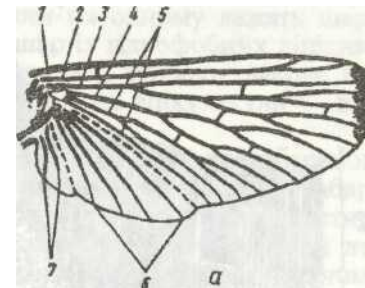


Рис. 123. Схема будови крила комах:

a - 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

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 — *дзижняльця*. 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 спирається 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;

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.

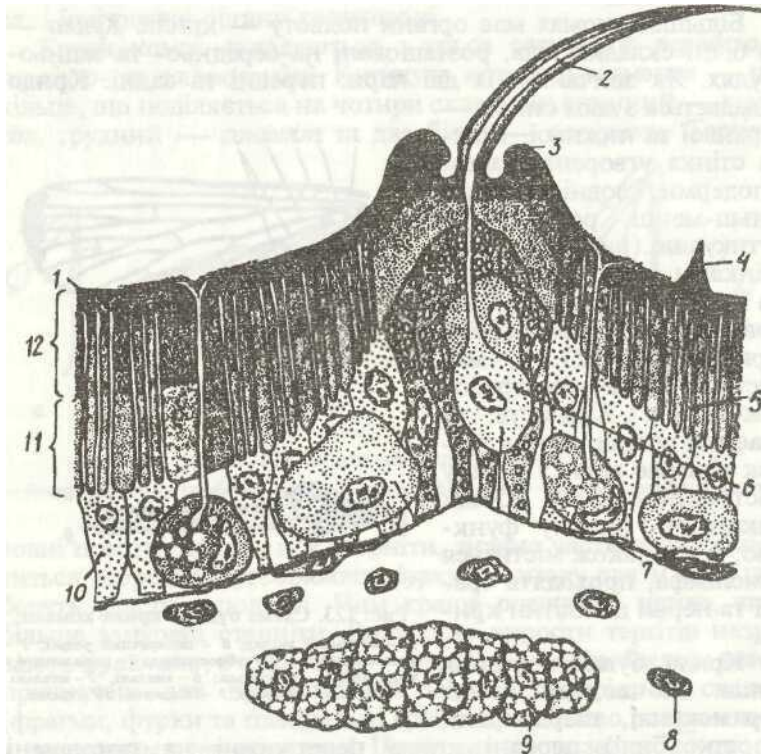


Рис. 124. Будова покривів комах:

1 - епікутикула; 2 - волосок; 3 - кільцевий валик біля основи волоска; 4 - шипик; 5 - перові каналці; 6 - клітина, що утворює волосок (трихогенна); 7 - базальна мембрана; 8 - гемоцит; 9 - жирове тіло; 10 - гіподерма; 11 - ендокутікула; 12 - екзокутикула

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 — прокутикуду.

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 кугікуліна, 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 ендокутікулою, що прилягає до гіподерми, й твердою, забарвленою пігментами екзокутикулою. Ендокутікула 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 ендокутікулу 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 перові 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 ендокутікула 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 етернітах сегментів, у надкрилах жуків, мандибулах, члениках кінцівок. На міжсегментарних мембранах екзокутикула відсутня. Вони цілком складаються з ендокутікули, вкритої зовні егакутикулою.

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 мікрворсинками, які проникають у порозі каналці 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 шойно 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 металево блискучі та переливчасті 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 рівнокриліх (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 (шипика, 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.).

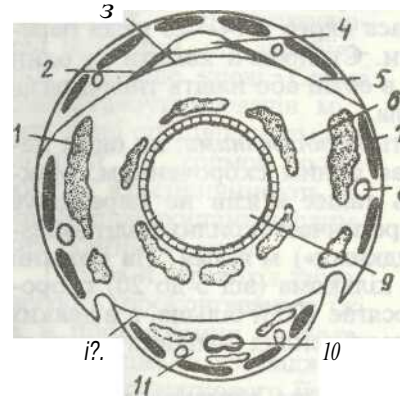


Рис. 125. Схема розташування серця та діафрагм на поперечному зрізі через тіло комахі:

1 - жирове тіло; 2 - крилоподібні м'язи; 3 - спинна діафрагма; 4 - серце; 5 - перикардальний синус; 6 - периаісцеральний синус; 7 - поздовжній м'яз; 8 - трахея; 9 - кишечник; 10 - нервовий ланцюжок; 11 - перинеіральный синус; 12 - червна діафрагма

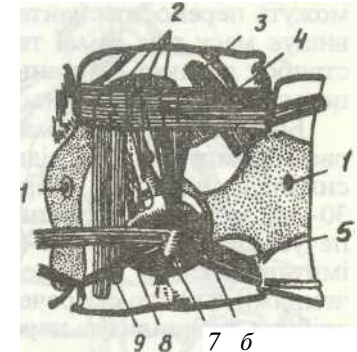


Рис. 126. Схема частини мускулатури задньогрудного сегмента комах:

1 - дихальце; 2 - дорзоветральні м'язи; 3 - косий спинний м'яз; 4 - поздовжній спинний м'яз; 5 - 8 - субкоксальні м'язи; 9 - поздовжній червний м'яз

Порожнина тіла — міксосель 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 *перинеіральный синус*, де міститься червний 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 гусені метеликів нараховується близько 2 тис. різних м'язів. Кожен м'яз за допомогою спеціальних волоконець — 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 ший. 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 хребтних (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 — *інтимою*.

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 з мандибулярних залоз, 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 перетравлення 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 тверда 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-

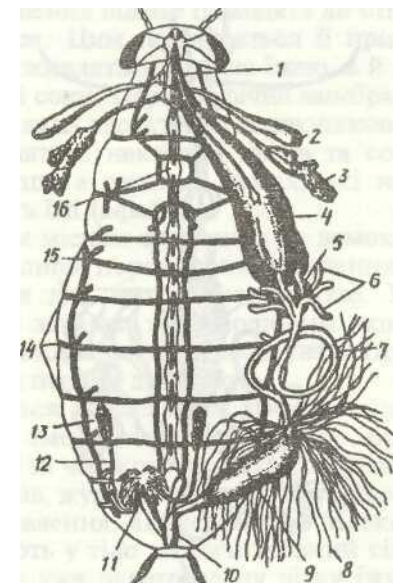


Рис. 127. Внутрішня будова самця чорного таргана при розтині зі спинної сторони:

/ - стравохід; 2 - резервуар слинної залози; 3 - слинна залоза; 4 - воло; 5 - жувальний шлунок; 6 - голоричні відростки середньої кишки; 7 - середня кишка; 8 - мальпігіїв судини; 9 - товста кишка; 10 - пряма кишка; // - придаткові залози; 12 - сім'япрвід; /.-? - сім'яник; 14 - дихальця; 75 - 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-

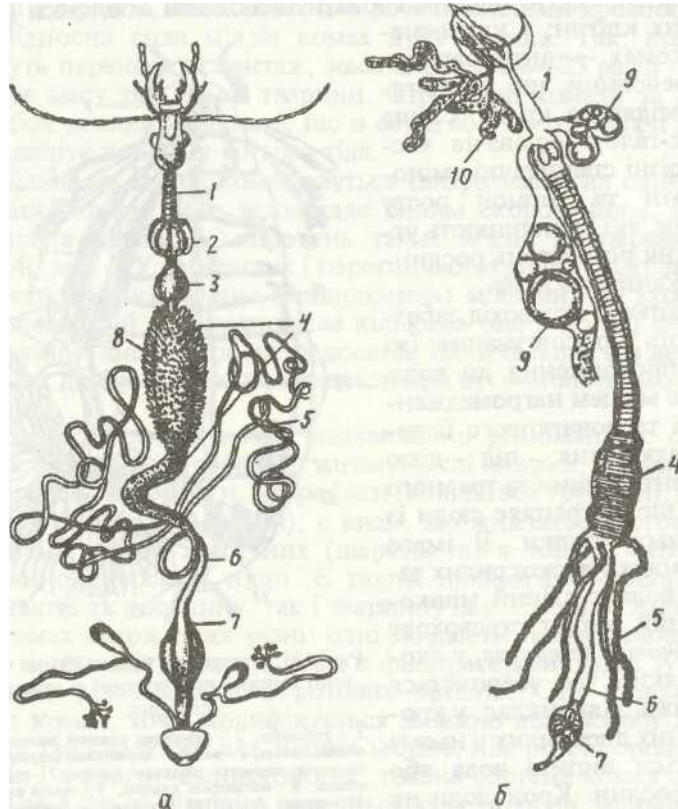


Рис. 128. Травна система жука туруна (а) та малярійного комара (б):
 -стравохід; 2 -воло; 3 -жувальний шлунок; 4 -середня кишка; 1 - ммігією судини;
 -задня кишка; 7 - пряма кишка; 5 -пілоричні придатки; 9 - харчові резервуари; 10 -
 слинні залози

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 вибірку

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 порожлинне 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 перемішувати 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 XIX 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 виїдали 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 — мальпіїєві 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 (джгутикові ряду *Hypermastigida*), 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 rhodni*. 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, перикардіальні 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 приростають 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-

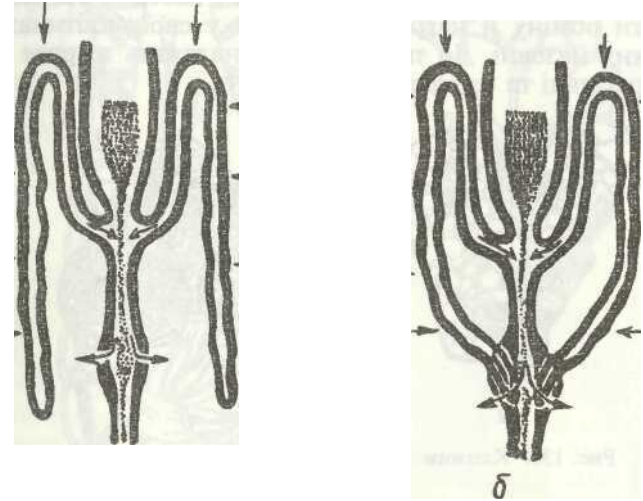


Рис. 129. Основні типи мальпігієвих судин **кома**х (стрілками показано рух екскретів, води та мінеральних іонів):

а - прямокрилий; *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 спричинити 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 вологоти, 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.

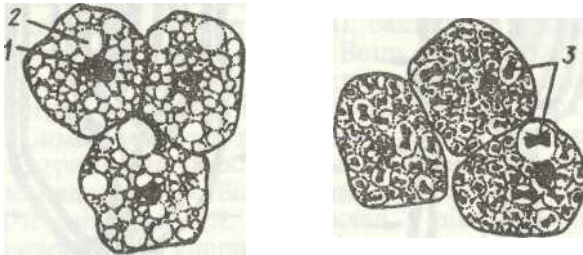


Рис. 130. Клітини жирового тіла личинки комара *Aedes aegypti*:

a - трофоцити; *b* - 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 ендопаразитичних 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 тгменгів — меланінів, омохромів, птеринів.

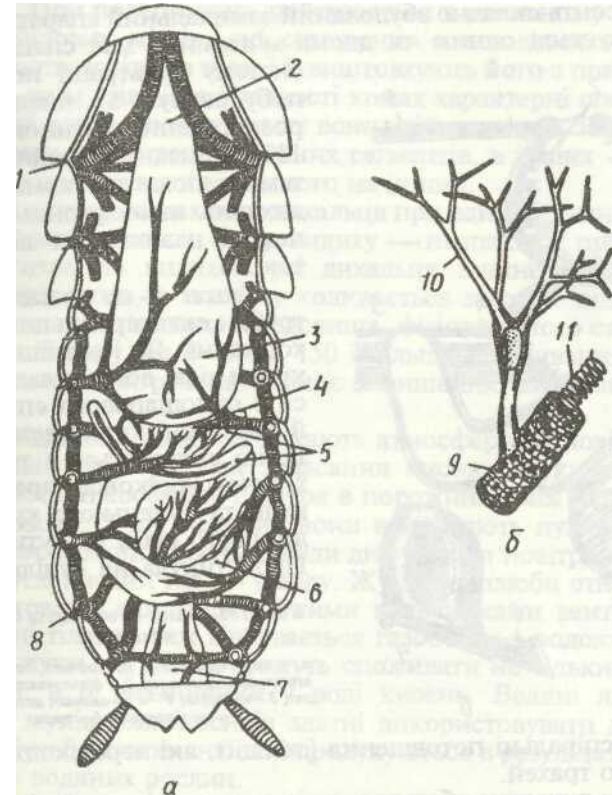
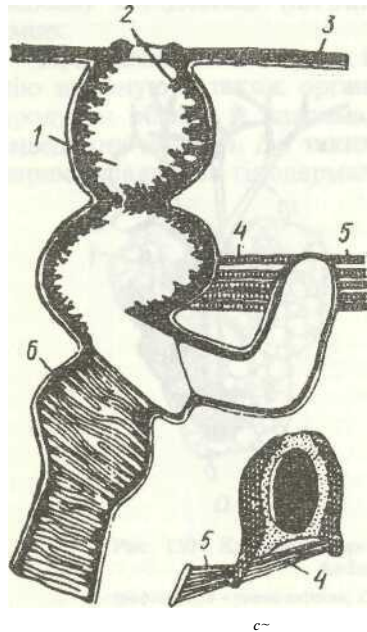


Рис. 131. Трахейна система чорного таргана:

a - загальний вигляд зі спинної сторони; *b* - закінчення трахей з трахеосолами; 1 - грудні стигми; 2 - стравохід; 3 - волю; 4 - жувальний шлунок; 5 - пілоричні відростки; 6 - середня кишка; 7 - пряма кишка; * - черевні стигми; 9 - трахея; 10 - трахеоли; 11 - тенідії

У деяких комах видільну функцію виконують ще *лабіальні залози*: у щетинкохвісток (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 крилевих 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 середньота задньогрудях; на перших восьми сегментах черевця лежать 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,



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 тонького кутикулинового шару епікутикули. Прокутикула не суцільна, а

Рис. 132. Один із варіантів будови дихальця:

a - поздовжній, *б* - поперечний зрізи; 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 тонькими 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 в 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-плавунці 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 комах-хазяїна, інші проривають його покриви, виставляючи дихальця назовні.

У багатьох водяних або ендопаразитичних видів трахей 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 одноденки, 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 багатоетапна 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



Рис. 133. Трахейні зябра личинки одноденки (а) та схема їх трахеації (б):
1 - зябра; 2 - трахея

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 міксосоель поблизу голови. До верхньої діафрагми та нижньої сторони кожної камери прикріплюється пара крилоподібних м'язів.

Камери серця почергово розширюються (діастола), і гемолімфа через остії з перикардія надходить у серце, а потім звужується (систола), і гемолімфа тече вперед. Пульсація серця спричиняється еластичністю його

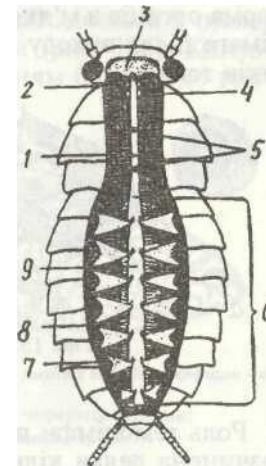
стінок, а також роботою крилоподібних та інших м'язів. З аорти гемолімфа потрапляє в порожнину голови, де утворюється зона підвищеного тиску. Відповідно в задній частині тиск гемолімфи менший, тому вона по середньому й нижньому синусах тече назад, а по спинній судині знову повертається вперед. Частота 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 - прилеті тіла; 5 - розгалуження крилових кровоносних судин; 6 - серце; 7 - діафрагма; 8 - крилоподібні м'язи; * - серцеві камери



плазми та клітин — гемоцитів, які або плавають у плазмі, або нерухомо осідають на поверхні внутрішніх органів. У більшості комах в 1 мм³ 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.

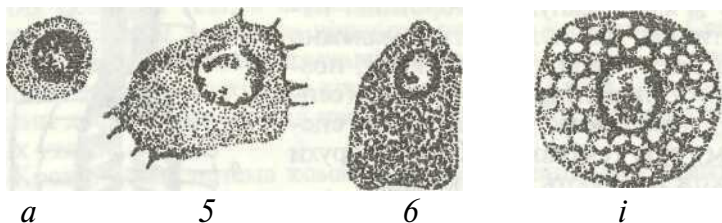


Рис. 135. Деякі типи гемоцитів комах:

a — недиференційовані клітини; *b* — фагоцитуюча клітина; *c* — клітини з білково-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 хірономіди 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-

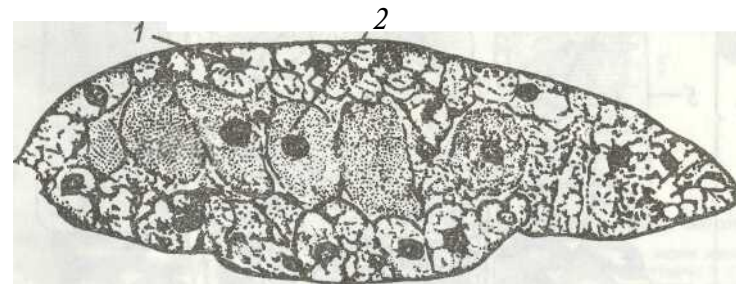


Рис. 136. Зріз через лопать жирового тіла чорного таргана:

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

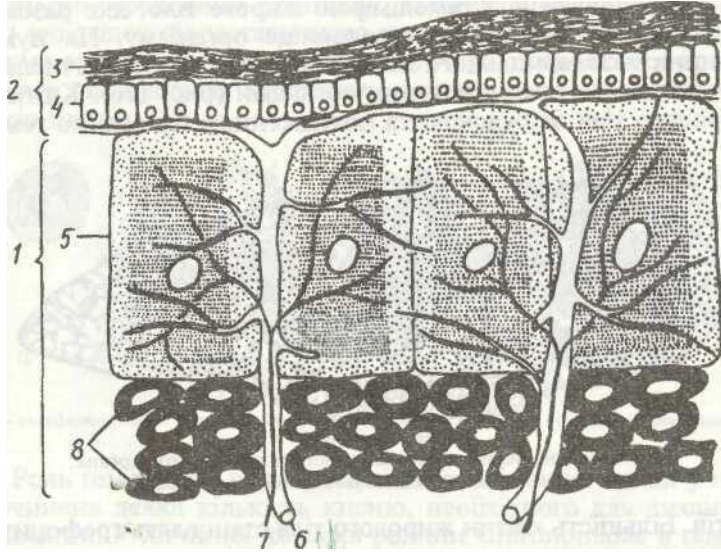


Рис. 137. Схема будови органа свічення світляка:

1 - жирове тіло; 2 - покриви; 3 - кутикула; 4 - гіподерма; 5 - фоточит; 6 - трахея; 7 - нервові волокна; 8 - клітини, що відбивають світло

реагує з АТФ, перетворюючись на люциферин-аденилову 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 черевного нервового ланцюжка. Перший ганглія ланцюжка — підглотковий — лежить разом із надглотковим у голові, решта — в тулубі.

Надглотковий ганглія (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 центри, він іннервує антени.

Тритоцеребрум — задній мозок — іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.

Підглотковий ганглія іннервує ротові органи та слинні залози. Червний 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 ганглія, 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 ганглія, 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 регульовальний вплив. Після його руйнування спостерігається швидке втомлення крилевих м'язів.

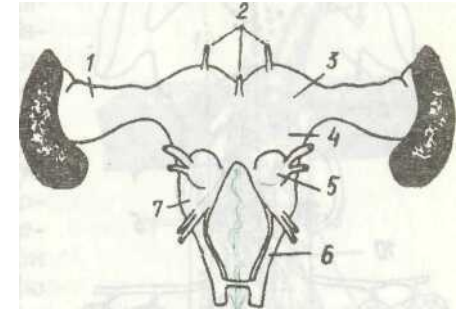


Рис. 138. Надглотковий ганглія богомола:

1 - зорові частки протоцеребрума; 2 - нерви дорзальних вічок; 3 - протоцеребрум; 4 - дейтоцеребрум; 5 - нюхові частки дейтоцеребрума; 6 - навкологлотковий конектив; 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 діпаузи. 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

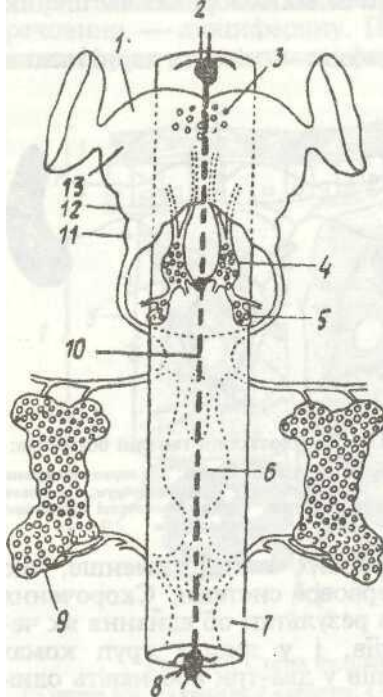


Рис. 139. Схема ендокринної та вегетативної (стоматогастричної) систем комах:

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 нервовочутливі 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 оболонки, однієї або кількох чутливих клітин та обслуговуючих клітин (рис. 140). Залежно від форми і розташування кутикулярних частин розрізняють трихощні, базиконічні, целококонічні, дзвоноподібні, плакоїдні та інші сенсили (рис. 141).

До механорецепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру

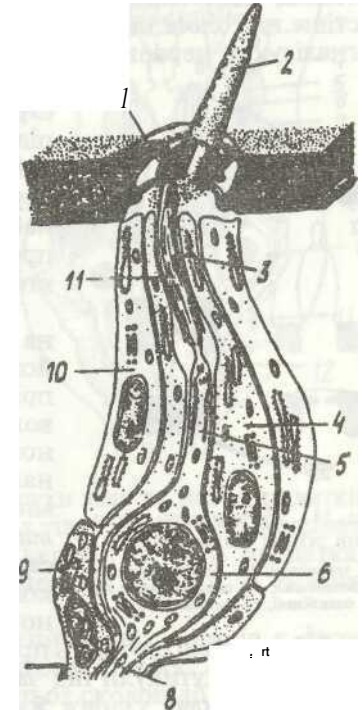


Рис. 140. Ультраструктурна організація трихоїдної механорецепторної сенсили:

1 - зчлековна мембрана; 2 - волосок; 3 - кутикулярна оболонка; 4 - трихогенна клітина; 5 - дендрит чутливої клітини; 6 - чутлива клітина; 7 - базальна мембрана; 8 - аксон; 9 - гліальна клітина; 10 - тормогекна клітина; 11 - нерухомий джгутик

або власного тіла комахи, його положення тощо. Найпростішими механорецепторами є *трихоїдні сенсيلي*. 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 сенсيلي, 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 сенсيلي містяться на церках і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі.

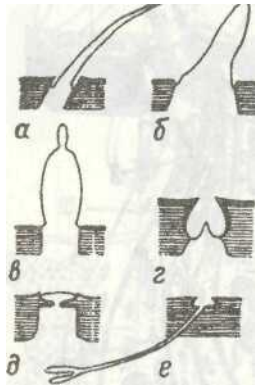


Рис. 141. Кутикулярні частини різних типів сенсил:

a - трихоїдної; *b* - базиконічної; *c* - стиліконічної; *d* - целококонічної; *e* - плакоїдної; *e* - ампулоподібної

Дзвоноподібні сенсيلي 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 — штифтом, або сколопсом, що є продуктом виділення облямовуючої клітини. Дистальний кінець джгутика 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 джгутика збуджує чутливу клітину. Хордотональні органи виконують функції пропріоцепторів і сиг-

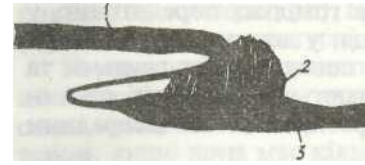


Рис. 142. Волоскова пластинка в місці зчленування ноги з тілом тар-

гану - плейрит тулубного сегмента; 2 - волоскова пластинка; 3 - тазик ноги

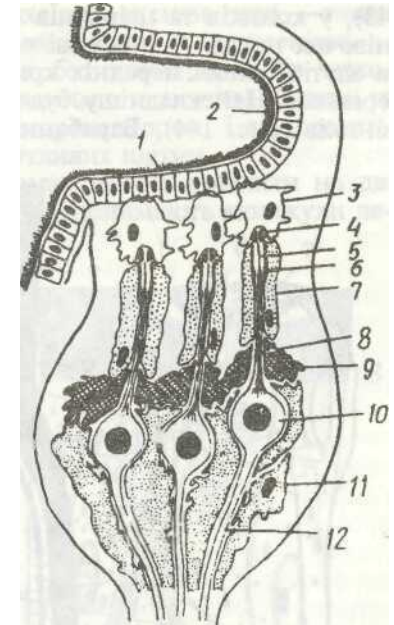


Рис. 143. Група з трьох сколопідіїв у тимпанальному органі сарани:

1 - тонка і жорстка та 2 - товста і м'яка ділянки тимпанальної мембрани; 3 - шапочкова клітина; 4 - шапочка; 5 - нерухомий джгутик; 6 - сколопс; 7 - облямовуюча клітина; * - 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 сколопідіїв, натягнутих між стінками другого членика антени та зчленовню 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 сколопідіїв 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 звуться *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 червцем. Найскладнішу будову мають тимпанальні органи коників (рис. 144). Барабанна перетинка в них із середини

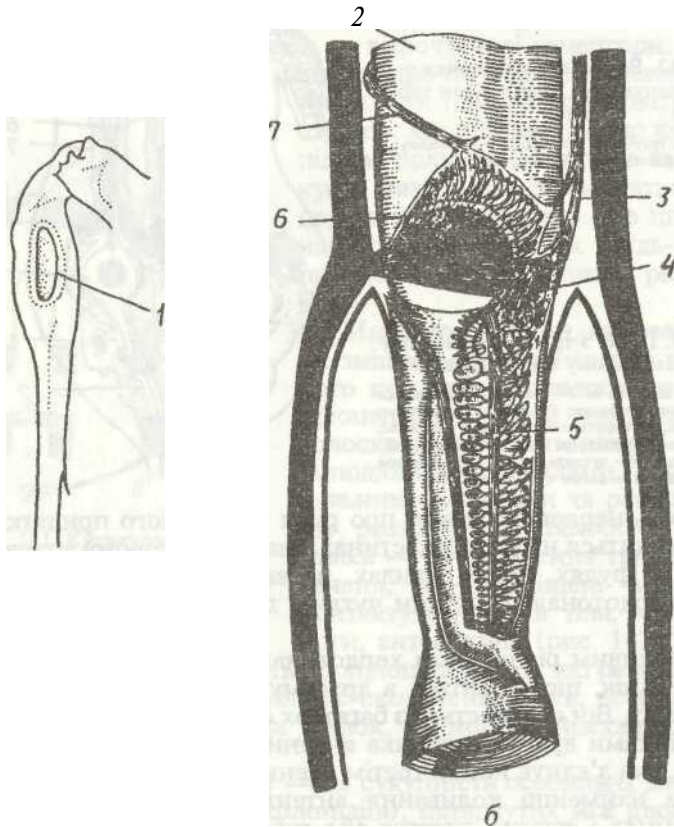


Рис. 144. Тимпанальний орган коника:

a - загальний вигляд; *b* - 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 сколопідії, зібрані в три групи: підколінний орган, проміжний орган і слуховий гребінь. Коливання барабанної перетинки спочатку передаються на трахейний стовбур, а від нього — до сколопідіїв.

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 сенсори, інші — тепло (підвищення температури) — базиконічні та целоконічні.

гірорецептори представлені базиконічними або целоконічними сенсорами, розташованими на антенах. Одна й та сама сенсорила може бути і терморецептором, і гірорецептором, якщо вона має кілька чутливих клітин.

Хеморецепторні сенсори 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, ротових кінцівках, лапках ніг, церках, яйцекладі.

Кутикулярні частини хеморецепторних сенсори різноманітні за формою, але мають характерні риси ультраструктури — наявність однієї або кількох пор на кінчику чи на всій поверхні кутикулярної частини сенсори (рис. 145). Через ці пори молекули хімічних речовин можуть вільно проникати до рецепторної поверхні нейронів. Рецепторами смаку найчастіше бувають трихоїдні сенсори, нюху — трихоїдні, базиконічні, целоконічні, плакоїдні та деякі інші. Друга особливість — це наявність у сенсори 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.

Комахи мають надзвичайно розвинений нюх, особливо на специфічні речовини, що їх приваблюють (*атрактанти*) або викликають відразу (*репеленти*). Серед атрактантів особ-

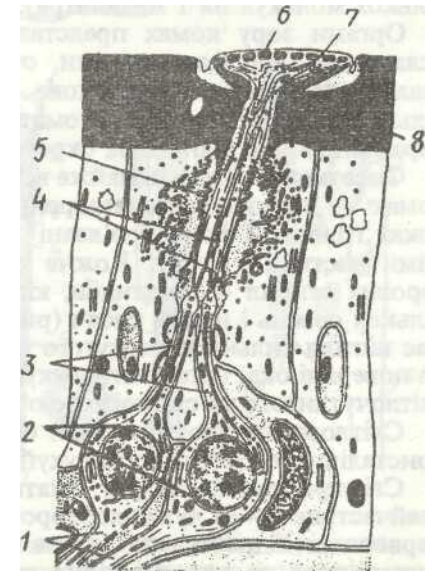


Рис. 145. Схема будови хеморецепторної сенсори комах:

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 аттрактант 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 омаїдії. У денних комах пігмент розміщений рівномірно по всій довжині пігментних клітин і цілком ізолює омаїдів від сусідніх (*опозиційне око*). У нічних комах, які активні при дуже слабкому освітленні, пігмент здатний переміщуватись і нагромаджуватись лише у верхніх

Рис. 146. Схема будови фасеткового ока комах:

1 - рогівка (прозора кутикула); 2 - кристалевий конус; 3 - пігмент між омаїдиши

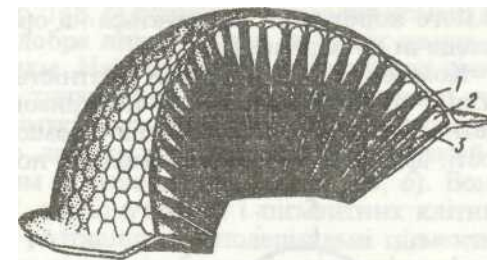
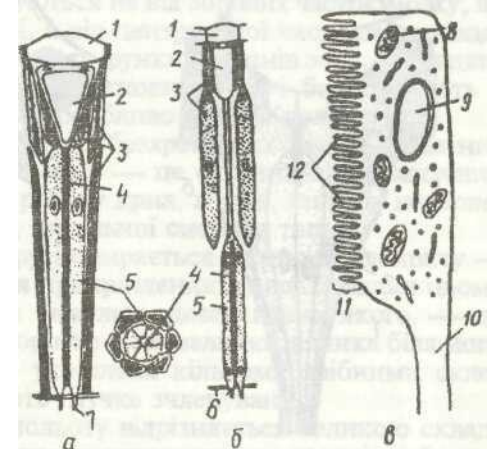


Рис. 147. Схема будови омаїдія:

а - денних комах; * - нічний; в - окрема світлочутлива клітина; / - кристалик; 2 - кристалевий 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 - мікроросинки



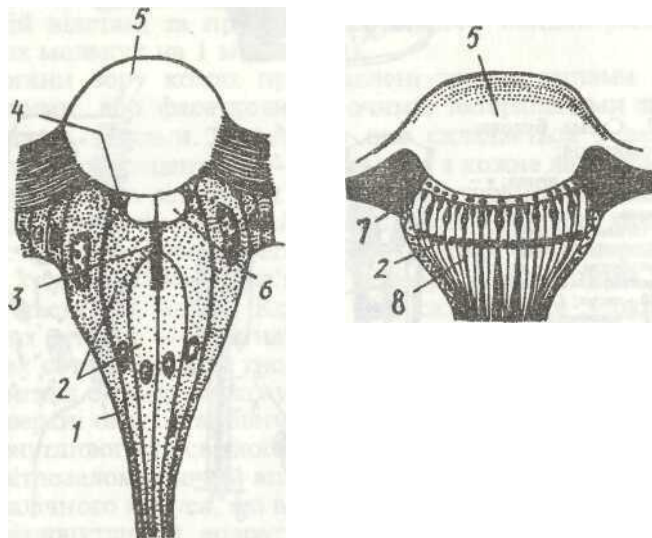
частинах пігментних клітин (*суперпозиційне око*). Завдяки цьому промені світла потрапляють на рабдоми не одного, а кількох сусідніх омаїдів, що істотно підвищує чутливість ока до світла. Крім того, в очах цього типу рабдом укорочений і лежить у нижній частині омаїдія.

Денні комахи, як уже зазначалося, мають апозиційний зір. Завдяки оптичній ізоляції за допомогою пігментних клітин кожен омаїдів перетворений на ізольовану тонку трубку, тому до нього можуть доходити тільки ті промені, які йдуть через кристалик та збігаються з поздовжньою віссю омаїдія. Вони й досягають рабдома. Отже, поле зору кожного омаїдія дуже мале й сприймає лише дуже малу частину предмета, який розглядається. Проте велика кількість омаїдів 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 оранжово-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 - мантийна клітина; 2 - зорові клітини; 3 - рабдом; 4 - корнегенні клітини; 5 - рогіва (кришталік); 6 - кристалічне тіло; 7 - пігментована гіподерма; <? - пігментні клітини сітківки

воно зтягнуте 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 комах 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 світлочувливих 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 функцій органів зору, але підвищують світлочувливість 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 комах при русі опирається на виріст плейриту — 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 комах. У нерухомо закріпленої комах 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 фрагментів 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 надарила), 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

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 крилевих 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'язів; коли вони затухають, новий імпульс підтримує їх. Цьому сприяє особлива пружність кутикули.

Здатність крилевих м'язів скорочуватися з частотами, незвичайними для м'язів інших тварин, забезпечується структурними особливостями самих м'язів (вони містять дуже великі міофібрили й тому звуться *фібрилярними*) та інтенсивним постачанням їх киснем. Найдрібніші розгалуження трахей — трахеолі — входять усередину м'язових волокон 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-

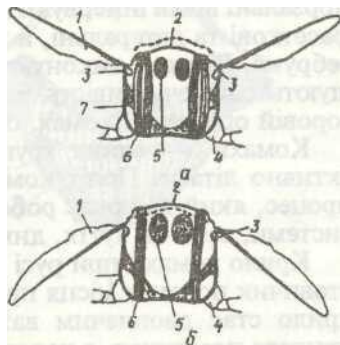


Рис. 149. Схема роботи крил комах:

а — стадія піднятого крила; б — стадія опущеного крила; 1 - крило; 2 - тергіт; 3 - стовпчик; 4 - основа ноги; 5 - поздовжній м'яз; 6 - дорзоантральний м'яз; 7 - плеїрит

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 дзиччальця.

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 кожну з них уміщують запас нектару й пилку рослин, після чого ці комірки запечатують. Риучі 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 черевного 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, церцеріси — 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 сполохи, особлива форма поведінки, яку сприймають інші особини.

Частина комах здатна створювати спеціальними органами звуки певних частот. У більшості це дві поверхні, одна з яких пильчаєта, 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 («напилон»), на другому, проти «напилка», гостре ребро. При цвіркотанні тварина швидко вібує 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 червця; 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. Дзижчальця 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 цикади, де й відкладають паразитичні личинки.

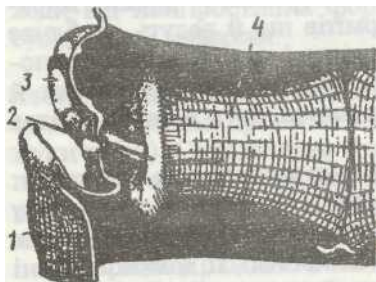


Рис. 150. Звуковий (тимбальний) орган цикади:

1 - тергіт 8 сегмента черевця; 2 - сухо*щюк; 3 - тимбальна мембрана; 4 - тимбальний м яз

спів цикади на магнітофсії 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

ПРИСТОСОВАНИ ДО СПРИЙНЯТТЯ ТИХ ЗВУКІВ, ЯКІ МА-

ЮТЬ 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 міститься 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 їягі, яка є в тому місці, куди веде слід. У різних комах слідові феромони секретуються різними залозами: у термітів вони відкриваються на четвертому етерніті 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 бджолоїної матки виділяють маслянисту речовину зі специфічним запахом, яка змачує 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 бджолоїної сім'ї. Коли матка гине й, отже, припиняється виділення маточкової речовини, робітники вигодують 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 звуться *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 зняряддя 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.

Риучі оси, про яких уже згадувалося, паралізують інших членистоногих уколком 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-навивники (родина *Meloidae*), гемолімфа яких містить отруйну речовину кантаридин. 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 кінь, випадково проковтнувши з травою навивника, захворюють на запалення кишечника і часто гинуть. У людини отрута навивників 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

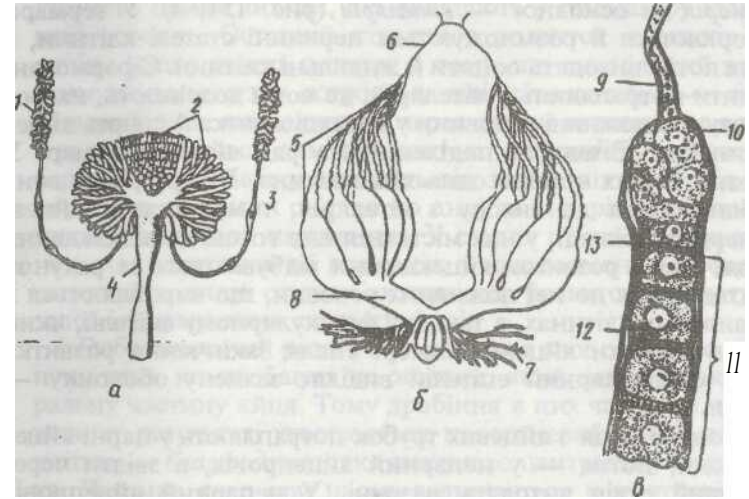


Рис. 151. Статеві системи таргани:

а - членик; б - жіноча; в - кінцевий відділ яйцевої трубочки; / - сім'яник; 2, 7 - придаткові залози; 1 - сім'япровід; * - сім'явипорскувальний канал; 5 - яйцеві трубочки; б, 9 - кінцеві ніжки; * - 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 °С) маса вибухає з гучним тріском та утворенням ідекого 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.

Статевая 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).

Статевая 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-

вивпорскувальний 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'явивпорскувальний канал, у багатьох комах призначені для вироблення сперматофору, який уводиться 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 жовтковій 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.

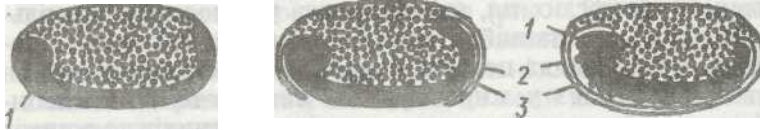
У зародковій смужці відбувається гастрюляція (найчастіше інвагінацією або епіболією), причому спочатку утворюються лише два зародкових листки: ектодерма та мезодерма. Ектодерма дає початок зовнішнім покривам тіла, трахеям, нервовій системі, статевим протокам, передньому та задньому відділам кишечника, 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 нормального розвитку ембріона (рис. 152).



а. 5 б

Рис. 152. Один із способів утворення зародкових оболонок у комах:

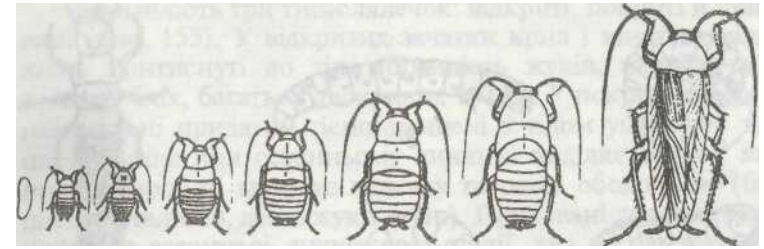
а - зародок перед утворенням оболонок; б - початок й утворення; в - завершення; / - головний кінець зародка; 2 - сероза; 3 - амніон

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 червні 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 *гемі/метаболії* (рис. 153), комах 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 звуться *німфами*. Окрему модифікацію становлять так звані *наяди* — личинки одноденок, 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.



а 5 в г д е є ж

Рис. 153. Неповний метаморфоз прусака *Blattella germanica*:

а - яйце; б-е - 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 червні 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 червних 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

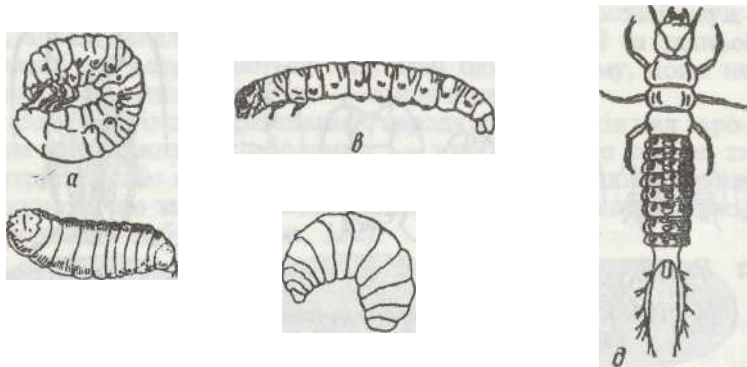


Рис.154. Личинки комах із повним метаморфозом:

а - травневого хруща; б - мухи; в - метелика (гусінь); г - бджоли; д - жука туруна (камподеоподібна 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).

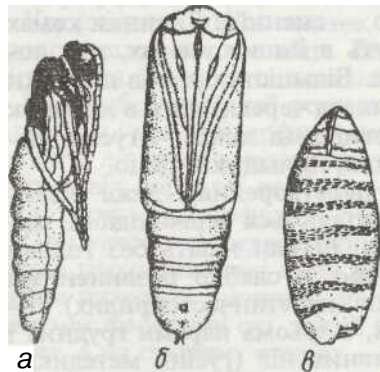


Рис.155. Типи лялечок:

а - відкрита (ізця); 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 — комірчу, 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, перетинчастокрилих, 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 фагоцитує гемоцитами. Крім того, в деяких тканинах відбувається автоліз.

Коли гістоліз досягає свого піку, внутрішні органи лялечки перетворюються на напіввідку масу, яка складається з гемолімфи, збагаченої продуктами розпаду. Не руйнуються лише нервова, статеві системи та спинна кровеносна 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 комах 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.

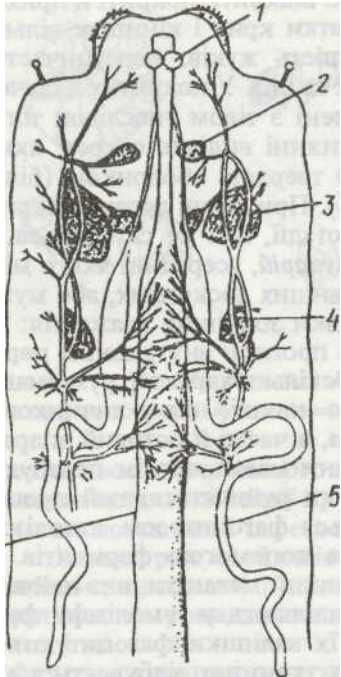


Рис.156. Імагінальні диски гусені капустиного білана:

1 - мозок; 2 - передньогрудний зачаток; 3 - зачатки передніх крил; 4 - зачатки задніх крил; 5 - шовковидільна залоза; 6 - кишечник

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, екдизон стимулює ріст і диференціацію всіх тканин личинки, особливо в гонадах, імагінальних дисках тощо.

Паралельно з екдизоном 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 екдизон 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-

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 по-

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 одноносок (ряд Ephemeroptera). В останніх з яєць виходить передличинка, або «личиночка», яка ще оточена ембріональною кутикулою, має майже гомомерну 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

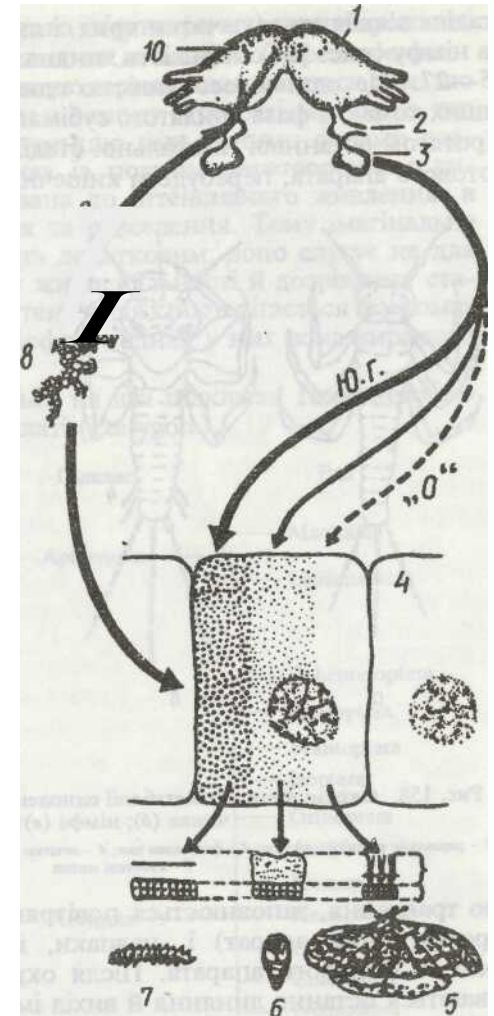


Рис. 157. Схема ендокринної системи, що бере участь у регуляції метаморфозу комах:

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

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-

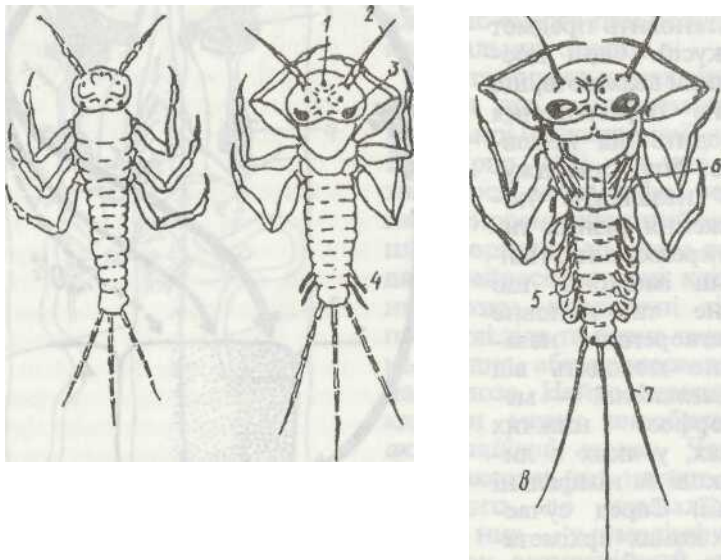


Рис. 158. Окремі фази архіметаболії одноденок: «личиночка» (а); личинка (б); німфа (в):

1 - дорзальне вічко; 2 - ангена; 3 - фасеткове око; 4 - зачатки зябер; 5 - зябра; 6 - зачатки криші; 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:

$$O - (I) - L \setminus - Li - I_3 - \dots - A_i - N_2 - A_3 - \dots - N_{25} - SI - I,$$

де O — яйце; (I) — «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).

Клас	Підклас	Ряд
Insecta (=Ectognatha)	Apterygota	- Machilida
		- Lepismatida
	Pterygota	- Ephemeroptera
		- Blattoptera
		- Mantoptera
		- Isoptera
		- Orthoptera
		- Anoplura
		- Homoptera
		- Hemiptera
		- Odonata
		- Coleoptera
		- Neuroptera
		- Trichoptera
- Lepidoptera		
- Diptera		
- Aphaniptera		
- Hymenoptera		

ПІДКЛАС ПЕРВИННОБЕЗКРИЛІ, АБО ЩЕТИНКОХВИСТКИ (APTERYGOTA, ASO 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 непарні парацерки. На сегментах черевця розташовані непарні парацерки. На сегментах черевця розташовані непарні парацерки, 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 Apterygota 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*.

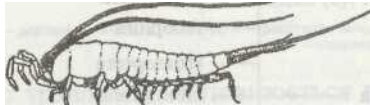


Рис. 159. Махіліди: *Machilis* sp.



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 вищати крохмальний клейстер з обкладинок книг, чим інколи шкодить. Мурашина лускатка (*Atelura formicaria*) живе в мурашниках. У момент, коли одна мурашка відригне 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 редукації чи зовсім зникають у зв'язку з прихоганим чи паразитичним (наприклад, воші) способом життя. Окрілені 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 *Cloeon dipterum* 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 сплюсненим у дорзовентральному напрямку тілом (рис. 162).

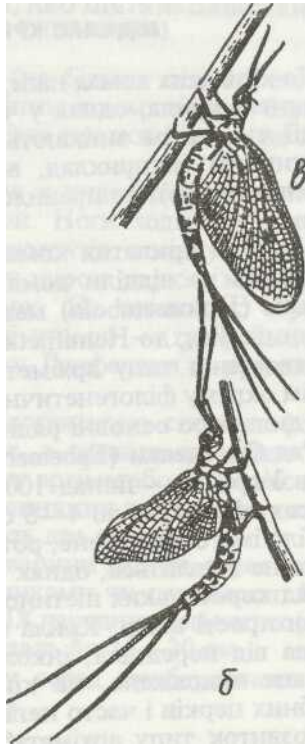


Рис. 161. Одноденки: одноденка звичайна (*Ephemera vulgata*):
а - наяда; б - субімаго; е - імаго

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 спадом тощо.

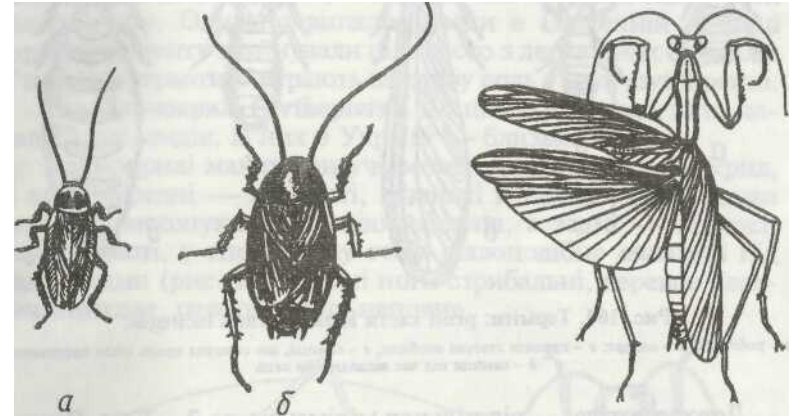


Рис. 162. Тарганові:
а - прусак *Blattella germanica*; б - чорний тарган *Blatta orientalis*

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, в). Передні крила перетворені на надкрила, звужені; задні — віялоподібні, перетинчасті, інколи редуковані. Черевце складається з 10 сегментів. Яйця містяться в оотеці.

Богомоли — хижаки, що чагують на здобич (переважно комах), сидячи непорушне 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.

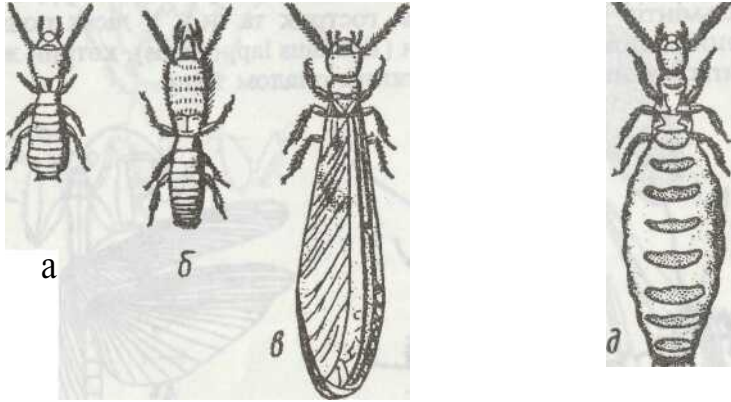


Рис. 164. Терміти: різні касты *Reticulitermes lucitugus*:

a - робітник; *b* - солдат; *c* - крилата статеві особина; *d* - саміця, що скинула крила після паруння; *d* - саміця 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 касты: 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 термітники 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 джугутикові 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 помірного 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 Прямокрили (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 в'ялоподібне складені під надкрилами (рис. 165). Задні ноги стрибальні, черевце десятичленикове, перетворення неповне.

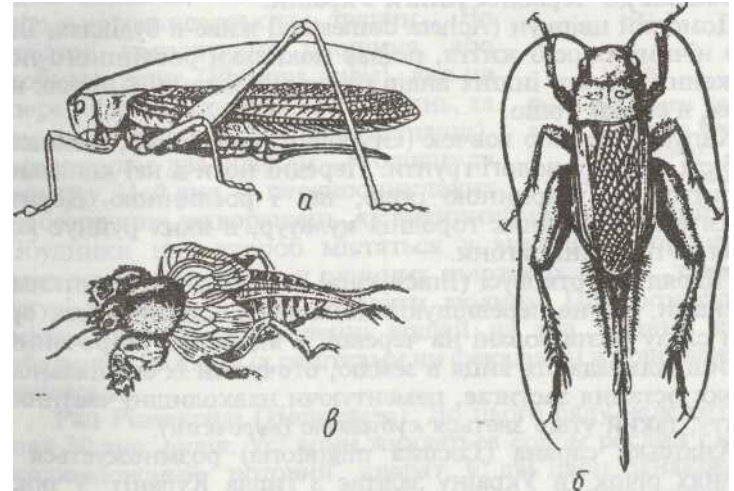


Рис. 165. Прямокрилі:

a - зелений коник (*Tettigonia viridissima*); *b* - степовий швіркун (*Gryllus desertus*); *c* - вовчок, або канусянка (*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 жилочок, які труться одна об одну; органи слуху містяться на гомілкках 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, цвіркуни та вовчки. Вони відрізняються джгутоподібними антенами, що перевищують довжину тіла; органи слуху розташовані на гомілкках 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 може за допомогою яйцекладу відкладе 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, вищаючи на своєму шляху всю рослинність. У періоди між масовими розмноженнями окремі особини в зграї не збираються. Стадна й поодинокі форми сарани різняться морфологічно, фізіологічне 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 *Bond* (*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 площича, або лобкова воша (*Phthirus pubis*), яка не переносить збудників захворювань, та людська воша (*Pediculus humanus*), що утворює два підвиди — головну та одягнену. 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 черевці та деяких поколіннях 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.

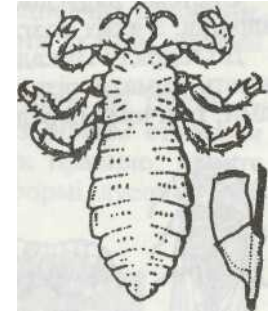


Рис. 166. Воші (одяжна воша *Pediculus humanus humanus*):

а -доросла комаха; б -яйце (гнида)

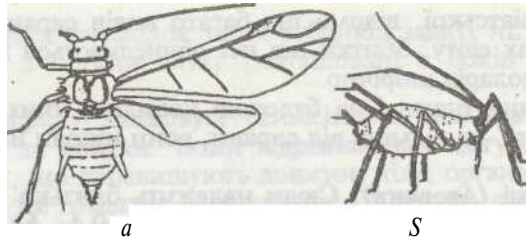


Рис. 167. Будова крилатої (а) та безкрилої (б) самиць попелиці

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).

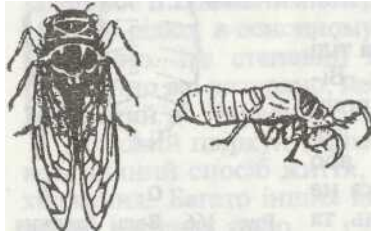


Рис. 168. Рівнокрилі:
а - звичайна цикада (*Lyristes plebeja*); б - її личинка

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 septemdecim* — 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 зовуться «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 комахи — 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.

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.

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.

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.

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.

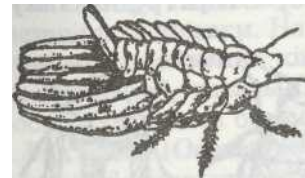


Рис. 169. Кокциди:

а - кропивший червець *Orthozia uiticae*; б - 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 лакрподібну 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 *Egicerus pela* 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 колю-осисні, 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

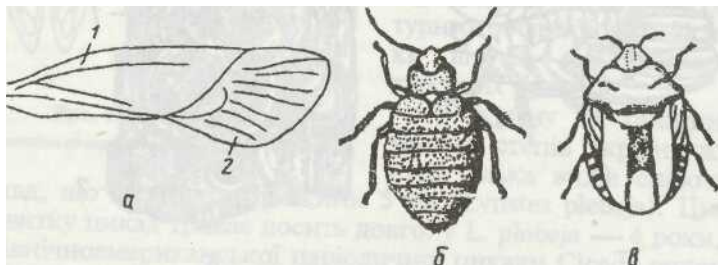


Рис. 170. Напівжорсткокрилі:

а - передне крило клопа-щитника; 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 циміданова 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. taylori*, 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 хижакі, 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 — ранагра (*Ranatra linearis*). На кінці черевця у них є довга дихальна трубка, за допомогою якої вони набирають атмосферне повітря під надкрила. Передні ноги у них хапальні; це підстерігаючі хижакі. 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).

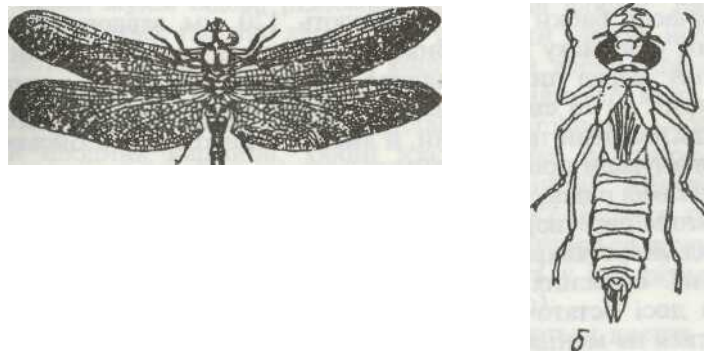


Рис. 171. Бабки:

а - коромисло *Aeschna*; б - його личинка

Антени коротенькі. На гомілках і стегнах є шипи, за допомогою яких утримується здобич. Груді з дуже розвиненими плевритами, а тергіти й етерніти 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 хижаки, 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. Викопні 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-

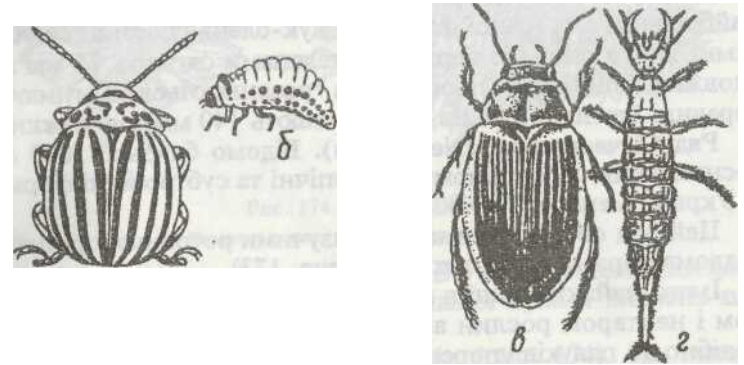


Рис. 172. Жуки:

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 (корози) 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 коваликів і чорнотілок). Велика група жуків вживає в їжу гній (гнойовики) або живиться трупами (труподі). 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 полюють 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-водолюби (Hydrophilidae) також переважно мешканці водойм, імаго здебільшого рослиноїдні, личинки — хижі. На півдні України живе чорний водолюб (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 сітчастокрилів (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 пилом і нектаром рослин або є хижаками. 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. Сітчастокрилі:

a - мурашиний лев Totateres sp., *б* - його личинка

такої ямки й живиться комахами, що потрапляють до неї (мурашині леви — Myrmeleonidae та ін.).

Личинки проходять три стадії; при заляльковуванні вони виділяють з анального отвору шовкоподібні нитки — продукт секреції 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 (*Osmylopa*).

Ряд Волохокрильці (Trichoptera) об'єднує понад 3000 видів

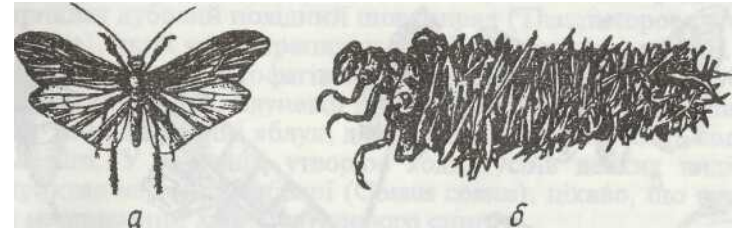


Рис. 174. Волохокрильці:

a - *Phryganea striata*; *б* - личинка *Limnophilus* у чохлику

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 чохлик із павутини, який оточує все тіло. Голова й груди при русі можуть висовуватися з чохлика, який згодом укривається твердими частинками — піщинками (*Apatania* та інші), відгризеними личинкою частками водяних рослин (*Phryganea*) тощо. Личинки волохокрильців родини *Hydropsychidae* будують не чохлики, а ловецькі тенета в підводних заростях, у які потрапляють дрібні водяні тварини. Деякі личинки, що не мають чохликів, прикріплюються до субстрату шовковою ниткою.

Личинки волохокрильців — хижакі, які живляться личинками комах, дрібними ракоподібними тощо і, в свою чергу, є гарним кормом для риб, наприклад форелі.

Рад **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 укріті кутикулярними лусочками різноманітної форми (рис. 175). Лусочки бувають пігментовані чи

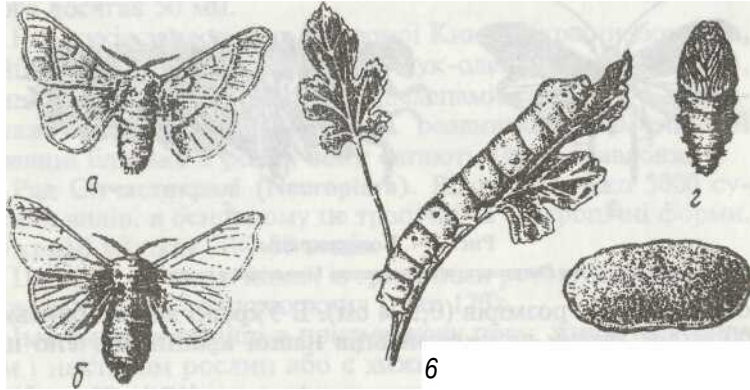


Рис. 175. Метелики: шовковичний шовкопряд (*Bombyx mori*):

а - самець; б - самиця; в - гусінь; з - лялечка; д - кокон

безбарвні; в останніх відбувається дисперсія світла, чим пояснюється переливчасте (оптичне) забарвлення крил багатьох видів. У самців деяких видів є спеціальні лусочки (*андроконії*), які виділяють пахучі речовини. Це статеві феромони для приваблення самиць.

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 непчленованих 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 — капустина совка (*Varathra brassicae*), капустианий білан (*Pieris brassicae*). Багато видів шкодять плодовим садам та лісам; гусінь таких шкідників живе, як правило, групами в павутинних гніздах (плодові молі *Hypopomeuta*, шовкопряд-недопарка *Lymantria dispar* та інші) або всередині згорнутих у трубку листків — частина видів родини листокругів (*Tortricidae*).

Гусінь деяких видів у пошуках поживи переповзає на значні відстані, рухаючись у колоні правильними рядами, наприклад дубовий похідний шовкопряд (*Thaumetopoea prosessionea*), який часто трапляється в Карпатському регіоні.

Частина видів фітофагів живе всередині поживного субстрату. Так, гусінь яблуневої плодожерки (*Laspeyresia pomonella*) живе всередині яблук, де виїдає 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 чохлак 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 (*Parіііо mashaon*) 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 дзижчальш — 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 багаточленикові, а личинки мають більш-менш розвинену головну капсулу (мошки, москїти, комарі тощо), та Коротковусі (*Brachycera*) з тричлениковими 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 — *Silicidae*, 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-*

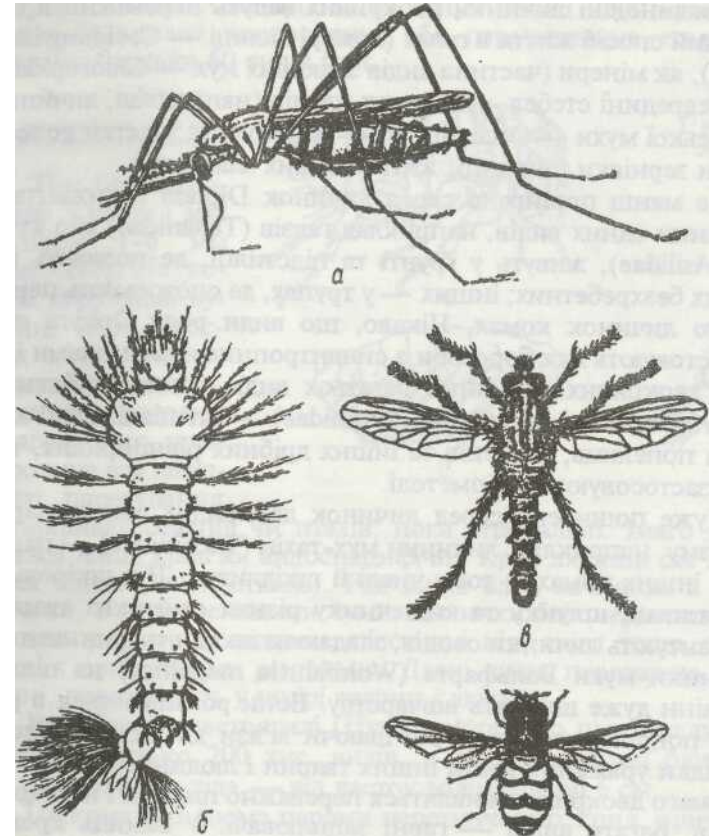


Рис. 176. Двокрилі:

a — самиця малярійного комара *Anopheles maculipennis* під час хворосання; *b* — його інка; *c* — ктат *Philonicus*; *d* — дзюрчалка *Syphus*

midae, відомі під назвою «мотиль» — важливий компонент живлення риб.

Велика екологічна група двокрилих, переважно короткога, у личинковому стані живиться рослинними й тваринрештками, відіграючи надзвичайно велику роль у зба-

І ґрунту гумусом. Частина з них, переважно родини «ясш мух (*Muscidae*: кімнатна муха — *Musca domestica*) Іених (*Lucilia*) та синіх (*Calliphora*) падальних мух (*Calliphoridae*), а також сірих падальних мух (*Sarcophagidae*) освоїла ннюючі органіки (смітники, відкриті вбиральні тощо) проживання людини і є важливим компонентом «тропних комплексів комах.

Рослиноїдні личинки двокрилих ведуть переважно прихований спосіб життя в галах (комарі-гашці — *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 *Orhuga* використовують для боротьби з синантропними личинками інших двокрилих. Личинки багатьох видів родин сріблянок (*Chamaemyiidae*) та сирфід (*Syrphidae*) — спеціалізовані хижаки попелиць, червців 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, попріlostях тощо, роз'їдаючи м'язи до кісток. Відомі випадки ураження ними інших тварин і людини.

Імаго двокрилих живляться переважно пилом 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 «гнус». Більшість із них — переносники багатьох небезпечних захворювань.

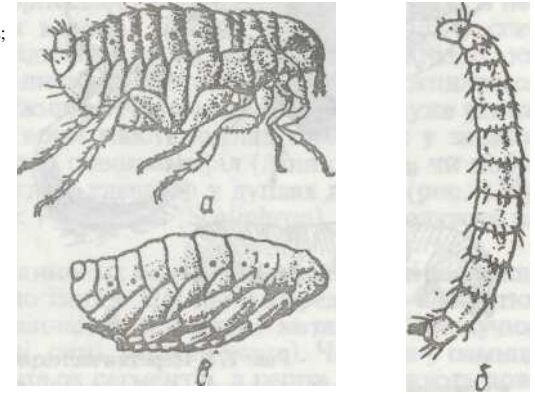
Деякі кровосисні двокрилі перейшли до ектопаразитизму, втративши крила, наприклад рунець овечий (*Melophagus ovinus*). Нарешті, імаго оводів зовсім не живляться. Вони живуть недовгий час за рахунок запасів жирового тіла й гинуть після яйцекладки.

Деяких двокрилих, наприклад велетенського ктира (*Satanas gigas*), що сягає довжини 5 см, занесено до Червоної Книги України.

Ряд Блохи (*Aplianiptera*) об'єднує понад 2000 сучасних видів безкрилих кровосисних або паразитичних комах. В Україні близько 60 видів бліх.

Рис. 177. Блохи:

я - 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), колючо-сисний 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, підстилці 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 зоботок. 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 (пильшики). 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-

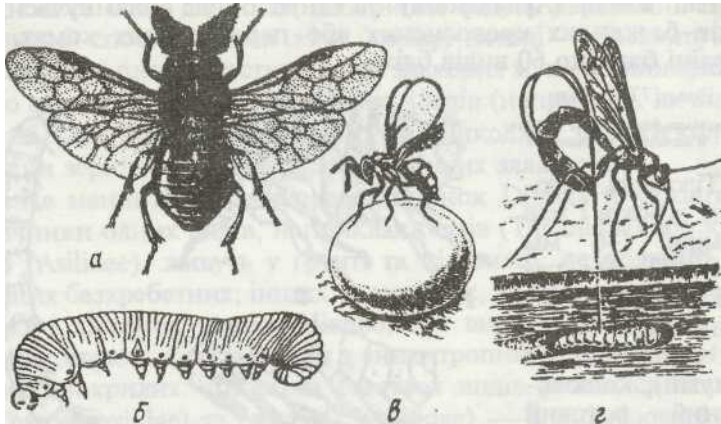


Рис. 178. Перетинчастокрилі:

a - сосновий пильщик *Dipnon pini*; *б* - його личинка; *в* - *Trichogramma evanescens* на яйні метелика; *г* - *Thalessa lunator*, що вшкладає яйця в личинку рогохвостя, 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 *Apanteles julvipes*; у дорослих кров'яних попелиць — *Arhelimis 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*):

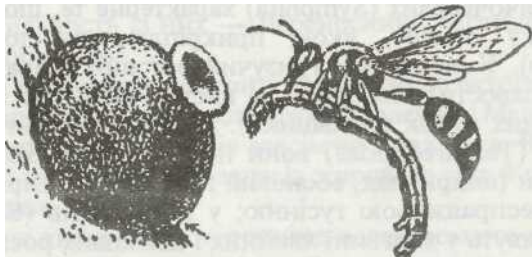


Рис. 179. Перетинчастокрилі: пілюльна оса (Ешпене) несе здобич у гніздо-гличик

у самиць яйцеклад перетворений на жало, в яке відкриваються протоки отруйних залоз. До цієї групи належать оси, бджоли, мурашки.

Сфекошні оси (*Sphécidae*) паралізують уколом жала в нервові центри різних комах і павуків, переносять їх у спеціальні гнізда, де відкладають на здобич яйця. Гніздо оса зачинає 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 (*Ammophila*), чи побудовані з глини у вигляді гличиків у дуплах дерев (рис. 179), на горищах тощо, як у пелопеїв (*Sceliphron*), що полюють на павуків.

Серед інших поодиноких ос є й такі, що близькі за типом трофічних зв'язків до їздців. 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 риучих 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, риучись у багатому перегноєм ґрунті. Там вони жалють 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

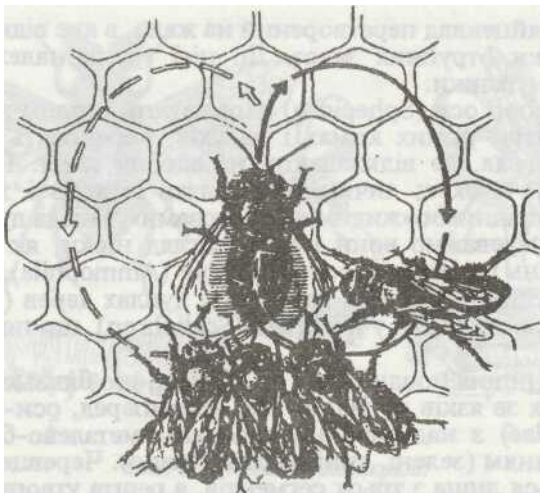


Рис. 180. Перетинчастокрилі: танець бджоли-розвідниці *Apis mellifera* на сотах (стрілками показано напрямки руху)

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 робітники 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. Робітники 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 — хижаки. В Україні поширена руда

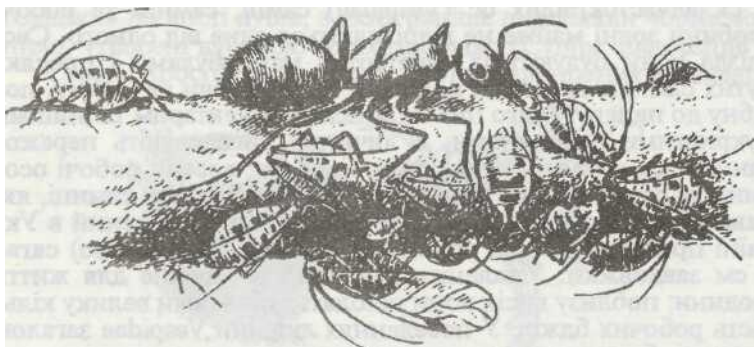


Рис. 181. Перетинчастокрилі: руда лісова мурашка (*Formica rufa*) серед попелиць

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 самостійно живитися не здатні. Коли кількість рабів зменшується, амазонки колоніями 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 лусокрилі. 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, підстильці 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-гаюйовики, різні види коротковусих двокрилих та деякі інші. Трупи 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 (богомоли, деякі прямокрилі, частково клопи, жуки-сонечка, туруни, пістряки, стафіліни тощо, безліч перетинчастокрилих — 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 і деяких інших перетинчастокрилих 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 пилкоїди: 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 червеців: у Європі — з польської кошенілі (*Margarodes polonicus*), в Америці — з мексиканської кошенілі (*Coccus cacti*). Шеллак — цінний технічний продукт, що виділяється лаковим червецом (*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 (їздці, риучі 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 периллоса (*Perillus bioculatus*). В Україні функціонують біолабораторії та біофабрики з розведення їздця 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-Ілکیدників, характерні для саранових, деяких видів попилиць, метеликів, жуків тощо.

Особливу групу становлять комахи — шкідники продовольчої сировини як рослинного, так і тваринного походження. Комірні довгоносики, шашлі, вогнівки, облудники, мукоїди псують зерно, борошно, крупи, насіння трав, рослинну та лікарську сировину, борошняні вироби. Шкірощи 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 (гаус) — комарі, мошки, москіти, мокреці, гедзі. Ці комахи не тільки дошкудляють 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 ендопаразити 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 ТРИЛОБІТ © ПОДІЄНІ (ТРИЛОБИТОМОРФНА)

Це морські тварини що досягли розквіту на початку палеозойської ери (кеморійський та ордовіцький періоди), адо 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, одностовпчасті кінцівки) та примітивних ознак (неспеціалізовані ротові кінцівки, гоміоморфна 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 пігдієм, 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 по-різному розвинені очі двох типів: фасеткові та агреговані. Фасеткові складаються з великої кількості відносно великих шести- або чотирикутних лінз (фасетки, або оматидії), вкритих загальною оболонкою, причому кількість фасеток коливається від кількох десятків до 15 тисяч. Агреговані очі складаються з округлих лінз, відокремлених одна від одної про-

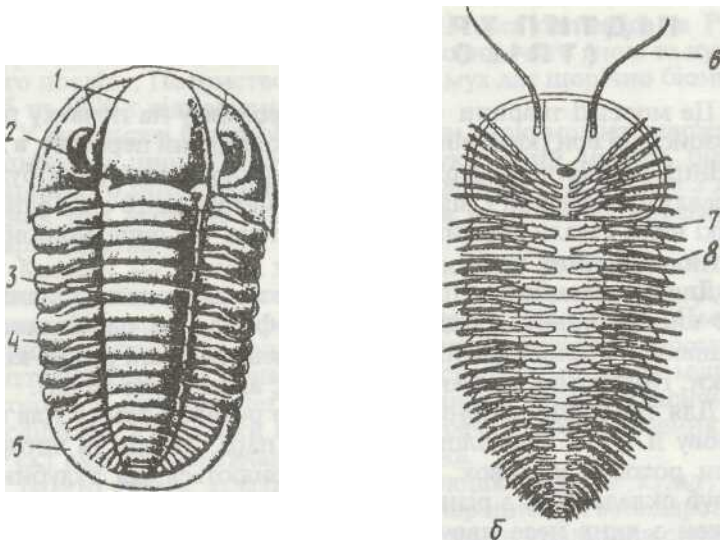


Рис. 182. Схема будови трилобітів:

a, 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 членик ноги; *11* - жувальний відросток

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 багаточленикових вусиків; чотири пари ротових кінцівок нічим не відрізняються від кінцівок тулуба. Усі вони одногіллясті, зі спинним зябровим виростом (епіподит): їхні базальні членики 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 викопних 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 гадидія, де закінчувався анальним отвором. Над кишкою знайдено довгий канал, який вважають залишком кровоносної системи.

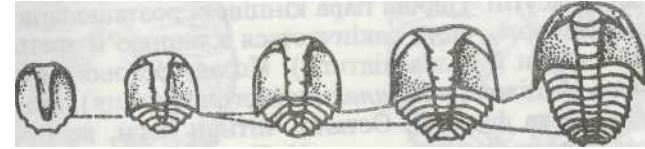


Рис. 183. Послідовні стадії постембріонального розвитку трилобітів, починаючи з протаспіса

Трилобіти роздільностатеві. У будові самців і самок спостерігався певний диморфізм. Розвиток супроводжувався метаморфозом, який мав кілька фаз. Трилобіти відкладали яйця невеликих розмірів (їхня будова й тип дробіння невідомі), з яйця 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 пігдієм. 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 (СНЕИ СЕРАТА)

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 (*онітосома*). 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 таксономічних 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*).

Клас	Підклас
	- <i>Eurypterida</i>
<i>Merostomata</i>	└— <i>Xiphosura</i>

ПІДКЛАС ЕВРИПТЕРИДИ (EURYPTERIDA)

До цього підкласу належать найбільші серед членистоногих тварини, які будь-чоло 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, головогруді (просома) різної форми (округлі, квадратні, трапецієподібні, нагпвувальні 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.

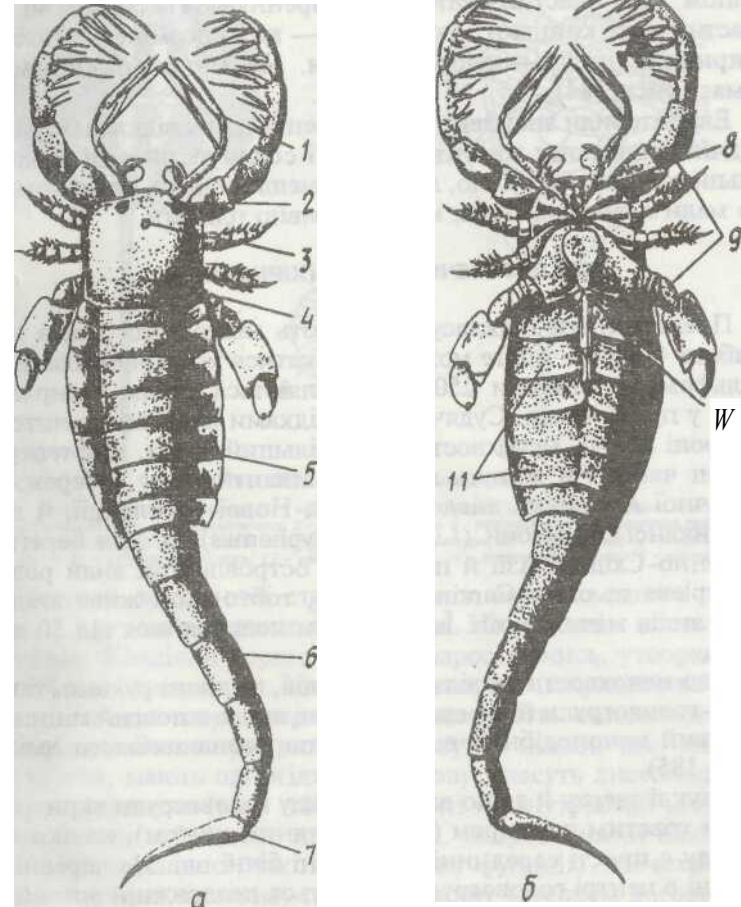


Рис. 184. *Eurypterida*: *Mixopterus* (вигляд зі спинної (а) та черевної (б) сторін):

/ - педипальпи; 2 - фасеткове око; 3 - наупліальне вічко; 4 - головний щит; 5 - кезосома; 6 - метасома; 7 - голка; <?>-хеліцери; 9 - грудні кінцівки; 10 - статеві покришки; // - 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 (огастосома) 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 (XSPHOSURA)

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 (*Liniulus polyphemus*) та біля берегів Південно-Східної Азії й прилеглих островів (три види роду *Tachypleus* та один *Sarcinoscopus*), 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 гурпується 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 тазаках — 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 ґрунт, куди вона відкладає яйця. Позаду кінцівок головогрудей розташовані придатки останнього недорозвиненого головогрудного сегмента, так звані хілярії.

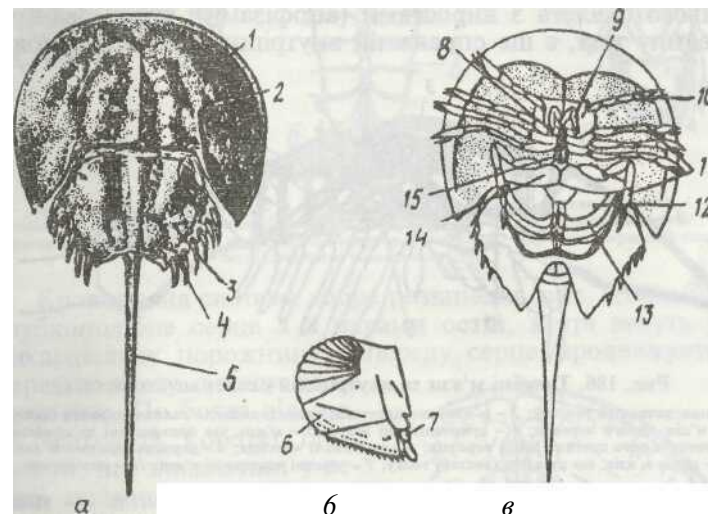


Рис. 185. Будова мечохвоста:

а - вигляд зі спинної сторони; б - зяброва ніжка; в - вигляд із черевної сторони; / - головогрудний щит; 2 - фасеткове око; 3 - панцир черевця; 4 - рухливий шип; 5 - хвостова голка; 6 - зябровий придаток; 7 - члениста ніжка; 8 - рот; 9 - хелідера; 10 - педипальпа; 11 - ходильні ноги; 12 - зяброва покришка; 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 (operculum). 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 хвилию 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 закупається.

Покриви тіла мечохвостів характеризуються потужним розвитком кутикулярного панцира, найтовшого 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 мінного зовнішнього скелета з виростами (апофізами), спрямованими всередину тіла, є ще справжній внутрішній скелет, основну

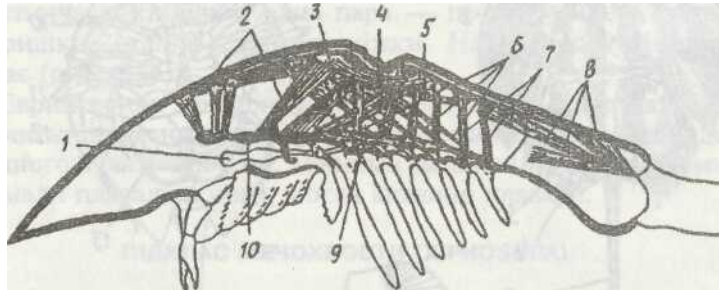


Рис. 186. Тулубні м'язи та внутрішній скелет мечохвоста:

1 — надглотковий ганглій; 2 - м'язи, що йдуть від ендостерніта до головогрудного щита; 3 - м'язи-згиначі черевця; 4 - міжгертеральні м'язи; 5 - м'язи, що прикріплені до апофізів головогрудного щита та щита черевця; 6 - розгиначі черевця; 7 - дорзовентральні м'язи; * - групи м'язів, що рухають хвостову голку; 9 - червні поздовжні м'язи; 10 - ендостернтг

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 впадають 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.

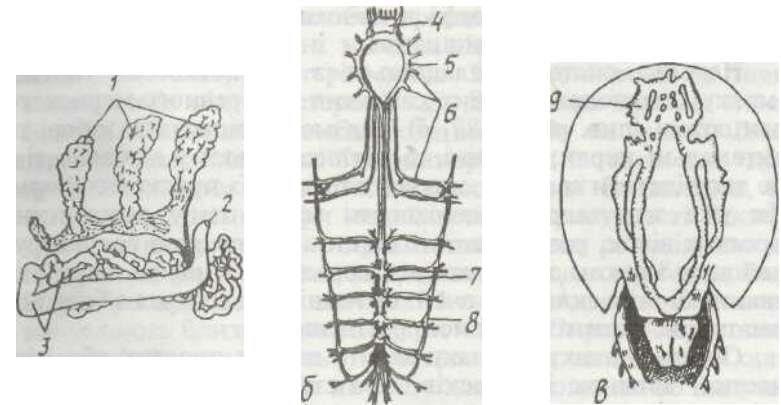


Рис. 187. Внутрішня будова мечохвоста:

а - видільна (коксальна) залоза; б - нервова система; в - жіноча статева система; 1 - лопаті залозистого тіла; 2 - отвір вивідної протоки; 3 - вивідна протока; 4 - головний мозок; 5 - навколглоткові конектнші; 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 місоцель у систему Лакун, через ЯКУ Надходить ДО зябер, ДЄ збагачується КИСНЕМ а ПОТІМ ПО-

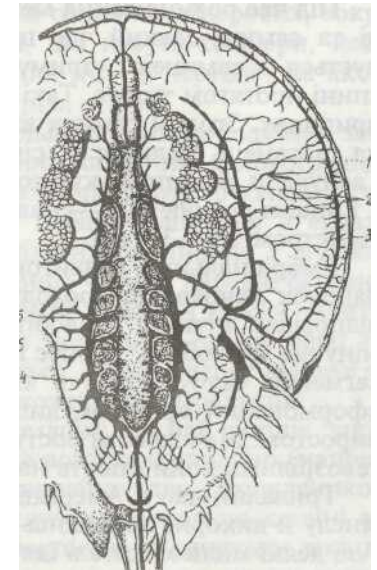


Рис. 188. Кровоносна система мечохвостів (вигляд зі спинної сторони): 1 - перерізані дорзовентральні м'язи; 2 - перерізані дорзовентральні м'язи; 3 - бічна головогрудна артерія; 4 - поздовжня артерія; 5 - серце; 6 - остії

Через Перикардій

та оетії 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 оматидіїв, укритих спільною роگیною.

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. Яєчники 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 *Tachyples 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 чотирисегментну 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 (аглютинуює) у присутності бактерій, особливо грамвід'ємних. Було встановлено, що лізат амебоцитів гемолімфи мечохвостів можна використовувати як дуже чутливий

реактив для виявлення бактеріальних гарогенних 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 СІЛА. 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.

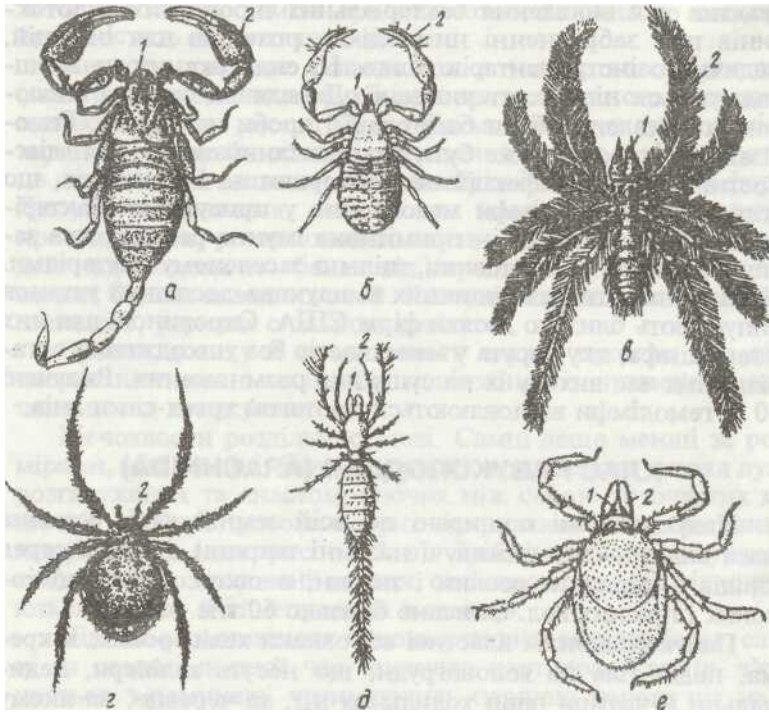


Рис. 189. Павукоподібні:

а - скорпіон *Euscorpium sarcoticus*; б - псевдоскорпіон *Chelifer caneroides*; в - сольпуга *Galeodes aianeoides*; г - павук *Latrodectus tredecimguttatus*; д - кененія *Kenenia mirabilis*; е - кліш *Ixodes ricinus*;
1 - хеліцери; 2 - педипальпа

Зовні тіло павукоподібних укрите багатошаровою кутикулою, під якою залягає шар плескатих 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.

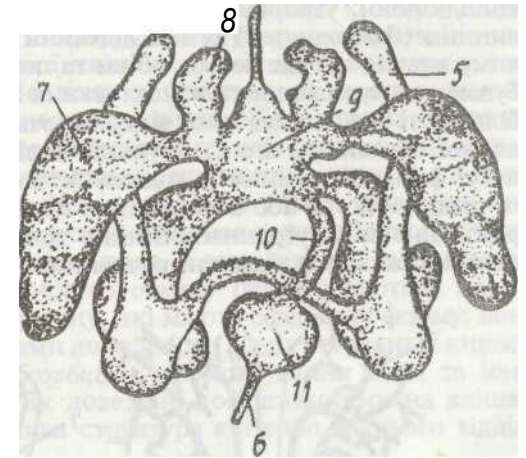
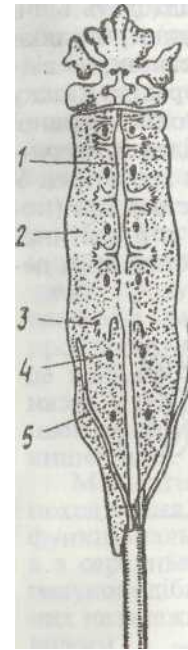


Рис. 190. Схема будови травної системи павукоподібних:

а - скорпіона; б - кліш *Varroa jacobsoni*; 1 - середня кишка; 2 - печінка; 3 - протока печінки; 4 - спинно-черевні м'язи; 5 - мальпігієві судини; 6 - задня кишка; 7, 8 - великі шлунок передній шлунок; 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 мускуляста 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 (порожнинне та внутрішньоклітинне травлення), в її клітинах нагромаджуються поживні речовини. У скорпіонів, крім пе-

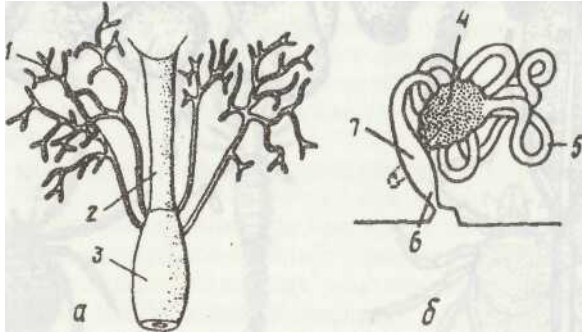


Рис. 191. Органи виділення павукоподібних:

а - мальпігієві судини *Araneus diadematus*; б - коксальна залоза скорпіона;
/ - 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 віутришньоклітинне 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 — хижаків, рідше вони поїдають різні рослинні рештки (косариків, 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 волога.

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, косариків, 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 злущується і виводиться назовні. Крім того, в багатьох павукоподібних гуанін часто відкладається в тканинах і не виводиться зовсім.

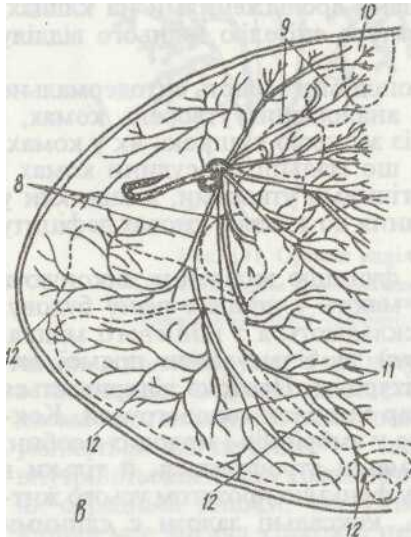
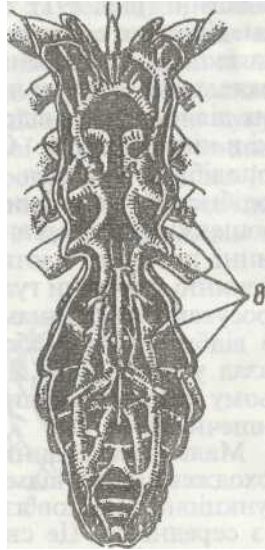
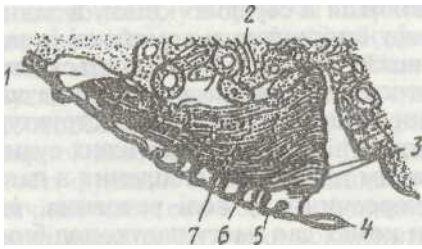


Рис. 192. Органи дихання павукоподібних:

а - зріз через легеневий кішок павука-хрестовика; б - головні трахейні стовбури сольпуги; в - схема будови трахейної системи кліща *Vairoa jacobsoni*; / - кровоносний синус; 2 - печінка; 3 - проміжки між сусідніми легеневими пластинками; 4 - дихальце; 5 - легенева кришечка; 6 - згортки кутикули на легеневій кришечці; 7 - легеневі пластинки; 8 - трахейні стовбури; ° - основи ніг; 10 - гнатосома; // - трахеоли; 12 - кутикулярні щити

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 (сольпуги, сінокосц, 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 книжки (рис. 192, а). 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 посилають 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 розвиненою.

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 підвішене в ньому парними сполучнотканними тяжами (*лігаментами*). 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

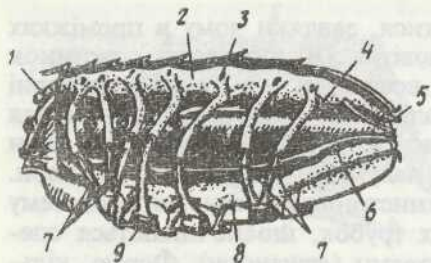


Рис. 193. Будова серця скорпіона:

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

легеня утворюють розширення — легеневі синуси, котрі омивають легеневі мішки. Заходячи в лакуни легневих пластинок, гемолімфа збагачується киснем. Із легневих синусів сімома парами легневих 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 кровносна 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 посилає 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 ганглії іннервує 2—6 пар кінцівок. У павуків, сольпут та деяких інших груп підглотковий ганглії і ганглії черевного ланцюжка зливаються в єдину гангліозну масу (рис. 194, б). У косариків, псевдоскорпіонів та кліщів усі ганглії зливаються в єдине гангліозне тіло (синганглії), розміщене навколо стравоходу.

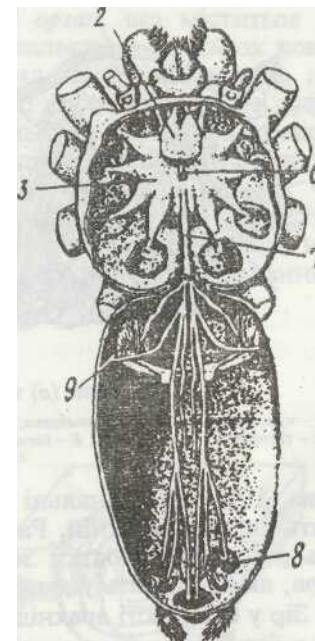
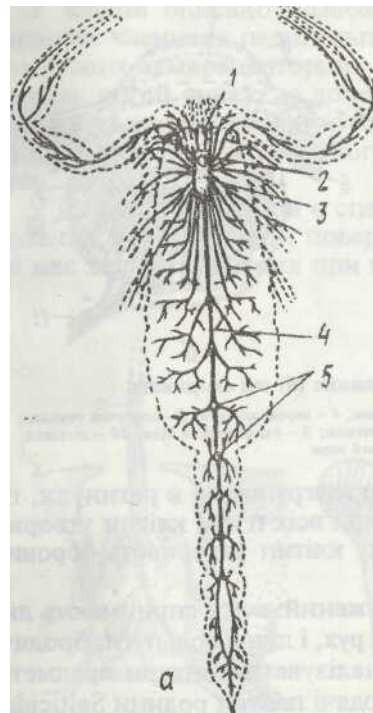


Рис. 194. Схема будови нервової системи скорпіона *Androctonus* (а) та павука *Tegenaria* (б):

1 - очі; 2 - мозок; 3 - підглотковий ганглії; 4 - черевний нервовий ланцюжок; 5 - ганглії на ньому; 6 - стравохід; 7 - черевний нервовий стовбур; 8 - нерви, що шнервують 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

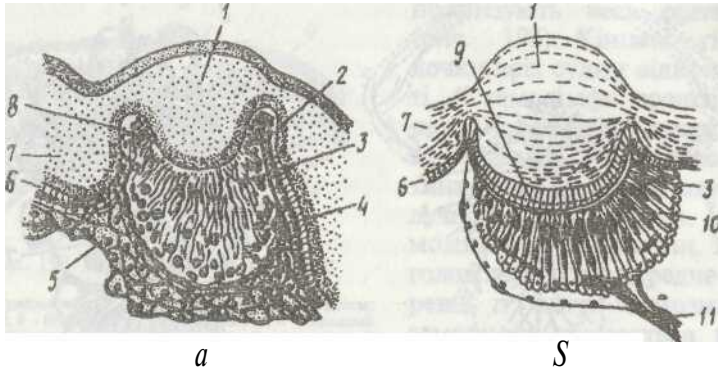


Рис. 195. Бічне (а) та серединне (б) очі скорпіона:

1 - кришталик; 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, трихошними 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 хеморецелторних 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 іксодозних кліщів є специфічний *орган Талера*, розташований на дорзальній поверхні лапок передньої пари ніг; він має велике значення при пошуках кліщем годувальника.

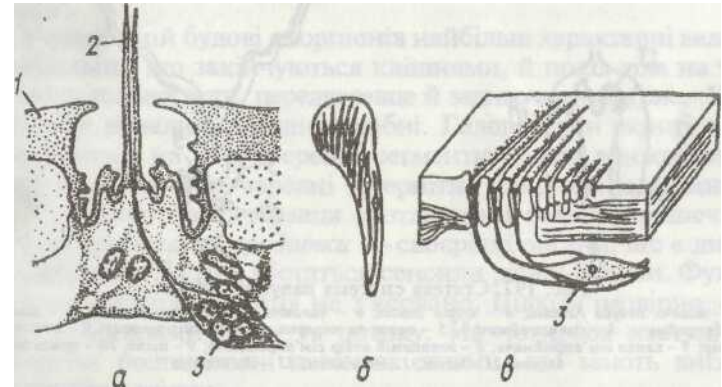


Рис. 196. Органи чуття павукоподібних:

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 поверхнєве, неповне. Зародок формується переважно за рахунок зародкової смужки. У зародка сегментація буває виражена краще, його тіло має більше сегментів, ніж доросла

ПІДКЛАС СКОРПІОНИ (SCORPIONES)

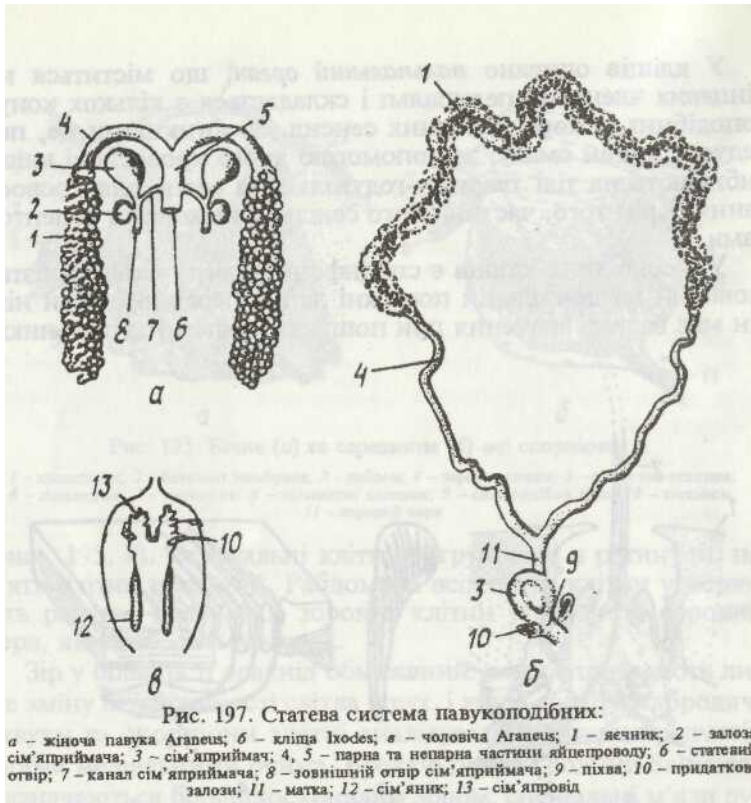


Рис. 197. Статеві системи павукоподібних:

а – жіноча павука *Araneus*; б – кліща *Ixodes*; в – чоловіча *Araneus*; 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'япровід

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.

Клас

Arachnida

Підклас

• Scorpiones
Pseudoscorpiones
Solifigae
Opiliones
-Aranei
Acarina

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 (*Euscorpium tauricus*). Крім того, на Закарпатті знаходять *E. carpaticus* (див. рис. 189, а), під Одесою знайдено *Buthus caucasicus fischeri*.

Розміри скорпіонів — 5—10 см, деякі досягають 18 см, наприклад африканський скорпіон-імператор (*Pandimis imperator*).

У зовнішній будові скорпіонів найбільш характерні великі педипальпи, що закінчуються клішнями, й поділ тіла на три частини: головогруди, передчеревце й задньочеревце (рис. 198). Хеліцери невеликі, клішнеподібні. Головогруди вкриті єдиним 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.

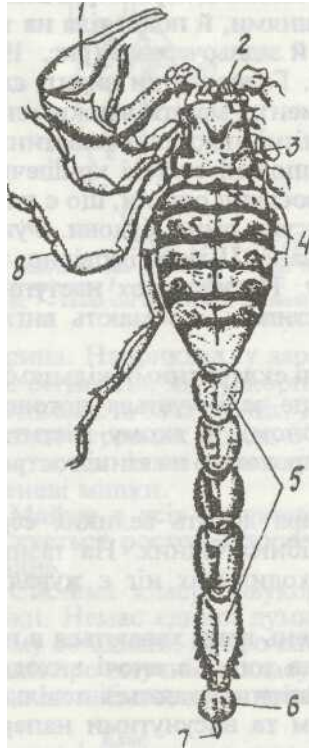
Сегменти задньочеревця оточені склеритними кільцями й придатків не мають. Задньочеревце закінчується потовщеним хвостовим члеником (тельсоном), у якому міститься отруйна залоза, що відкривається протокою на кінці гострого кривого жала.

На головогрудному щиті є пара досить великих серединних очей та до п'яти пар дрібних бічних. На тазаках педипальп та двох передніх пар ходильних ніг є жувальні відростки, що спрямовані до рота.

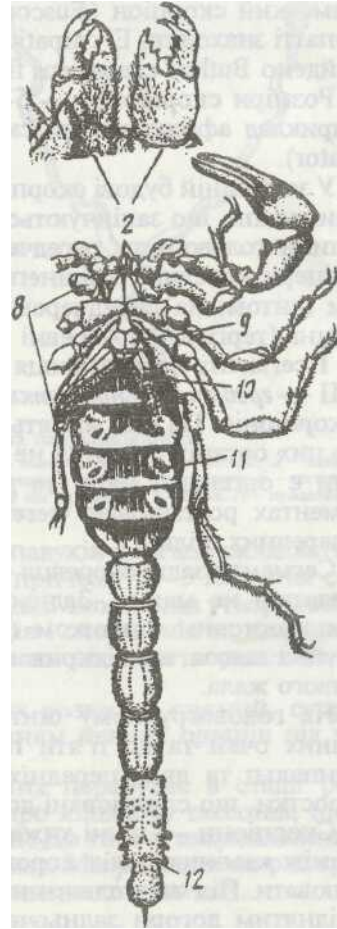
Скорпіони — нічні хижаки: вдень вони ховаються в піску, між камінням, під корою дерев тощо, а вночі виходять полювати. Під час полювання скорпіони рухаються повільно, з піднятим догори задньочеревцем та висунутими наперед напівзігнутими педипальпами. На них розташовані чутливі волоски (трихоботрії), 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.



a



б

Рис. 198. *Buthus eupeus* (вигляд зі спинної (*a*) та черевної (*б*) сторін):

1 - клішня педипальп; 2 - хеліцер»; 3 - головогруд; 4 - передчеревце; 5 - задньочеревце; 6 - тельсон; 7 - отруйна голка; 8 - ходильні ноги; 9 - статеві кришечки; 10 - гребінчасті органи; // - 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 клішнями педипальп, підіймають задньочеревце, 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 укуск скорпіона не смертельний, і прояви отруєння через 2—3 дні проходять. Проте відомі випадки з тяжкими й навіть смертельними наслідками від укусів великих скорпіонів.

ПІДКЛАС ПСЕВДОСКОРПІОНИ (PSEUOSCORPIONES)

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. 189,6).

Головогруд у псевдоскорпіонів укриті щитом, на його передньому краї є 1—2 пари очей, іноді очі відсутні. Черевце широке, поsegmentоване, 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 псевдоскорпаошв 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. Полюють 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 статевого протока. 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 псевдоскорпаошв 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 гадвішуються до кількох поперечних павутинок, протягнутих від стінок «дзвона». Самиці 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 помірною поясу. Відомо близько 700 видів. В Україні відомий лише один вид — *Galeodes araneoides* (див. рис. 189, в), 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. Головогруді 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 розвинеш 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'ясоїсні, дуже ненажерливі тварини. Полуючи, вони швидко рухаються, блискавично схоплюють і міцно утримують здобич, потім розривають і розминають її хеліцерами. Це різні комахи, павуки, невеликі

ящірки, 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 сольпуги 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 сольпуги. 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 полювати й рити нірки. Німфи проходять приблизно дев'ять стадій. Самиці доглядають за яйцями та молоддю; відомо, що вони навіть приносять їм їжу.

ПІДКЛАС КОСАРИКИ (ORIPUONES, 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 — *Opilio parietinus* та *Phalangium opilio* (рис. 199).

Невелике за розміром (1–10 мм, зрідка до 2 см) тіло

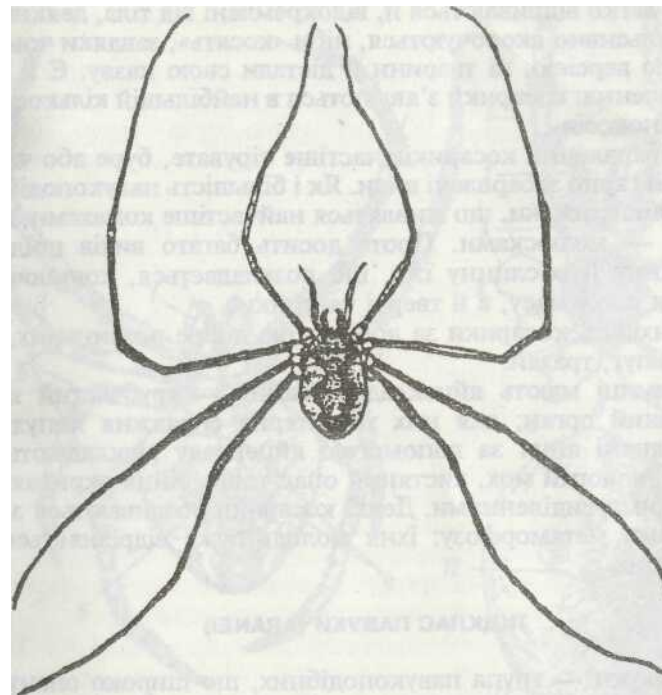


Рис. 199. Косарики: *Phalangium opilio*

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 молюсками, 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 кігтиками. Лапки легко обвиваються навколо стеблин трави і мцно 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 їй, відокремлені від тіла, деякий час конвульсивне 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 — моллюсками. 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 (*Agryoneta 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 переважній 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

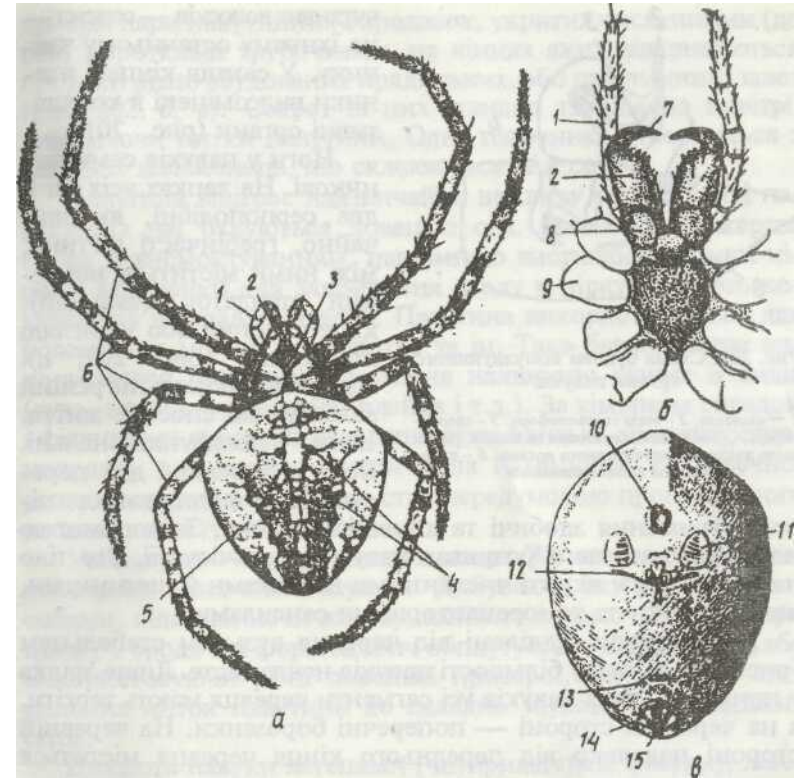


Рис. 200. Самиця *Araneus diadematus*:

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 членок 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 щупальцеподібні, 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

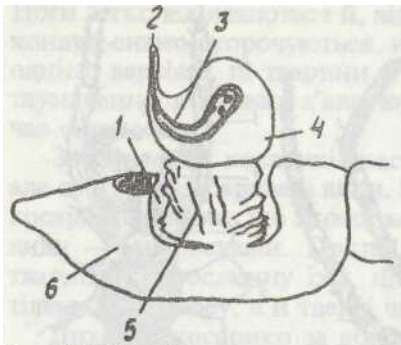


Рис. 201. Схема будови копулятивного органа павука:

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 члену. У самців кінцеві членики видозмінені в копулятивні органи (рис. 201).

Ноги у павуків семичленикові. На лапках усіх ніг є два серпоподібні, як звичайно, гребінчасті кігтички; 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 сенсильми.

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 легенивих мішків. Далі назад розташовані

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 волоконець, що склеюються між собою.

Павутина відіграє надзвичайно важливу роль у житті павуків: із неї будуються ловецькі сіті, обплітається жертва перед її висмоктуванням, 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'ялриймачі» самиць. Запліднені яйця відкладаються в кокони, сплетені з павутини, й часто охороняються до виходу молоді, що схожа на дорослих особин. У деяких павуків після

Рис. 202. Прядильний апарат *Araneus diadematus*:
 а - кінець лапки ноги; б - зовнішній вигляд павутинних бородавок; в - окрема павутина трубочка; 1 - парний та 2 - непарний гребінчасті кігтички; 3 - зубчасті шипи; 4 - волоски; 5 - зовнішні та б - внутрішні павутинні бородавки; 7 - анальний горбок

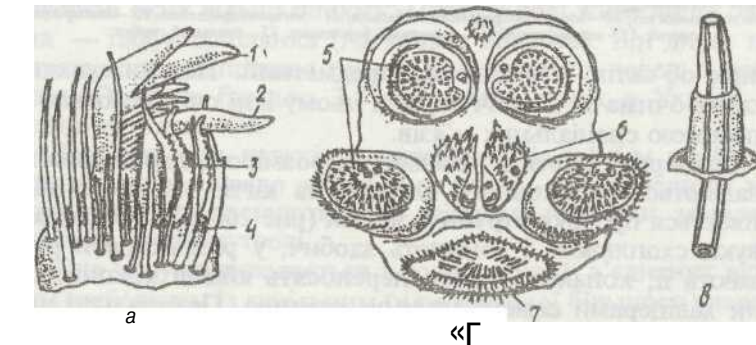


Рис. 202. Прядильний апарат *Araneus diadematus*:

а - кінець лапки ноги; б - зовнішній вигляд павутинних бородавок; в - окрема павутина трубочка; 1 - парний та 2 - непарний гребінчасті кігтички; 3 - зубчасті шипи; 4 - волоски; 5 - зовнішні та б - внутрішні павутинні бородавки; 7 - анальний горбок

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

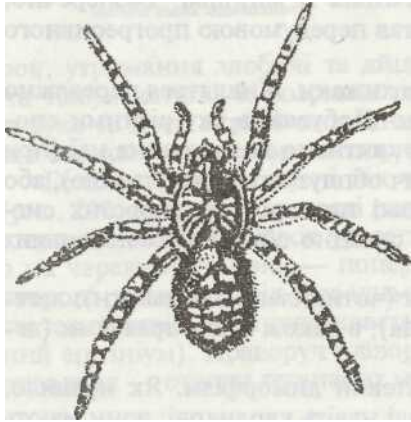


Рис. 203. Павук (тарантул *Lycosa singoriensis*)

за розміром (до 10 см) павуки родини *Aviculariidae* — справжні павуки-птахоци, 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 smgorigensis*) 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 сильнотоксичну на весь організм отруту. В Криму та окремих місцях степової зони трапляється так званий каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*). Розміри каракурта невеликі (самиця — 10—20 мм, самець — 4—7 мм), колір чорний; самець і молоді особини обох статей із червоними плямами на черевці (див. рис. 189, г). Найбільш небезпечні статевозрілі самиці. 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 населяє 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 хеліцери 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 (*анофізу*) 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 парою, 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: Орїїоасагіпа, Parasitiformes та Acariformes.

Оліліоакарини, 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.

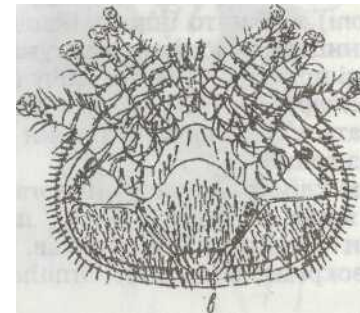


Рис. 204. Паразитогормні кліщі:

а - *Ixodes persulcatus* у позі очікування;
б - пшазовий кліщ *Allodermanyssus sanguineus*; *в* - *Vartoa jacobsoni*

Серед паразитогормних (рис. 204) найбільш вивчено іксодові кліщі, які є тимчасовими ектопаразитами хребтних тварин та людини, а також специфічними переносниками збудників багатьох вірусних, ргасетсіозних 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 рухомим пальцем хеліцер і вводить у розріз гнатосома, крім педипальп, що відхиляються в цей момент під прямим кутом до гнатосоми. Вентральна поверхня гаатосоми 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 насмоктування 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 кліщах 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 *Dermacentor 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 хижаки, 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 (*Dermanysus gallinae*). З ним жителі міст зустрічаються в своїх домівках, куди кліщі наповзають із гнізд голубів, особливо покинутих. Укуси цих кліщів можуть спричинити гострі дерматити. Більшу небезпеку для людини становить так званий мишиний кліщ *Allodermanysus sanguineus* (рис. 204, б), що є специфічним переносником збудника везикульозного рикетсіозу — захворювання людини, що трапляється й в Україні.

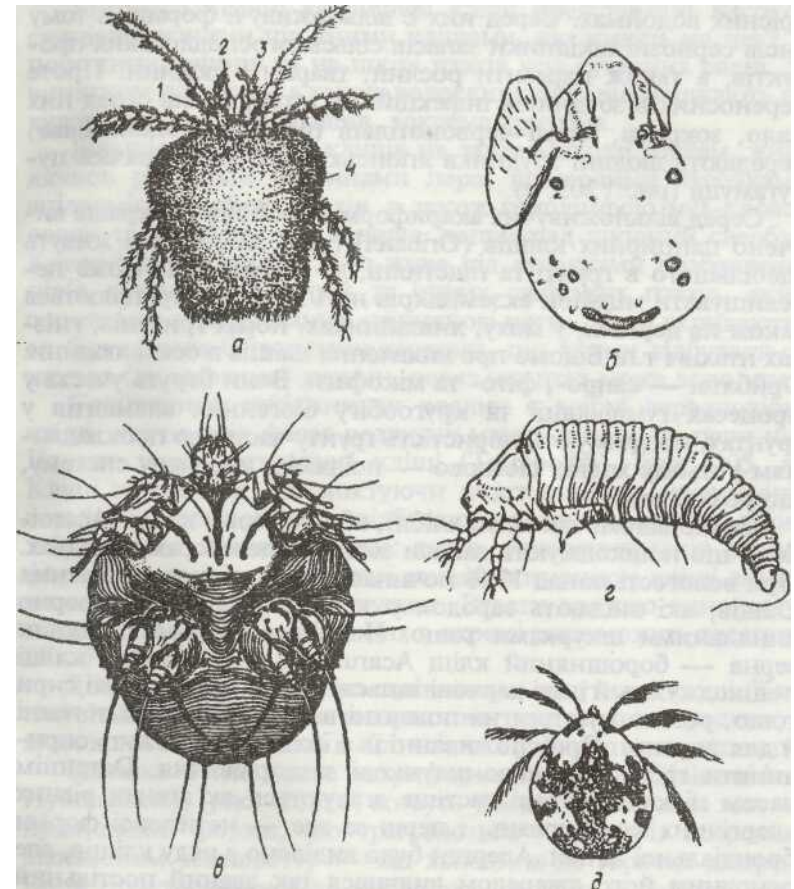


Рис. 205. Акариформні кліщі:

а - червонотілець *Trombidium*; б - орибатиди *Galumna*; в - коростяний свербул *Sarcoptes scabiei*-чотириногий кліщ *Oxurleurites*; д - водяний кліщ *Hydratagchna geographical* 1 - гнатосома; 2 - хелицера; 3 - пелигкшпа; 4 - ідіосома

Сумнозвісну славу має кліщ *Varroa jacobsoni* (рис. 204, в), 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 підстильці, 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 (Acaroidae), що пошкоджують запаси зерна в елеваторах і складах. При вологості понад 17 % починається масове розмноження кліщів, які виїдають зародок у зернах, забруднюють зерно ліняльними шкурками тощо. Найбільш відомий шкідник зерна — борошняний кліщ *Acarus 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 ектопаразитичних акаридієвих 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 акаридієві кліщі представлені високо-спеціалізованими пір'яними кліщами, що живуть на пір'ї, у порожнині рчинів та на шкірі птахів усіх сучасних рядів, за винятком пінгвінів, а також волосяні кліщі, що мешкають на хутрянному 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-кровососок та гнухоців, 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 вкриваються білуватими бугристими 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 ющі (*Tetranychidae*), (рис. 205, г). 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 кушам. 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 (PANTORQD&)

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 — *Ta-nystylum conirostre*.

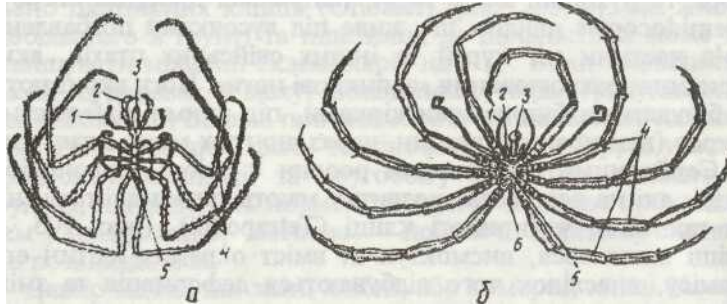


Рис. 206. Морські павуки:

a - *Nymphon distensum*; *b* - *Decapodopa australis*; 1 - пальпи; 2 - хеліфорпи; 3 - хоботок; 4 - ходильні ноги; 5 - головогруди; 6 - черевце

Довжина тіла (без ніг) становить від 0,8 до 18 мм. Воно складається з короткого тулуба, який поділяється на головогруди 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.

Головогруди складаються з 7—9 сегментів. Шість сегментів 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 кігтикком, або у багатьох видів — ще з одним чи двома додатковими кігтикками.

Цікаво зазначити, що розміри та форма тіла у пантопод змінюються залежно від глибочини, на якій вони живуть. На мілководді, як правило, мешкають види, що мають коротке компакте 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 формах, численні шишкоподібні та горбкоподібні вирости, вкрите хітиною кутикулою. Пшисутикужно лежить ещтелій, Вагатиий 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 доролу^лому^стані м'якими тканинами багатьох морських

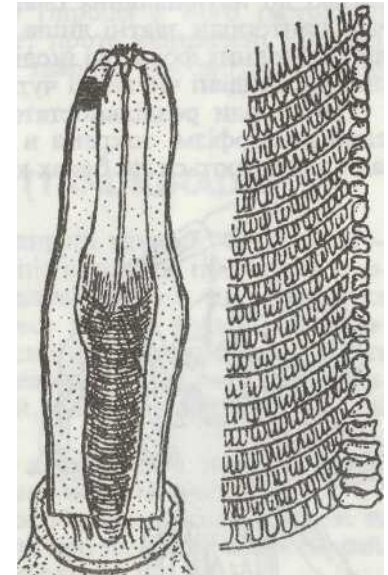


Рис. 207. Поздовжній зріз через хоботок морського павука *Phoxichilus vulgaris*:

a - хоботок із циліндрним апаратом; *b* - ділянка циліндрного апарата

безхребетних — гідроїдними та кораловими поліпами, медузами, губками, моховатками тощо,

Своїми кігтиками та хеліфорами морські павуки чіпляються до тіла жертви, наприклад колонії гідроїдних поліпів, розшукують 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 кртцентрація гангліїв черевного ланцюжка. Своєрідну будову має частина нервової системи, що міститься в хоботку: на його передньому кінці є нервові кільця 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. Гонади закладаються по боках кишки, але потім відростки статевих залоз розміщуються у потовщених сегментах 4—7 пар ніг. У середині 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.



Рис. 208. Личинка пантоподи Chaetonymphon

Нејіб_гјggНе й рівномірне, В них формуються личинки, які мають коротеньке тіло з хоботком, тричлениковими хеліфорами та двома парами також тричленикових кінцівок (рис. one \

Нејіб_гјggНе й рівномірне, В них формуються личинки, які мають коротеньке тіло з хоботком, тричлениковими хеліфорами та двома парами також тричленикових кінцівок (рис. one \

Серце й статеві залози в личинки відсутні, зате є провізорні (личинкові) органи, наприклад двоклітинні або багатоклітинні павутинні залози, що лежать в основному членику хеліфор; їхні протоки відкриваються саме тут, на кінці порожнистого шипа. 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 секрета тих самих залоз. У цих личинок відомі також різкі пристосування для легкого проколювання стінок тіла хазяїна.

Личинки паразитують на гідроїдних поліпах, актиніях, у мантийній порожнині двостулкових молюсків. Молодь *Dessachela 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 артропошного 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. Описано понад 400 видів, в Україні відомо 50.

Тихоходи мають більш-менш циліндричне коротке, товсте тіло з дещо сплющеною черевною стороною, без помітної

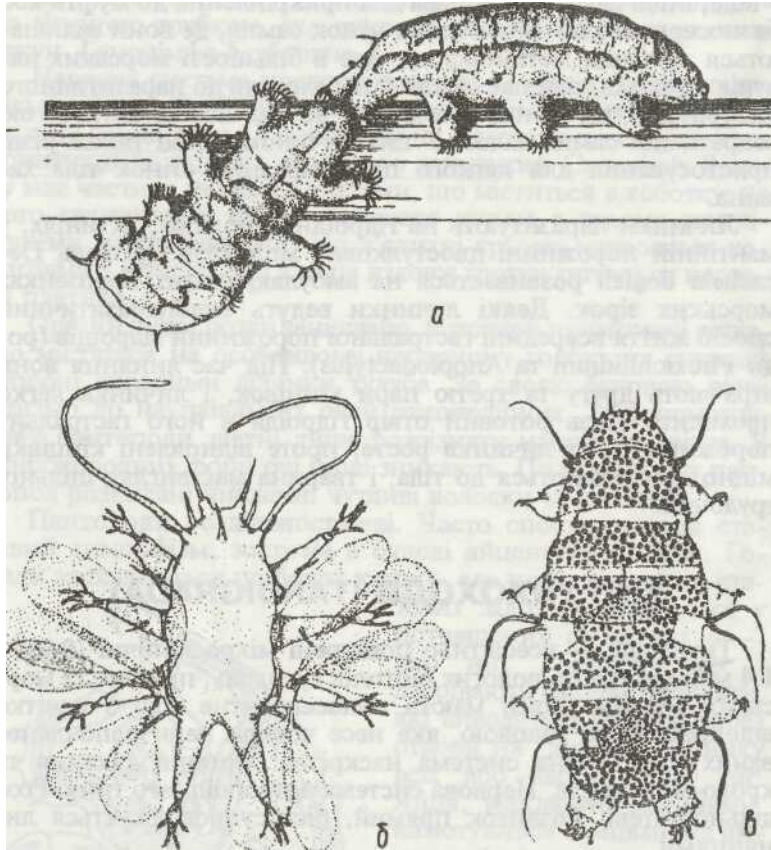


Рис. 209. Тихоходи:

a - *Ehmiscodius sigismundi* на нирці морської водорості; *б* - *Tanarctus velatus*; *в* - *Bebinizsch trisetosus* членистості. Вважають, що воно складається з п'яти сегментів. 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, нечленигі, у вигляді горбкоподібних 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.

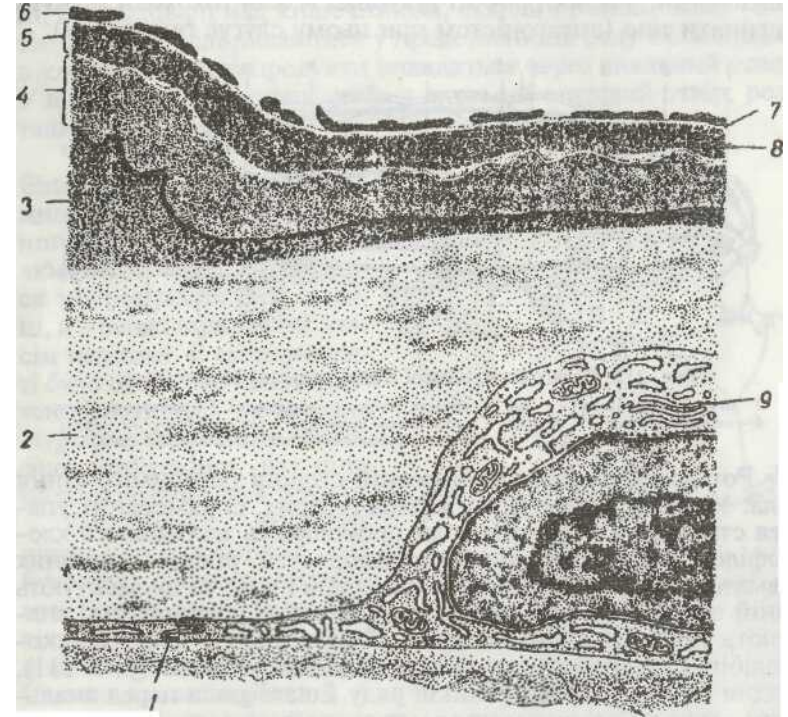


Рис. 210. Схема будови покривів тіла тихоходів:

1 - місце контакту епітеліальних клітин; *2* - прокутикула; *3* - восковий та *4* - проміжний шари; *5* - епікутикула; *б* - шар слизу; *7* - кутикулінова 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 посементні щитки, а в деяких видів на ній є різні шило-, 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 поздовжніми 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).

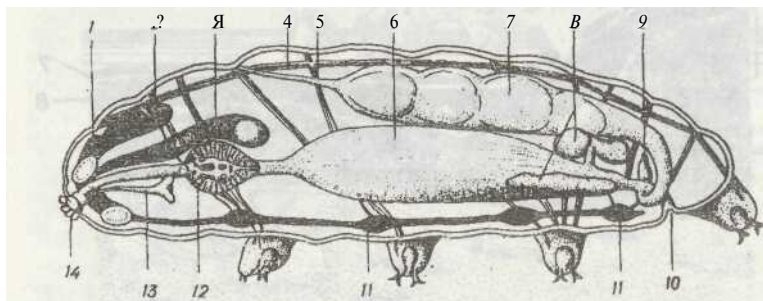


Рис. 211. Схема внутрішньої будови самиці *Macrobiotus*:

1 - бічна лопать мозку; 2 -- око; 3 - слинна залоза; 4 - поздовжні, 5 - поперечні м'язи; 6 - середня кишка; 7 - яєчник; 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, коловертток, 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 довші 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. Гонadi 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 поодиноці 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.

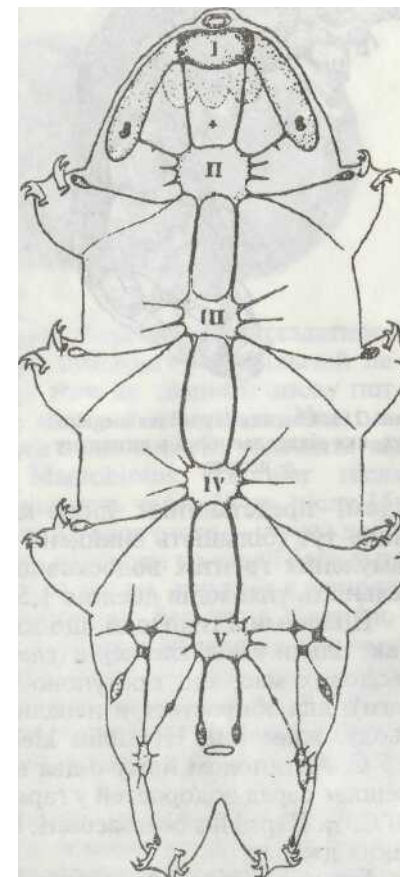


Рис. 212. Схема будови нервової системи тихохода (вигляд з черевної сторони)

Ембріональний розвиток тихоходів вивчено недостатньо. Є дані, що дробіння у них повне, рівномірне, гастрюляція відбувається шляхом деламінації. На стадії гастрюли утворюються п'ять пар бічних випинів середньої кишки, які потім відшнуровуються й дають початок целомічним 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. Самиця *Nupsibius megalopu*, яка відкладає яйця в линяльну шкірку

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 *Nupsibius klebelsbergi* при температурі 0—1,5°C. Антиподом йому є два види: *Thermozodium esakii*, що мешкає серед водоростей у гарячих джерелах при температурі 40°C, та *Nupsibius 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. Частика субстратів перебуває постійно у воді, але для більшості з них характерні зміни висихання та зволоження; при цьому оптимальним для активного життя тихоходів є наявність пливчастої 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).

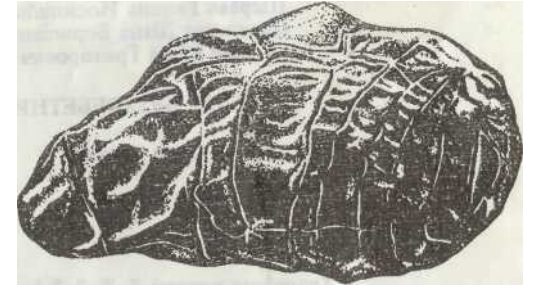


Рис. 214. *Milnesium tardigradum* у стані криптобіозу

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°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.