

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

59(ед)

461

Еволюція

БЕЗХРЕБЕТНИХ

У трьох книгах

КНИГА 3

Затверджено Міністерством освіти України

Підручник для студентів
біологічних спеціальностей університетів

98-21-225

5

ІН-ССО-УРСР
БІБЛІОТЕКА
УМГОРОДСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ

Читальний зал №1

КИЇВ
«ЛИБІДЬ»
1997

*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. Мнищенко**

Редактор **Т.С. Мельник**

У третій книзі підручника розглянуто десять типів тварин: П'ятиустки, Оніхофори, Молюски, Щетинкощелепні, Фороніди, Моховатки, Плечоногі, Погонофори, Напівхордові та Голкошкірі. В окремому розділі наведено дані про історичний розвиток безхребетних. Вміщено предметні покажчики українських і латинських назв тварин та термінів, які згадуються в усіх трьох книгах підручника.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Щ 1907000000-022
1997

ISBN 5-325-00662-2 (кн. 3)
ISBN 5-325-00663-0

© Г.Й.Щербак, Д.Б.Царичкова,
Ю.Г.Вєрвєс, 1997

ЗМІСТ

ТИП П'ЯТИУСТКИ (Pentastomida)	5
Клас П'ятиустки, або Язичкові (Pentastomida, або Linguatulida)	5
ТИП ОНІХОФОРИ (Onychophora)	9
Клас Первиннотрахейні (Protracheata)	10
ТИП МОЛЮСКИ, АБО М'ЯКУНИ (Mollusca)	15
Клас Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata)	22
Клас Безпанцирні, або Борозенчасточереві (Aplousophora, або Solenogastres)	31
Клас Двостулкові (Bivalvia)	35
Надряд Первиннозязброві (Protobranchia)	53
Надряд Пластинчастозязброві (Autobranchia)	55
Надряд Перетинчастозязброві (Septibranchia)	64
Клас Моноплакофори (Monoplacophora)	65
Клас Черевонігі (Gastropoda)	69
Підклас Передньозязброві (Prosobranchia)	92
Підклас Задньозязброві (Opisthobranchia)	101
Підклас Легеневі (Pulmonata)	105
Клас Лопатонігі (Scaphopoda)	107
Клас Головонігі (Cephalopoda)	110
Підклас Наутилоїдеї (Nautiloidea)	139
Підклас Колеоїдеї (Coleoidea)	140
Викопні молоски	147
ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТІЛКИ (Chaetognatha)	151
Клас Щетинкощелепні, або Морські стрілки (Chaetognatha)	151
ТИП ФОРОНІДИ (Phoronida)	158
Клас Фороніди (Phoronidea)	159
ТИП МОХОВАТКИ (Bryozoa)	164
Клас Покритороті (Phylactolaemata)	165
Клас Голороті (Gymnolaemata)	174
Викопні моховатки	184
ТИП ПЛЕЧОНОГІ (Brachiopoda)	184
Клас Плечоногі (Brachiopoda)	185
Викопні плечоногі	192
ТИП ПОГОНОФОРИ (Pogonophora)	192
Клас Вузечкові (Frenulata)	194
Клас Безвузечкові (Afrenulata, або Vestimentifera)	199
ВТОРИННОРОТІ (Deuterostomia)	203
ТИП НАПІВХОРДОВІ (Hemichordata)	205

Клас Кишководишні (Enteropneusta)	205
Клас Крилозяброві (Pterobranchia)	211
Викопні крилозяброві	215
ТИП ГОЛКОШКІРІ (Echinodermata)	216
Підтип Стебельцеві, або Прикріплені (Ctenozoa)	223
Клас Морські лілеї (Ctenoidea)	223
Підтип Ехінозої (Echinozoa)	236
Клас Голотурії, або Морські огірки (Holothuroidea)	236
Клас Морські їжаки (Echinoidea)	251
Підклас Правильні їжаки (Regularia)	261
Підклас Неправильні їжаки (Irregularia)	264
Підтип Астерозої (Asterozoa)	266
Клас Морські зірки (Asteroidea)	266
Клас Офіури, або Змієхвостки (Ophiuroidea)	283
Викопні голкошкірі	293
Огляд безхребетних тварин по ерах та періодах	296
Показчик українських назв	313
Показчик латинських назв	321
Показчик термінів	340

ТИП П'ЯТИУСТКИ (PENTASTOMIDA)

П'ятиустки — невелика група (описано близько 70 видів) теплолюбних ендопаразитів дихальної системи хребетних тварин, систематичне положення якої не встановлено. Більшість систематиків останнім часом розглядають п'ятиусток як окремий тип тварин, що мають деякі риси подібності з членистоногими, зокрема зябродишними.

Тіло п'ятиусток видовжене, звичайно різною мірою звужене до заднього кінця. Зовні воно вкрите тонкою кутикулою і, як правило, має зовнішню кільчастість. Характерною ознакою п'ятиусток є наявність на передньому кінці тіла поблизу ротового отвору чотирьох склеротизованих гачків. М'язи в п'ятиусток поперечно-смугасті. Травна система у вигляді прямої трубки, наскрізна. Видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Чоловіча та жіноча статеві системи мають досить складну будову. Ембріональний розвиток не вивчено. Життєвий цикл, як правило, пов'язаний зі зміною хазяїв.

КЛАС П'ЯТИУСТКИ, АБО ЯЗИЧКОВІ (PENTASTOMIDA, АБО LINGUATULIDA)

Більшість статевозрілих п'ятиусток — паразити легенів рептилій, передусім змій, а також ящірок та крокодилів; небагато видів роду *Linguatula* паразитує в носових пазухах собачих та кошачих, один вид (*Reigardia sternaе*) знайдено в яєчниках мартинів та крячків.

Тіло п'ятиусток має різною мірою виявлену кільчастість, що в деяких видів справляє враження наявності сегментів (рис. 1), і нечітко поділене на передню та задню частини, що іноді підкреслюється різною будовою їхніх покривів. Задній кінець тіла в деяких видів роздвоюється.

Розташовані на черевній стороні переднього кінця тіла чотири гачки можуть бути прості одинарні або подвійні (рис. 2) і міститися на кутикулі на горбкоподібних виростах тіла або бути зануреними в *кутикулярні кишені*. На початку вивчення цієї групи тварин кутикулярні кишені з гачками невір-

но вважали додатковими ротовими отворами, звідки і їх назва — п'ятиустки. Гачки рухаються за допомогою сильних м'язів; ними тварини прикріплюються до тканин хазяїна. Дорослі тварини кінцівок не мають.

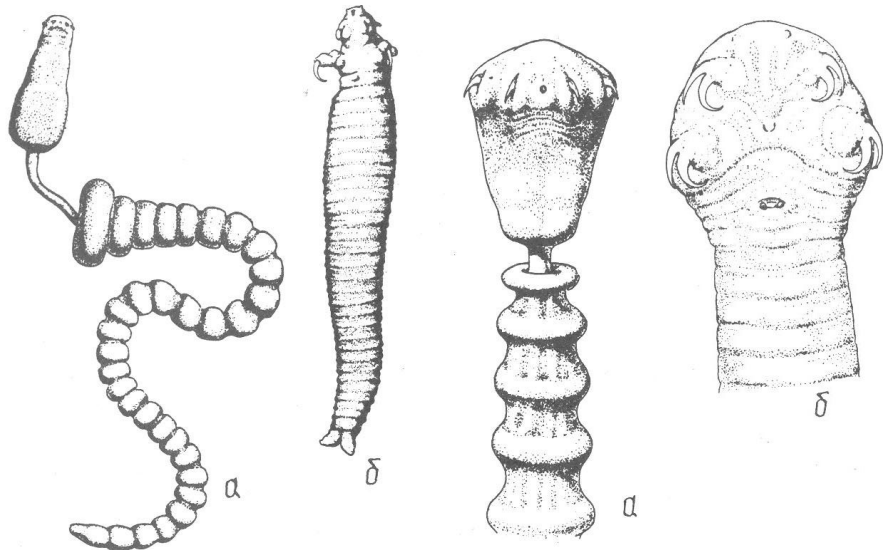


Рис. 1. П'ятиустки:

a — *Armillifer pomeroi*; *б* — *Raillietiella mabuiae*

Рис. 2. Передня частина тіла *Armillifer armillatus* (*a*) та *Leiperia gracilis* (*б*)

На кутикулі, що вкриває тіло, у деяких видів є кільцеві ряди шипиків та поперечні ряди кутикулярних залозок з помітними порами, через які регулюється гідромінеральний баланс у порожнинній рідині. За будовою кутикула, так само як і поперечно-смугасті м'язи, подібні до таких у членистоногих.

Порожнина тіла не має епітеліальної вистилки; природу цієї порожнини не встановлено.

Травна система починається ротовим отвором, що розташований між гачками або позаду них. Рот постійно відкритий завдяки склеротизованій вистилці різної форми. Кишечник має вигляд прямої трубки, яка відкривається анусом на задньому кінці тіла. Живляться п'ятиустки частинками тканин та клітинами крові хазяїна.

Оформленої кровоносної системи у п'ятиусток немає; дихання відбувається всією поверхнею тіла.

Нервова система представлена єдиним підглотковим ганглієм, від якого відходять 8—11 пар нервів. Від двох із них відходять гілочки, що іннервують більшість органів передньої частини тіла. У частини п'ятиусток у підглотковому ганглію можна виділити сім гангліїв.

Органи чуття представлені численними чутливими шкірними сосочками, що розсіяні по всьому тілу; особливо їх багато на передньому кінці.

П'ятиустки — роздільностатеві тварини; статевий диморфізм у них виявляється лише в значно менших розмірах самця. Саміці (рис. 3, *a*) мають довгий трубчастий яєчник, який може роздвоюватись у два яйцепроводи. Останні переходять у довгу дуже звивисту матку, на якій може бути один або кілька випинів (дивертикул), що слугують сім'яприймачами. Матка закінчується короткою піхвою, що у представників ряду *Serphalobaenida* відкривається поблизу заднього кінця тіла, а в представників ряду *Rogoserphalida* — на задньому кінці.

У самців один (крім видів роду *Linguatula*, що мають два) також довгий трубчастий сім'яник (рис. 3, *б*). Він зв'язаний із сім'яним міхурцем, від якого відходить пара сім'япроводів, що переходять у два копулятивні органи. Чоловічий статевий отвір міститься на передньому кінці тіла, неподалік від ротового отвору.

Самиця може продукувати кілька мільйонів яєць із повністю сформованими личинками. Тіло личинки (рис. 4, *a*) звичайно овальної форми, по його боках містяться дві пари мускулих виростів (ніжок) з рухомими гачками на кінцях. На передньому кінці тіла є так званий орган проникнення, який складається з трьох стилетів: простого середнього та

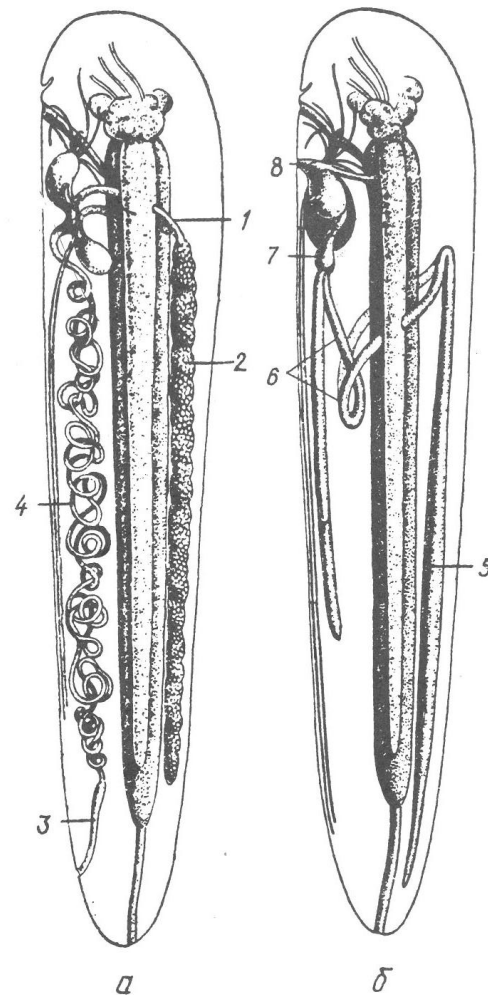


Рис. 3. Схема будови статевої системи п'ятиусток:

a — самиця; *б* — самець; 1 — яйцепровід; 2 — яєчник; 3 — піхва; 4 — матка; 5 — сім'яник; 6 — сім'яприймач; 7 — сім'яний міхурець; 8 — статевий отвір

двох бічних вильчастих. Між передньою парою ніг на черевній стороні личинки міститься рот, який веде в стравохід і далі — у сліпо замкнений мішкоподібний шлунок. Проте в деяких видів є й тонка задня кишка.

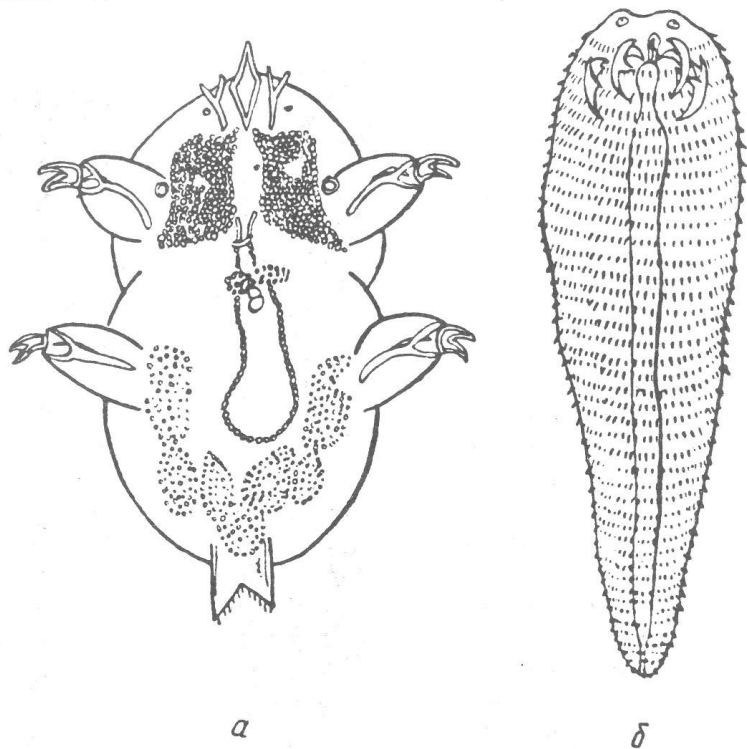


Рис. 4. Личинка і німфа п'ятиусток:
а — личинка *Porocephalus clavatus*; б — німфа *Linguatula serrata*

Життєві цикли відомі лише для небагатьох видів, крім того, є часткові відомості щодо ряду інших. Проміжними хазяями п'ятиусток можуть бути комахи, риби, амфібії, рептилії, ссавці. У типовому випадку після проковтування яйця зі сформованою личинкою проміжним хазяїном вона виходить з яйця, активно проникає за допомогою стилетів та гачків на ногах через стінку кишечника в порожнину тіла і далі мігрує до того чи іншого органа (є думка, що цей рух має цілком випадковий характер). Там личинка стає нерухомою і починається її перетворення на німфу (рис. 4). При цьому п'ятиустка линяє один або кілька разів і стає інвазійною для остаточного хазяїна, який заражається паразитом, поїдаючи проміжного хазяїна.

Відомі випадки, коли остаточний хазяїн з'їдає яйця з личинками і стає проміжним хазяїном, але ймовірно, що

потім личинки з місця локалізації неспроможні мігрувати в респіраторну систему і гинуть.

Один з найбільш вивчених видів п'ятиусток — *Linguatula serrata* — поширений у всьому світі, але в Європі трапляється найчастіше. Вона паразитує звичайно в носовій порожнині м'ясоїдних тварин: собак, котів, вовків, лисиць та ін. Дрібні яйця *L. serrata* виходять назовні з носовим слизом, розсіюються навкруги, потрапляють на рослинність і разом з нею проковтуються проміжним хазяїном, яким для цього виду в принципі може бути широке коло ссавців.

Ряд видів п'ятиусток було знайдено в інкапсульованому стані в людини. Найчастіше зареєстрований *Armillifer armillatus* в печінці, селезінці, легенях, очах, брижах людей в Африці, Південно-Східній Азії та Китаї. Крім того, було знайдено ще п'ять видів, серед них і згадувана *L. serrata*. Зараження людини здебільшого проходило безсимптомно і лише випадково виявлялось під час розтинів після смерті людини від інших причин. Але відомі випадки, коли локалізація личинок в очах або в тих чи інших органах призводила до втрати зору, руйнування тканин і виникнення запальних процесів.

ТИП ОНІХОФОРИ (ONYCHOPHORA)

Оніхофори — невелика група наземних хижих безхребетних, які живуть лише в умовах підвищеної вологості в тропічному та помірному поясах південної півкулі Землі. У північній півкулі вони трапляються лише в Мексиці та Південно-Східній Азії. Усього відомо понад 70 видів.

Тіло оніхофор нечітко поділене на голову з трьома парами придатків та тулуб з парними непочленованими кінцівками примітивної будови. Тіло вкрите тоненькою еластичною кутикулою, яка не виконує функції екзоскелета. Є добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Порожнина тіла — міксоцель. Травна система слабо диференційована.

Кровоносна система незамкнена і представлена трубчастим серцем з метамерними остями. Органи виділення — численні метамерні целомодукти. Дихання відбувається за допомогою трахей, які утворюють багато нерозгалужених пучків.

Нервова система складається з парного надглоткового ганглія та двох широко розставлених негангліонізованих черевних нервових стовбурів, з'єднаних між собою численними комісурами. Оніхофори роздільностатеві; запліднення в них

внутрішнє; розвиток без метаморфозу; більшість видів живородні.

До типу Onychophora належить один клас — Protracheata.

КЛАС ПЕРВИННОТРАХЕЙНІ (PROTRACHEATA)

Як уже згадувалося, первиннотрахейні — дуже вологолюбні тварини. Вони знаходять оптимальні для життя умови (крім вологості, ще й постійну температуру) у підстилці тропічних та субтропічних лісів, під камінням та корчами, у різних укриттях поблизу води. Вони дуже чутливі до висихання, тому в сухіших місцях зариваються глибше в ґрунт.

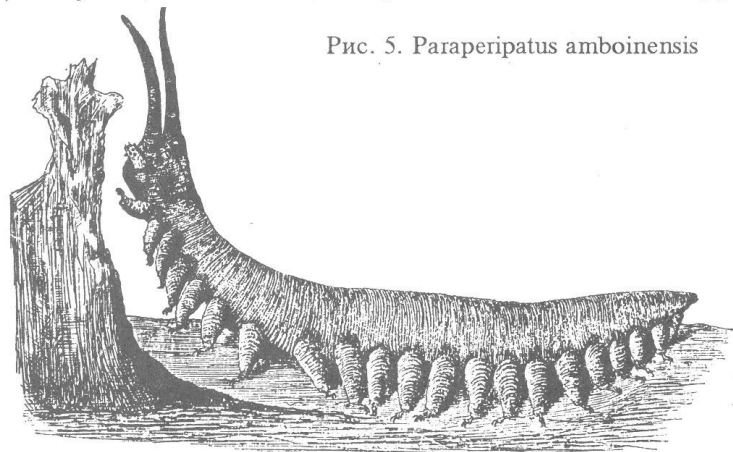


Рис. 5. *Paraperipatus amboinensis*

Розміри оніхофор коливаються від 2 до 15 см. Більшість видів має темнокоричневе або коричневе забарвлення, але є й зелені, синьо-зелені, померанчові, блакитні; однотонні або зі смугами чи плямами.

Тіло первиннотрахейних червоподібне, видовжене, циліндричне, дещо сплюснене на черевній стороні (рис. 5). Зовні тіло має кільчастість, яка не відповідає справжній сегментації. Без чіткої межі воно поділяється на голову та тулуб.

Голова несе три пари непочленованих придатків (рис. 6). Попереду рота видаються дві довгі антени, біля основи яких, на спинній стороні, в більшості оніхофор міститься пара очей. Антени мають зовнішню кільчастість, але на справжні членики не поділені. На черевній стороні перед ротовою порожниною містяться два мускулястих вирости, кожен з яких має міцну склеротизовану пластинку із зазубреними краями. Це єдина пара щелеп, що є в первиннотрахейних.

Обабіч рота розташовані коротенькі вирости у вигляді сопочків, які мають на кінцях отвори особливих слизових залоз (рис. 6). При подразненні з них випорскується липкий слиз. Це органи захисту, і водночас у такий спосіб вкрай повільні оніхофори оволодівають здобиччю — дрібними комахами, павуками і т.п., яких вони приклеюють і роблять нерухомими.

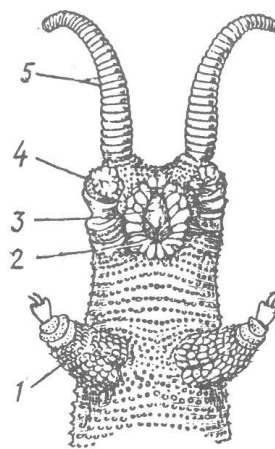


Рис. 6. Передня частина тіла *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — нога; 2 — навколоротові сосочки; 3 — щелепи; 4 — бічні сосочки; 5 — антена

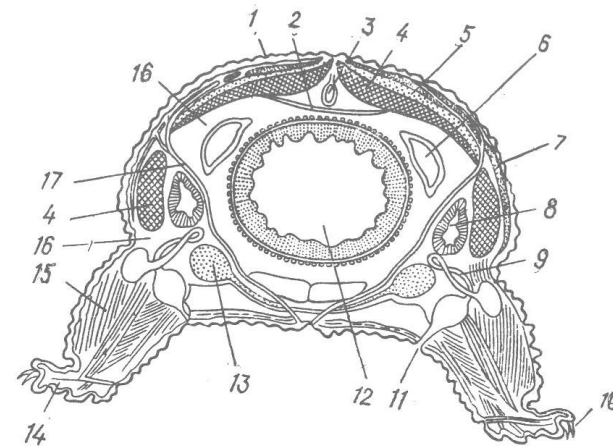


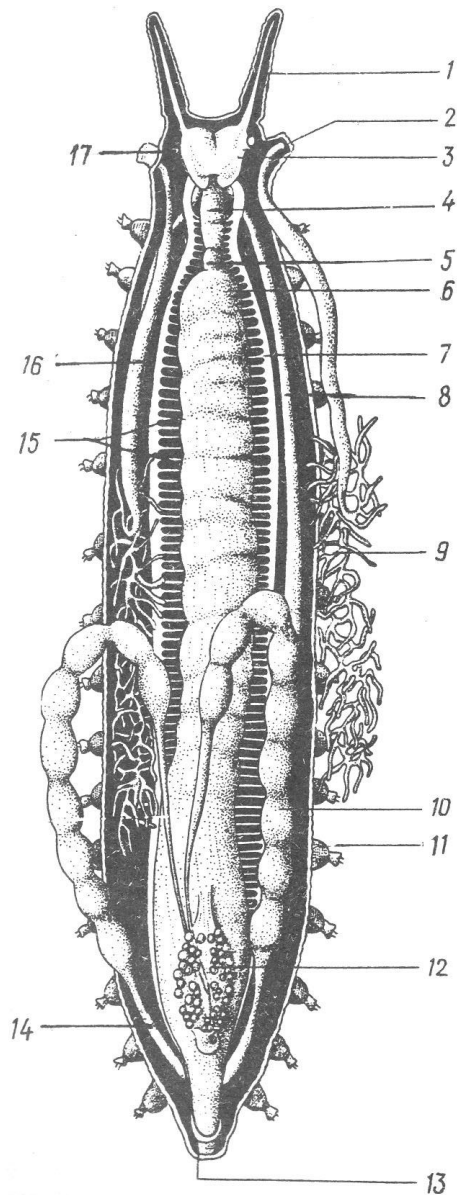
Рис. 7. Поперечний розріз через тулуб *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — кутикула; 2 — діафрагма, що відділяє перикардій; 3 — серце; 4, 5 — косі та поздовжні м'язи; 6 — протока слизовидільної залози; 7 — кільцеві м'язи; 8 — слинна залоза; 9 — целомодукт; 10 — кігтики; 11 — видільний отвір; 12 — середня кишка; 13 — нервовий стовбур; 14 — лапка; 15 — м'язи ніжки; 16 — міксоцель; 17 — дорзовентральні м'язи

На тулубі розташовані від 13 до 43 пар ніг, задня пара іноді редукується. Кожна нога — це простий мускулистий виріст тіла з двома кігтиками, звідси й назва типу — оніхофора, що означає «несучий кігтики». Вважають, що кількість пар ніг відповідає кількості сегментів.

Зовні тіло вкрите тонкою кутикулою завтовшки 1—3 мкм, під якою знаходиться шар епітелію, а під ним — товстий шар волокнистої сполучної тканини. Покриви не захищають оніхофор від висихання, але водночас вони не змочуються завдяки наявності мікропапіл (дрібних сосочків), на верхівках яких є добре розвинена міцна кутикула.

Під покривами розташовані м'язи: шар кільцевих, два шари косих, що перехрещуються, та два поздовжніх, які разом утворюють справжній суцільний шкірно-м'язовий мішок. Крім того, є добре розвинені дорзовентральні м'язи (рис. 7).



Кутикула оніхофор не виконує функції екзоскелета, вона м'яка й еластична. Замість неї опорну функцію виконують покриви разом із волокнистою сполучною тканиною. Змінюючи завдяки роботі м'язів товщину та довжину окремих ділянок тіла, оніхофори заповзають у вузькі щілини або прокладають ходи в ґрунті, як це роблять дощові черви. Змієподібні рухи для них не характерні.

Поздовжній шар м'язів обмежує порожнину тіла, яка за походженням є мішаною, або міксоцелом, і не має власної вистилки. Вона заповнена гемолімфою, яка водночас є й кров'ю.

Травна система має досить просту будову (рис. 8). Рот міститься на черевній стороні голови на дні особливої передротової порож-

Рис. 8. Внутрішня будова самиці *Peripatoides novaezealandiae*:

1 — антена; 2 — бічний сосочок; 3 — надглотковий ганглії; 4 — глотка; 5 — стравохід; 6 — середня кишка; 7 — черевний нервовий стовбур; 8 — протока слинної залози; 9 — слизовидільна залоза; 10 — матка із зародками; 11 — тулубна ніжка; 12 — яєчник; 13 — анальний отвір; 14 — яйцепровід; 15 — нервові комісури; 16 — протока слизовидільної залози; 17 — очі

нини, яка утворилася впинанням покривів. Ротова порожнина може відкриватися й закриватися завдяки наявності віночка шкірних виростів (сосочків), які утворюють її зовнішню опуклу стінку. На дні передротової порожнини, як уже згадувалося, на невеликих м'язових валиках розташована пара серпоподібних щелеп, які рухаються за допомогою спеціальних м'язів вперед і назад і розривають здобич. Сюди ж відкривається непарна протока двох великих слинних залоз,

секрет яких потрапляє на здобич, і вже тут починається її перетравлення.

Рот веде до ектодермальної передньої кишки, яка складається з мускулястої глотки та стравоходу, далі йде ентодермальна середня кишка. Остання має вигляд недиференційованої трубки, яка тягнеться через усе тіло і переходить у коротеньку ектодермальну задню кишку, що відкривається анусом на задньому кінці тіла. Оніхофори — ненажерливі хижаки, і поїдання соковитих комах та павуків компенсує їм витрати вологи.

Видільна система представлена метамерними целомодуктами. Кожен целомодукт складається з целомічного міхурця, в який відкривається лійка, що продовжується у звивистий каналець. На кінці каналця є розширення — сечовий міхур, який відкривається видільним отвором біля основи кінцівки. Частина каналу вкрита війчастим епітелієм. Органи виділення є в усіх сегментах тулуба, крім двох останніх, де розташовані статеві отвори.

Кровоносна система незамкнена, дуже спрощена, від неї залишається лише довга трубкоподібна судина — серце, що лежить над кишечником. Будь-яких периферичних судин немає. Задній кінець серця сліпо замкнений, передній відкритий, з боків є парні метамерні отвори — остії, через які гемолімфа засмоктується в серце, завдяки його пульсації проштовхується вперед і через передній кінець виливається в міксоцель. Остії мають клапани, завдяки яким при пульсації серця гемолімфа рухається вперед і не витікає через його бічні отвори. Серце лежить у перикардії — частині міксоцелю, відокремленій від загальної порожнини тіла тоненькою неповною перегородкою — діафрагмою.

Дихають оніхофори всією поверхнею тіла та трахеями, які починаються численними безсистемно розташованими на поверхні тіла стигмами, або дихальцями. Кожна стигма веде в пучок нерозгалужених сліпо замкнених на кінцях трахейних трубочок, які омиваються гемолімфою (рис. 9).

Нервова система представлена досить великим парним надглотковим ганглієм, з'єднаним двома навкологлотковими конективами з парою широко розставлених черевних стовбурів, які тягнуться вздовж тіла і з'єднуються між собою над анальним отвором. Між стовбурами є численні комісури. Стовбури рівномірно вкриті нервовими клітинами, які не утворюють будь-яких гангліозних скупчень. Надглотковий ганглії складається з трьох відділів — прото-, дейто- та тритоцеребрума, які іннервують відповідно очі, антени та передній відділ кишечника.

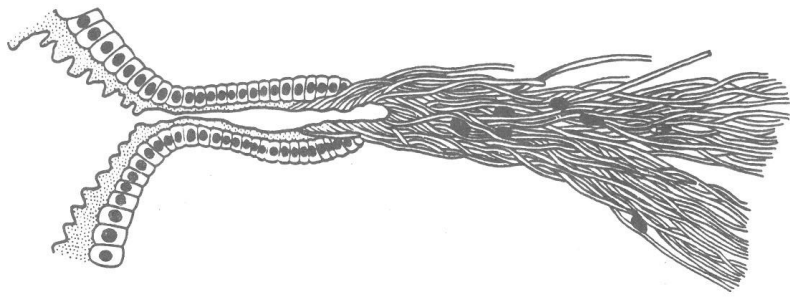


Рис. 9. Розріз через стигму та пучок трахей *Peripatopsis capensis*

Органи чуття представлені антенами, які виконують функцію органів дотику і хімічного чуття, численними шкірними дотичними сосочками та очима.

Бокалоподібні прості очі розташовані безпосередньо над мозком і за будовою нагадують очі поліхет. Зір допомагає тваринам ховатись від світла, у темряві вони орієнтуються, обмацуючи предмети антенами.

Первиннотрахеїні — роздільностатеві тварини, самці в переважній більшості помітно менші за самиць. Гонади парні, містяться в задній половині тіла. У самця два шлангоподібних сім'яники продовжуються в сім'япроводи, кожен з яких на початку має розширення — сім'яний міхурець, а далі переходить у довгий звивистий канал, де формуються сперматофори. У кінці сім'япроводи зливаються в непарний мускулистий сім'явипорскувальний канал, який відкривається назовні між останньою парою ніг. Із сім'явипорскувальним каналом пов'язана придаткова залоза, секрет якої йде на побудову сперматофорів.

Жіноча статева система (див. рис. 8) складається з пари трубчастих яєчників, від яких відходять яйцепроводи. Розширені частини останніх утворюють матки, які зливаються в непарну піхву, що відкривається назовні між основами передостанньої пари ніг.

Запліднення в оніхофор сперматофорне, але сам цей процес відбувається по-різному. У африканських видів роду *Peripatopsis* самець прикріплює до поверхні тіла самиці кілька сперматофорів, з яких виходять сперматозоїди і через тріщини в покривах проникають всередину тіла. Ймовірно, що запліднення при цьому відбувається в яєчнику, бо в яйцепроводи надходять вже запліднені яйця. В інших видів сперматофори або навіть краплини сім'яної рідини відкладаються на субстрат, і самиці підбирають їх краями статевого отвору.

Тільки оніхофори роду *Symperegipatus* і види роду *Ooregipatus*, поширені в Австралії та Новій Гвінеї, відкладають у

вологих місцях досить великі яйця (до 2 мм у діаметрі). У більшості ж оніхофор має місце яйцеживородіння або справжнє живородіння, при цьому в обох випадках розвиток яєць проходить у матці. При яйцеживородінні розвиток зародка відбувається за рахунок запасів поживних речовин яйця (у видів родів *Eoregipatus* з Південно-Східної Азії та *Opisthopatus* з Південної Африки). При живородінні (у більшості видів оніхофор) розвиток йде за рахунок материнського організму: яйця міцно прирастають до стінок матки, і, як через плаценту, зародок, що розвивається, живиться її виділеннями.

Розвиток у різних видів триває від шести до 13 місяців, після чого народжуються молоді особини, зовні схожі на дорослих, але з недорозвиненою статевією системою. Під час ембріонального розвитку в зародка закладаються парні целомічні мішки. Кожен з них поділений на три відділи: спинний, черевний та бічний. Згодом спинні відділи відокремлюються й розміщуються двома метамерними рядами, усі мішечки кожного ряду зливаються між собою, утворюючи дві довгі трубчасті гонади. Черевні та частково бічні відділи целомічних мішків перетворюються на метамерні целопродукти, а стінки більшої частини бічних відділів руйнуються, і на їхньому місці утворюється мішана порожнина тіла (міксоцель). Отже, в дорослих оніхофор залишками целома є невеличкі міхурці видільних органів та гонади.

Формування статевієї системи в оніхофор закінчується лише на четвертому році життя. Живуть первиннотрахеїні в середньому шість-сім років, і протягом усього життя періодично линяють, з'їдаючи при цьому стару кутикулу.

Клас *Protracheata* включає всього один ряд із тією самою назвою, який поділяється на дві родини. До родини *Peripatopsidae* належать оніхофори зеленого, синьо-зеленого, а також білого кольору (у видів, що мешкають у ґрунті). Саме серед них є види, що відкладають яйця, або в них має місце яйцеживородіння. Поширені *Peripatopsidae* лише в південній півкулі.

У представників другої родини *Peripatidae* загальний тон забарвлення червонувато-бурий. Усі види цієї родини живородні, більшість з них мешкає в екваторіальному поясі.

ТИП МОЛЮСКИ, АБО М'ЯКУНИ (MOLLUSCA)

Молюски — це переважно водяні, рідше наземні вільноживучі тварини, лише деякі з них пристосувалися до паразитичного життя. Тип налічує близько 130 тис. видів. Це

целомічні тварини, які стоять на такому самому рівні організації, що й членистоногі.

Моллюски — білатеральносиметричні тварини, проте частина з них (клас *Gastropoda*) стає асиметричними внаслідок зміщення ряду органів. Тіло моллюсків не сегментоване, лише в деяких представників проявляються деякі ознаки метамерії.

Тіло моллюсків, як правило, складається з трьох відділів — *голови, тулуба та ноги*, але голова може бути частково або повністю редукованою. На голові містяться рот, щупальця та очі. Нога — це мускулястий потовщений виріст черевної стінки тіла, що виконує локомоторну функцію. Нога здебільшого має вигляд плоскої підошви або кіля. Проте в деяких моллюсків вона видозмінюється й перетворюється на орган плавання, ловіння здобичі або частково чи повністю редукується. Тулуб міститься над ногою і може розростатися на спинну сторону у вигляді більш-менш високого горба.

Характерною ознакою моллюсків є мінерально-органічна *черепашка*, яка в типових випадках укриває все тіло моллюска і виконує захисну функцію. Черепашка може бути суцільною, двостулковою або складатися з кількох пластинок. У багатьох форм черепашка більш-менш редукується.

Як правило, у черепашці можна розрізнити три шари: зовнішній, *конхіоліновий (периостракум)*, який складається з органічної речовини — *конхіоліну*; середній, *призматичний*, або *порцеляноподібний (остракум)*, до складу якого входить вуглекислий кальцій у вигляді призматичних кристалів, розміщених перпендикулярно до поверхні; внутрішній, *перламутровий (гіпостракум)*, побудований із найтонших пластинчастих кристалів вуглекислого кальцію, розташованих паралельно поверхні черепашки, і має характерний перламутровий блиск завдяки нерівномірному заломленню світла на поверхні цих пластинок. Кристалізація CaCO_3 відбувається на органічній основі пластинок, що складаються з білків та полісахаридів.

Під черепашкою лежить *мантія* — складка шкіри, яка вільно звисає по боках тулуба і огортає його основу. Між тулубом та мантією залишається *мантійна порожнина*, в якій містяться органи дихання — *зябра або легеня, гіпобранхіальні (слизові) залози*, органи хімічного чуття (*осфрадії*), сюди ж відкриваються отвори задньої кишки, нирок і статевого апарату. Усі ці утвори об'єднують у поняття *мантійного комплексу органів*. У наземних черевоногих моллюсків мантія перетворюється на орган повітряного дихання — *легеню*. У деяких груп, наприклад у більшості головоногих, мантія обгортає зовні черепашку, яка таким чином стає внутрішньою. У

головоногих мантія має добре розвинені м'язи і бере участь у реактивному русі.

Черепашка моллюсків утворюється завдяки секреторній діяльності епітелію краю мантії. Спочатку виділяється білковий матрикс, який потім стає основою кристалізації вуглекислого кальцію. Джерелом кальцію, який відкладається в черепашці, є як кальцій, що всмоктується в кишечнику та транспортується до мантії кров'ю, так і кальцій, який поглинають клітини мантії безпосередньо з води. Черепашка збільшується в розмірах протягом життя моллюска, розростаючись по вільному краю, і потовщується по всій внутрішній поверхні.

Покриви моллюсків складаються з одношарового шкірного епітелію та сполучної тканини (*кутіка*). Крім епітеліальних, є величезна кількість залозистих клітин, що виділяють багато слизу. На різних ділянках тіла епітелій різний. На внутрішній поверхні мантії, зябер, а часто й на підошві ноги епітелій переважно війчастий (виняток становлять головоногі моллюски). Епітелій, що вистилає черепашку, не має війок, його клітини секретують речовину черепашки. Вільні від черепашки зовнішні ділянки шкірного епітелію виділяють тонку кутикулу, лише в хітонів та соленогастрів кутикула товстіша і містить численні вапнякові шипи та лусочки.

Мускулатура в моллюсків добре розвинена, найбільше м'язів у нозі. У багатьох ділянках тіла, особливо в мантії та нозі, мускулатура не диференційована і дуже нагадує шкірно-м'язовий мішок червів. Проте в тілі диференціюються спеціалізовані пучки м'язів: м'язи, що втягують тіло або окремі його частини в черепашку, замикають стулки черепашки в двостулкових, забезпечують рухомість пластинок панцира в хітонів тощо. Добре розвинена також мускулатура ротового апарату та глотки. Мускулатура моллюсків гладенька, лише окремі м'язи глотки *Gastropoda* та замикачі черепашки деяких двостулкових поперечносмугасті.

Моллюски — целомічні тварини, проте целом у них не буває великим. Він неметамерний і здебільшого складається з двох невеличких порожнин: *перикардіальної*, що оточує серце, та *статевої* — порожнини гонади. Кожен із відділів целома має пару целомодуктів. Целомодукти перикардіального целома виконують видільну функцію і є нирками; целомодукти статевого целома — статевими протоками. Проміжки між внутрішніми органами заповнені паренхімою, в якій є неепітелізовані щілини — схізоцельні синуси та лакуни, заповнені рідиною. Отже, у моллюсків є всі можливі

порожнинні утворення: паренхіма, схізощель і целом, але в різних класів їх співвідношення різні.

Травна система починається ротовим отвором, який веде в роту порожнину, що переходить у глотку. На межі ротової порожнини і глотки розташовані щелепи — рогові потовщення кутикули, форма і кількість яких варіюють у різних моллюсків. Найбільше вони розвинені в головоногих, яким слугують для захоплення та подрібнення здобичі. Характерною особливістю ротового апарату моллюсків є наявність особливого органа — *тертки*, або *радули*, яка міститься на *язику* — мускулястому виступі дна ротової порожнини. Вона утворена кутикулярною стрічкою, поверхня якої вкрита численними поперечними рядами рогових зубців, направлених вістрями назад. Завдяки особливій мускулатурі язик з радулою може рухатись у ротовій порожнині вперед або назад чи трохи висуватися з рота. За допомогою радули моллюски можуть зішкрябувати їжу, наприклад водорості, з поверхні підводних предметів. У деяких хижих моллюсків радула разом із глоткою слугує для захоплення й утримання здобичі. У глотку відкриваються протоки слинних залоз. Глотка переходить у стравохід, який може розширюватися, утворюючи волю. Усе це відділи ектодермальної передньої кишки. Проте в двостулкових моллюсків, разом із редукцією голови, втрачається й більшість органів передньої кишки: щелепи, глотка, радула, волю, слинні залози; залишаються лише ротова порожнина й короткий стравохід.

Ентодермальна середня кишка складається з шлунка, в який відкривається велика травна залоза, так звана *печінка*, та тонкої кишки. Будова шлунка може бути різною залежно від характеру живлення. Найскладніше він побудований у моллюсків-детритофагів. Печінка виділяє ферменти, які розщеплюють білки, жири та вуглеводи; її клітини можуть також фагоцитувати дрібні частинки їжі. У печінці відбувається й всмоктування продуктів травлення та накопичення запасних поживних речовин. Тонка кишка переходить в ектодермальну задню, або пряму, кишку, яка відкривається в мантийну порожнину. Форма кишечника може бути різною: у частини моллюсків рот і анус містяться на протилежних кінцях тіла, в інших — кишечник утворює петлю — *анопедіальний вигин*; у таких моллюсків рот та анус зближені.

Видільна система моллюсків складається з парних *нирок*, внутрішні кінці яких відкриваються вільчастою лішкою в перикардій, а зовнішні — у мантийну порожнину. За мезодермальним походженням та наявністю на внутрішньому кінці миготливої лішки, що відкривається в целом (перикардій),

видільні органи моллюсків відповідають целомодуктам кільчастих червів.

Моллюски мають незамкнену кровоносну систему, лише в більшості головоногих вона стає майже замкненою. Кровоносна система моллюсків побудована складніше, ніж у будь-кого з інших безхребетних. У них є серце, кровоносні судини й лакуни. Серце має різні будову і розташування в різних моллюсків; воно складається з 1—4 передсердь і 1—2 шлуночків та оточене перикардіальним целомом. Від шлуночка серця відходять здебільшого дві аорти (іноді може бути й одна), які поділяються на артерії; далі кров виливається в лакуни й синуси, що не мають власних стінок, а оточені тканинами і органами тіла. Кров (гемолімфа) потрапляє до передсердь по виносних судинах органів дихання (зябер, легені). Іноді, крім серця, є додаткові пульсуючі органи (зяброві серця головоногих). У більшості моллюсків венозні судини нечисленні, замість них є венозні синуси, і лише в головоногих венозна система повністю сформована.

Органи дихання в більшості моллюсків представлені *ктенідіями*, або справжніми зябрами, які лежать у мантийній порожнині. Це шкірні вирости, кожен з яких здебільшого має вигляд пера і складається із стрижня, обабіч якого розташовані зяброві пелюстки. У стрижні проходять кровоносні судини. Ктенідіїв може бути одна пара або багато, як у хітонів, де їх кількість може сягати 80. У багатьох червононогих залишається лише один ктенідій. У більшості двостулкових ктенідії розростаються і, крім дихання, здійснюють функцію руху та фільтрації води, перетворюючись на фільтрсито, який відціджує частинки їжі.

Серед моллюсків є форми, в яких ктенідії зникли, і замість них утворилися інші органи дихання, які фізіологічно відповідають ктенідіям, але не гомологічні їм; ці утвори називаються вторинними, або *адаптивними*, зябрами. Дихання може здійснюватися й просто через шкіру, особливо через поверхню мантиї. У наземних та деяких прісноводних червононогих моллюсків водне дихання змінилося на повітряне, і органом дихання є легеня — видозмінена мантийна порожнина.

Нервова система досягає різного ступеня складності в різних класах моллюсків. У хітонів, соленогастрів та моноплакофор вона майже не гангліонізована і складається з навколлоткового кільця і пов'язаних з ним двох пар стовбурів, з'єднаних між собою поперечними комісурами (у двох останніх класах диференціюються *церебральні ганглії*). У більшості моллюсків на стовбурах у результаті концентрації нервових клітин утворюється кілька пар гангліїв, зв'язаних між собою комісурами та конективами. Такий тип нервової сис-

теми називається *розкидано-вузловим*. Подальша концентрація гангліїв призводить до того, що більша їх частина зосереджується в голові, утворюючи складний мозок.

Поряд із центральною нервовою системою в усіх молюсків є периферійне дифузне шкірне плетиво, яке нагадує нервовий плексус кишковопорожнинних. Воно складається з нервових клітин усіх типів і здатне до самостійних рефлексів. Складне плетиво є й у внутрішніх органах молюсків; із центральною нервовою системою воно зв'язане через *букральні та вісцеральні ганглії*.

Органи чуття в більшості молюсків добре розвинені. Це, передусім, пара очей, складність яких варіює від простих ямок до очних пухирів з кристаликом і склоподібним тілом. Найскладнішу будову мають очі вищих головоногих, які дуже схожі на очі ссавців. У двостулкових, які втратили головний відділ, очей немає, у деяких із них виникли вторинні очі, різні за будовою та розташуванням. На голові в багатьох молюсків є шупальця — органи дотику. Органами хімічного чуття є *осфрадії*, що містяться в мантийній порожнині біля основи зябер. Більшість молюсків має органи рівноваги — *статоцисти*. Для хітонів характерні так звані *естети*, що пронизують пластинки черепашки і реагують на силу течії та світло.

Серед молюсків є роздільностатеві й гермафродити. Статеві залози за походженням парні, проте в багатьох є лише одна залоза, яка утворилася внаслідок злиття двох, або редукції однієї з них. Статеві протоки утворюються з целомодуктів, їх складність залежить від способу запліднення. У видів із зовнішнім заплідненням статеві протоки мають просту будову; у видів із внутрішнім заплідненням вивідні протоки значно ускладнюються.

Ембріональний розвиток молюсків дуже схожий на розвиток багатошестинкових кільчаків. Здебільшого яйця містять помірну кількість жовтка і зазнають спірального детермінованого дробіння; гастрюляція відбувається за типом інвагінації. Бластопор у молюсків, як і в поліхет, щілиноподібно витягується і зростається ззаду наперед; згодом передня його частина перетворюється на ротовий отвір, а на місці задньої частини виникає анус. Потім формується личинка — *трохофора*. У більшості молюсків трохофора перетворюється на складнішу личинку — *велігер*, який має зачатки характерних для молюсків органів: черепашки і ноги та більш розвинений прототрох, що дістав спеціальну назву *паруса (велюм)*. Іноді з яйця виходить відразу велігер або ж усі личинкові стадії проходять в яйці, і з нього виходить сформований молюск,

але це — вторинне явище. У головоногих яйця дуже багаті на жовток, дробіння дискоїдальне, а розвиток прямий.

До типу Mollusca належать сім класів: Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata), Безпанцирні, або Соленогастри (Aplousophora, або Solenogastres), Двостулкові (Bivalvia), Моноплакофори (Monoplacophora), Черевоні (Gastropoda), Лопатоні (Scaphopoda) та Головоні (Cephalopoda).

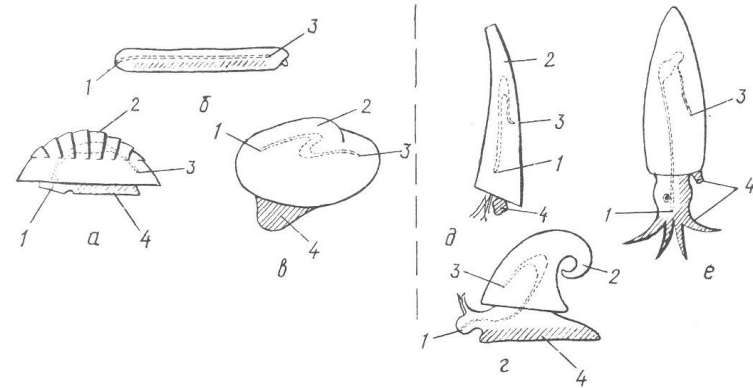


Рис. 10. Плани будови молюсків різних класів:

a—e — без нутрощевого мішко; *г—e* — з нутрощевим мішком; 1 — рот; 2 — черепашка; 3 — анус; 4 — нога

Традиційно тип поділяють на два підтипи: Боконервові (Amphineura), куди відносять перші два класи, та Черепашкові (Conchifera) — решту класів. Останнім часом пропонуються інші варіанти поділу типу.

За планом будови класи молюсків можна поділити на дві групи (рис. 10). До першої групи належать молюски, в яких рот і анус містяться на протилежних кінцях тіла; черепашка, якщо вона є, складається з кількох пластинок (спинних або бічних); при метаморфозі личинка рівномірно росте в довжину. До цієї групи можна віднести класи Polyplacophora, Aplousophora та Bivalvia. На відміну від цього, у другій групі класів рот і анус зближені, на спині є *нутрощевий мішок* та *анопедіальний вигин* кишечника; черепашка суцільна; при метаморфозі в личинки на спині утворюється горб, в який втягується петля кишечника (анопедіальний вигин). Ці молюски ніби складені вдвоє, задній кінець їхнього тіла насправді є серединою спинного горба. До цієї групи належать класи Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda та Cephalopoda.

Тип	Класи
	— Polyplacophora
	— Aplacophora
	— Bivalvia
Mollusca	— Monoplacophora
	— Gastropoda
	— Scaphopoda
	— Cephalopoda

КЛАС ПАНЦІРНІ, АБО ХІТОНИ (POLYPLACOPHORA, АБО LORICATA)

До цього класу належать виключно морські тварини, які мешкають переважно на літоралі, і лише деякі з них проникають на більші глибини. Це малорухомі, здебільшого рослиноідні тварини, які присмоктуються до скель та твердого ґрунту мускулистою ногою. Усього відомо близько 1000 видів, у Чорному морі їх 3.

Це переважно невеликі тварини. Довжина тіла найдрібніших із них ледь досягає 1 см, найбільших — 30—40 см, маса — кількох кілограмів. Спинна поверхня здебільшого забарвлена у вохряно-жовті або коричневі тони з плямами всіх кольорів райдуги.

Форма тіла хітонів найчастіше видовжено-овальна, сплюснена в спинно-черевному напрямі. Тіло складається з голови, тулуба та ноги. Більша частина спинної сторони тіла вкрита черепашкою, яка складається з восьми окремих пластинок, рухомо з'єднаних між собою (рис. 11). По периферії спинної сторони, вільної від черепашки, міститься *крайова зона мантиї*, або *перинотум*.

Передню частину черевної сторони тіла займає голова з ротовим отвором, яка поперечною борозною відокремлена від ноги. Органів чуття, характерних для інших моллюсків, на голові немає. Нога займає більшу частину черевної поверхні і має велику пласку підошву. Голова і нога облямовані широкою м'язистою складкою — мантиєю. Між головою й ногою та мантиєю розташована глибока *мантийна борозна* (мантийна порожнина). Вона оточує не тільки ногу, а й голову моллюска. У мантийній борозні міститься мантийний комплекс органів: зябра (ктенідії), осфрадії, анальний, парні статеві та видільні отвори.

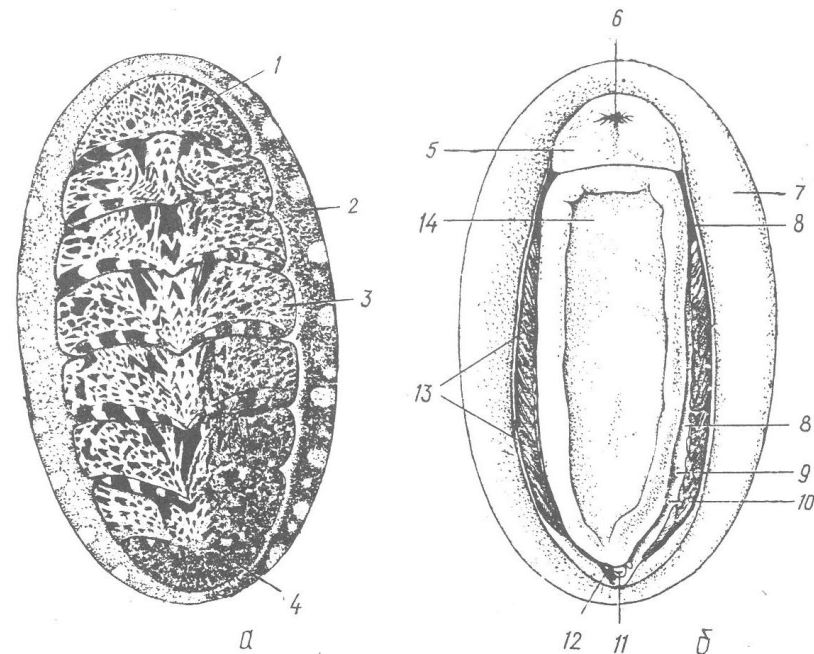


Рис. 11. Зовнішня будова хітона *Tonicella marmorata*:

а, б — вигляд зі спинної та черевної сторін; 1 — I пластинка черепашки; 2 — крайова зона мантиї; 3, 4 — IV та VIII пластинки черепашки; 5 — голова; 6 — рот; 7 — мантия; 8 — мантийна борозна; 9 — 11 — статевий, видільний та анальний отвори відповідно; 12 — осфрадії; 13 — зябра; 14 — нога

Черепашка хітонів, як уже зазначалося, складається з восьми пластинок, розташованих черепицеподібно в один ряд так, що кожна з них своїм заднім краєм прикриває передній край наступної пластинки. Кожна пластинка складається з чотирьох шарів: зовнішнього, дуже тоненького конхіолінового — періостракума; під ним — пігментований шар — *тегментум*; глибше — товстий непігментований — *артикуламентум* і найглибший, внутрішній — перламутровий — *гіпостракум*. Тегментум специфічний для хітонів, він складається переважно з хітиноподібної речовини і є потовщеним продовженням кутикули перинотума, який загортається на краї черепашки. Він утворюється відкладанням кутикулярної речовини на поверхні артикуламентума. Останній складається переважно з вуглекислого кальцію. Тегментум не повністю вкриває артикуламентум. На більшості пластинок нижній шар видається спереду і з боків у вигляді плоских крилоподібних виступів. Передні виступи прикриваються задніми краями попередніх пластинок, а бічні — складками мантийної крайової зони.

На поверхні черепашки містяться численні пори, що продовжуються в розгалужені каналці, які пронизують наскрізь

черепашку, доходячи до спинного епітелію. У цих каналцях містяться характерні лише для хітонів спинні органи чуття — естети (див. далі).

У деяких видів черепашка може редукуватися. Наприклад, у *Scyrtorhax* пластинки її зменшені, віддалені одна від одної, і тварина нагадує черва своїм звуженим і витягнутим у довжину тілом. В інших форм, наприклад криптохітонів (*Scyrtochiton*), мантия повністю обростає черепашку, так що ззовні її не видно.

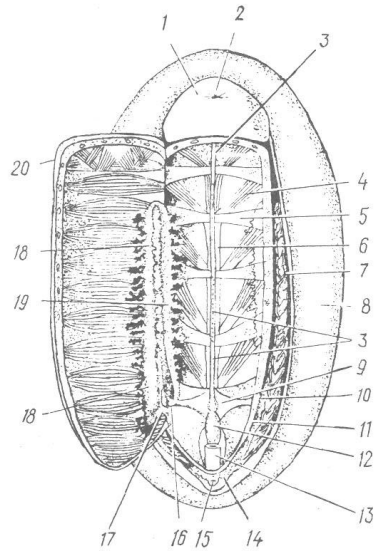


Рис. 12. Будова мускулатури, кровоносної та видільної систем хітона *Tonicella magnoea* (розтин зі спинної сторони; більшість нутрощів видалено):

1 — голова; 2 — рот; 3 — аорта; 4 — косий мускул; 5 — поперечний мускул; 6 — прямий мускул; 7 — зябра; 8 — мантия; 9 — перикардія; 10 — зовнішній статевий отвір; 11 — видільний отвір; 12 — шлуночок; 13 — пряма кишка; 14 — осфрадій; 15 — анус; 16 — внутрішній отвір нирки в перикардії; 17 — сечовід; 18, 19 — зовнішні та внутрішні коліна нирки; 20 — нога

ги, мантийну порожнину, зябра й спинну поверхню тіла під черепашкою вкриває звичайний епітелій з тонкою кутикулою; на зябрових пелюстках епітелій частково війчастий. Серед епітеліальних клітин є й залозисті слизові клітини, особливо багато їх на підшві ноги.

Шкіра крайової зони мантиї — перинотума — має своєрідну будову. Вона вкрита товстим шаром кутикули, яка на спинній стороні містить численні вапнякові шипи та хітинові

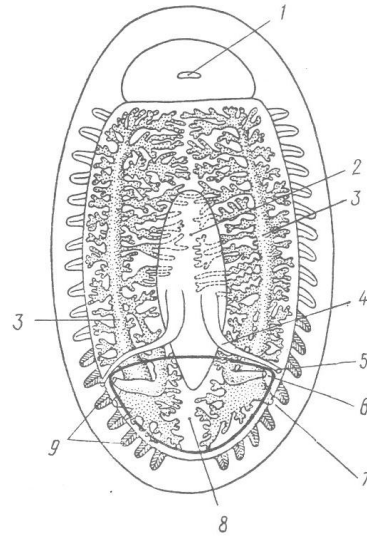


Рис. 13. Схема будови целома та статеві системи *Polyplacophora*:

1 — рот; 2 — гонада; 3 — нирка; 4 — статевий протока; 5 — статевий отвір; 6 — внутрішній отвір нирки в перикардії; 7 — видільний отвір; 8 — перикардія; 9 — зябра

Шкіра хітонів складається з епітелію, вкритого кутикулою, та шару сполучної тканини; її будова в різних ділянках тіла різна. Підшву но-

голки, що утворюються в епітелії, а на черевній — ще й вапнякові пластинки з гострими краями.

Сполучна тканина шкіри має волокнисту будову і пронизана численними м'язовими волокнами.

Крім м'язів шкіри, у хітонів добре розвинена мускулатура пластинок черепашки: це поздовжні, косі й поперечні м'язи, які з'єднують суміжні пластинки. Завдяки роботі м'язів черепашки хітон може при небезпеці згорнутися на черевну сторону, захищаючи м'які частини тіла. Міцна мускулатура ноги наскрізь пронизана м'язовими волокнами, що йдуть у різних напрямках: поздовжніми, поперечними, косими та дорзо-вентральними (рис. 12). Останні дорзальними кінцями прикріплюються до пластинок черепашки і, з обох боків обминаючи внутрішні органи, віялоподібно розходяться по нозі. Нога хітона є органом руху та присмоктування до субстрату. Краї мантиї також у всіх напрямках пронизані м'язовими волокнами, завдяки чому при присмоктуванні тварини до субстрату мантия здатна щільно прилягати до найдрібніших нерівностей. Є ще й спеціалізована мускулатура ротової порожнини, глотки, радули тощо.

Целома хітонів складається з двох незалежних утворень: статевого целома, що міститься посередині тіла і є порожниною гонади, та перикардіального, який розташований ближче до заднього кінця тіла і в якому лежить серце (рис. 13). Кожен із відділів целома має свою пару целомодуктів; целомодукти статевого целома функціонують як статеві протоки, а заднього, перикардіального, — як нирки. Велика порожнина тіла, в якій містяться нутрощі, є первинною порожниною — схізоцелем. Паренхіма розвинена переважно в черевній стінці голови, крайовій зоні мантиї та особливо в нозі.

Травна система починається ротом на нижній стороні голови і складається з ротової порожнини, глотки з придатковими залозами, стравоходу, шлунка з печінкою, середньої та задньої кишок (рис. 14). Глотка має добре розвинені м'язи. Із дна глотки в її порожнину видається поздовжній мускулястий валок — язик. Його поверхня вкрита товстою роговою кутикулою, на якій розташовані поперечні ряди зубців. Це — тертка, або радула. Передній кінець язика з радулою може висуватися з глотки, а задній занурений у довгу *радулярну піхву*, на дні якої є група епітеліальних клітин (*одонтобластів*), що утворюють рогові зубці радули. Радула росте, як ніготь: передні зубці її поступово стираються, а на дні радулярної піхви постійно утворюються нові, що висувуються з піхви на поверхню язика. Зубці радули дуже міцні, до їх складу входить залізо у вигляді магнетиту. Язик із

радулою має добре розвинену мускулатуру; він рухається вперед і назад, як тертка, зішкрябаючи з каміння та скель водорості.

У глотку відкривається пара невеличких слинних та пара великих, так званих *цукрових залоз*, секрет яких сприяє перетворенню крохмалю їжі на цукор. Глотка переходить у вузький

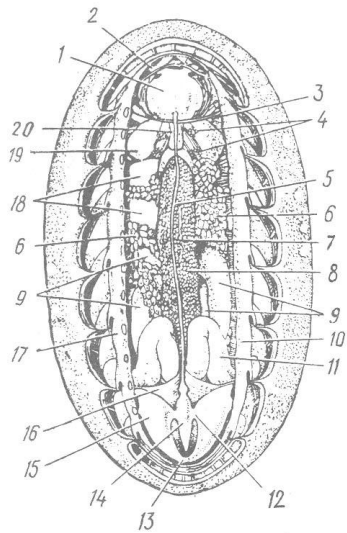


Рис. 14. Внутрішня будова самця *Tonicella patagoica* (розтин зі спинної сторони):

1 — глотка; 2 — слинна залоза; 3 — діафрагма; 4 — м'язи-ретрактори глотки; 5 — аорта; 6 — печінка; 7 — статеві артерії; 8 — яєчник; 9 — кишка; 10 — перерізані сліпі вирости нирки; 11 — яйцепровід; 12 — отвір між передсердям та шлуночком; 13 — канал, що з'єднує два передсердя; 14 — шлуночок; 15 — передсердя; 16 — перикардій; 17 — стінка тіла; 18 — шлунок; 19 — цукрова залоза; 20 — стравохід

Кровоносна система хітонів незамкнена; до її складу входять серце, кровonosні судини, лакуни та синуси (див. рис. 12, 14). Серце міститься на спинній стороні тіла в перикардії; воно складається з одного шлуночка та двох передсердь, що лежать обабіч шлуночка. Шлуночок — видовжений мускулистий мішечок; передсердя також мають м'язові стінки, але тонші, ніж у шлуночка; передсердя сполучаються зі шлуночком отворами з клапанами, які перешкоджають зворотному рухові крові. Позаду шлуночка передсердя сполучаються одне з одним вузьким каналом. Задній кінець шлуночка замкнений сліпо, а передній продовжується в аорту, яка проходить посередині тіла до голови, де широким

стравохід, який продовжується в середню кишку. Передня її частина утворює мішкоподібне розширення — шлунок, у який відкриваються протоки великої дволопатевої печінки. Решта середньої кишки (тонка кишка) дуже довга, вона утворює кілька петель і переходить в ектодермальну задню кишку, яка міститься під перикардієм і закінчується анальним отвором у задній частині мантийної борозни.

Видільна система складається з пари досить великих нирок (целомодуктів), які лежать по боках тіла (див. рис. 12, 13). Кожна нирка має форму U-подібного, дуже розгалуженого каналу, кінці якого спрямовані назад. Один кінець нирки закінчується лійкою, що відкривається в перикардій (цей отвір називається *рено-перикардіальним*); другий — відкривається видільним отвором на дні мантийної борозни попереду ануса.

отвором відкривається в синус голови. Аорта утворює численні розгалуження (артерії), які проникають у товщу статевої залози. Решта кровonosної системи — це вузькі щілини в сполучній тканині — лакуни та великі оформлені порожнини — синуси. Із головного синуса кров надходить до кишечника й печінки, далі потрапляє в систему лакун, які зливаються в три поздовжні синуси ноги (рис. 15). З них

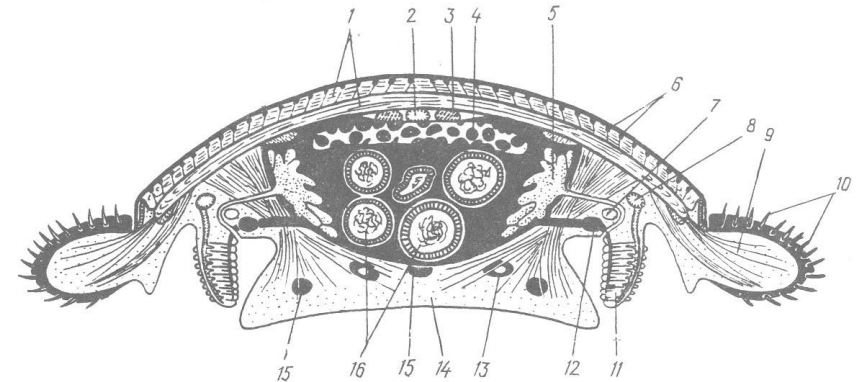


Рис. 15. Схема поперечного зрізу хітона:

1 — черепашка; 2 — аорта; 3 — поздовжній м'яз; 4 — яєчник; 5 — нирка; 6 — естети; 7 — плевровісцеральний стовбур; 8 — приносна зяброва судина; 9 — м'язи перинотума; 10 — кутикулярні шипи; 11 — зябра; 12 — виносна зяброва судина; 13 — педальний стовбур; 14 — нога; 15 — кровonosна лакуна; 16 — кишка

венозна кров прямує до приносних зябрових синусів і, насичена киснем, виносними синусами потрапляє до передсердь, які перекачують її в шлуночок.

Органами дихання в хітонів є ктенідії, які залягають на дні мантийної борозни в один ряд із кожного боку (див. рис. 11). Кількість їх, на відміну від більшості молюсків, коливається від 4 до 80 пар, причому одна пара, яка лежить позаду видільних органів, більша за інші. Кожен ктенідій має двопірчасту будову: він складається із загостреної осі та зябрових пелюсток, які з обох боків відходять від неї. Поверхня пелюсток вкрита війчастим епітелієм, завдяки роботі якого навколо зябри циркулює вода, що сприяє газообміну.

Нервова система хітонів складається з нервового кільця, яке оточує передній відділ кишечника, і пов'язаних із ним двох пар поздовжніх нервових стовбурів — *педальних* та *плевровісцеральних* (рис. 16). Надглоткова частина нервового кільця називається *церебральною дугою* (мозком) і має вигляд товстого тяжа без гангліїв. Підглоткова частина (*субцеребральна комісура*) значно тонша, з нею пов'язані маленькі парні — букальний та субрадулярний — ганглії. Педальні стовбури розташовані в товщі мускулатури ноги, яку вони іннервують; плевровісцеральні залягають у тулубі над мантий-

ною борозною; на задньому кінці тіла над анальним отвором вони зливаються. Педальні стовбури з'єднані між собою і з плевровісцеральними стовбурами численними поперечними комісурами, розташованими без певного порядку. Навкололоткове кільце і пов'язані з ним ганглії іннервують голову, ротову порожнину та кишечник; плевровісцеральні — зябра, мантию, мускулатуру тулуба, нирки й серце; педальні — ногу.

Органи чуття в хітонів розвинені слабо, що пов'язано з їх малорухомим способом життя. У них немає справжніх очей, головних шупалець, органів рівноваги. Розвинені переважно органи дотику та хімічного чуття. До органів хімічного чуття (нюху) слід віднести валок чутливого епітелію, який залягає на дні мантийної борозни біля основи зябер, та невеличкі осфрадії, що містяться обабіч анального отвору (див. рис.11). Останні мають вигляд групи високих пігменто-

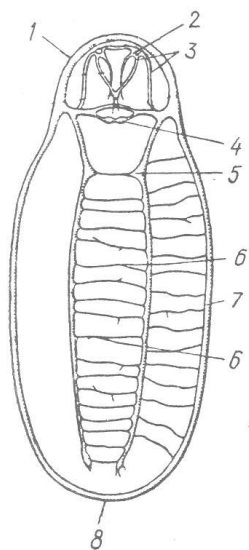


Рис. 16. Центральна нервова система хітона *Acanthochiton discrepans*:

1 — церебральна дуга; 2 — букальний ганглії; 3 — нерви до ротової порожнини та глотки; 4 — субрадулярний ганглії; 5 — педальний стовбур; 6 — педальні комісури; 7 — плевровісцеральний стовбур; 8 — комісура плевровісцеральних стовбурів

ваних чутливих клітин. Органом смаку є так званий *субрадулярний орган* — вгин ротової порожнини, вкритий чутливими клітинами.

Функцію органів дотику виконують так звані *естети*, за допомогою яких тварина здатна сприймати силу течії й тиск води, що омиває її тіло. Естетети розташовані на спинній стороні пластинок черепашки в каналцях тегментума. Є два види естетів: великі — *мегалестети* та численні дрібні — *мікрестети*, які відгалужуються від мегалестета (рис. 17). Навколо одного мегалестета міститься понад 20 мікрестетів. Над кожним із естетів утворюється кутикулярний ковпачок, який прикриває чутливі та залозисті клітини. Внутрішні кінці чутливих клітин продовжуються в нервові волокна, які проходять по каналцях у товщі черепашки і з'єднуються з плевровісцеральними стовбурами.

Хітони — роздільностатеві тварини, але відрізнити самицю від самця за зовнішніми ознаками неможливо. Гонада (яєчник або сім'яник) непарна, міститься посередині тіла над кишечником; від неї відходять парні протоки (яйце- або

сім'япрроводи), які відкриваються парою статевих отворів на дні мантийної борозни. Копулятивних органів немає.

Хітони відкладають яйця просто у воду поодиноці або в драглистих шнурах, а деякі види — у мантийну борозну, яка перетворюється на виводкову камеру.

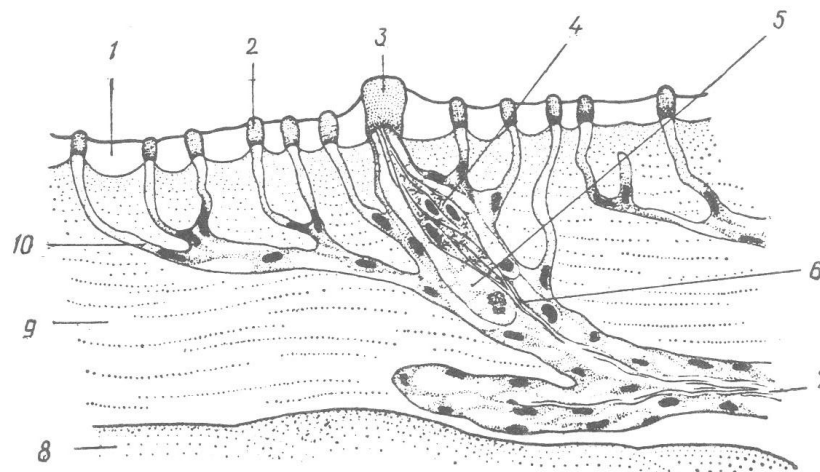


Рис. 17. Фрагмент зрізу через черепашку хітона з естетами:

1 — періостракум; 2 — ковпачок мікрестета; 3 — ковпачок мегалестета; 4 — ниткоподібні клітини мегалестета; 5 — залозиста клітина; 6 — відростки ниткоподібних клітин; 7 — нервові волокна; 8 — артикуламентум; 9 — тегментум; 10 — клітина мікрестета

Дробіння у них спіральне, гастрюляція відбувається шляхом інвагінації. У хітонів закладаються парні мезодермальні смужки, але вони ніколи не сегментуються, і згодом розпадаються на окремі клітини, які розсіюються в первинній порожнині тіла. Обабіч кишки вони утворюють два скупчення, в яких з'являються порожнини; з цих скупчень утворюються перикардій та нирки. Із мезодерми розвиваються також мускулатура та сполучна тканина (паренхіма). Статеві залози відокремлюються пізніше з двох розростань перикардія, які згодом зливаються в непарну гонаду.

З яйця виходить типова трохофора, схожа на трохофору кільчастих червів. Вона має тім'яну пластинку з китицею війок та прототрох (рис. 18). Потім вона набуває деяких ознак панцирних моллюсків: на майбутній спинній стороні з'являються зачатки восьми пластинок черепашки; одна з них розвивається попереду прототроха, а сім — позаду нього. На черевній стороні з'являється зачаток ноги у вигляді вироста, вкритого війками; під прототрохом утворюються одна-дві пари вічок. Личинка недовго плаває в товщі води, рівномірно росте, потім опускається на дно. Личинкові органи (прототрох, вічка тощо) руйнуються; по боках тіла утво-

рюється поздовжня мантийна борозна, в якій закладаються зябра. Тіло поступово набуває характерної для хітонів форми.

Більшість хітонів мешкає на мілководді, а багато видів населяють зону прибою. Вони міцно прикріплюються до каміння або скель, причому нога і нижня сторона мантиї відіграють роль могутнього присоска. Якщо хвиля все-таки зриває молоска, він згортається в кульку, захищаючи таким чином м'яку черевну сторону тіла. У такий спосіб хітони захищаються й від ворогів; відомі лише поодинокі випадки знаходження їх у шлунках риб та морських зірок.

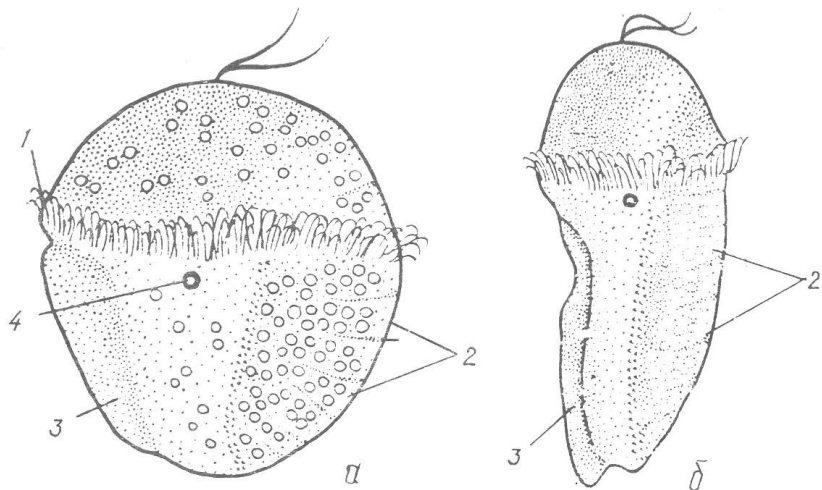


Рис. 18. Розвиток хітона *Ischnochiton magdalenensis*:

a — трохофора на початку метаморфозу; *b* — пізніша стадія; 1 — прототрох; 2 — зачаток пластинок черепашки; 3 — зачаток ноги; 4 — вічко

Деяких хітонів вживають в їжу, наприклад *Chiton tuberculatus*, *Cryptochiton stelleri* та інших; їдять м'язисту ногу та в деяких випадках «ікру» цих молосків.

У північних морях Східної Європи звичайними є мармуровий хітон *Tonicella maritima*, білий хітон *Trachydermon albus* та *Lepidopleurus arcticus*. У далекосхідних морях трапляється великий, до 18 см завдовжки, криптохітон Стеллера, в якого мантия вкриває всю верхню сторону, через що спинних пластинок не видно.

Панцирні не витримують сильного опріснення й тому здебільшого населяють моря з океанічною солоністю. У Чорному морі відомо всього три види: найпоширеніший *Middendorffia sarpaegum*, що мешкає на малих глибинах під прибережним камінням і серед черепашника, а також *Acanthochitona fascicularis* і *Lepidochitona cinerea*, які селяться на верхні підводного каміння й скель.

КЛАС БЕЗПАНЦІРНІ, АБО БОРОЗЕНЧАСТОЧЕРЕВІ (APLACOPHORA, АБО SOLENOGASTRES)

До цього класу належать виключно морські тварини, поширені в усіх морях Земної кулі від Арктики до Антарктиди. Це бентосні тварини, що живуть серед гідродних та коралових поліпів, деякі з них зариваються в мул. Вони трапляються на різних глибинах — від літоралі до найбільших глибин Світового океану (близько 9000 м). Усього відомо близько 150 видів.

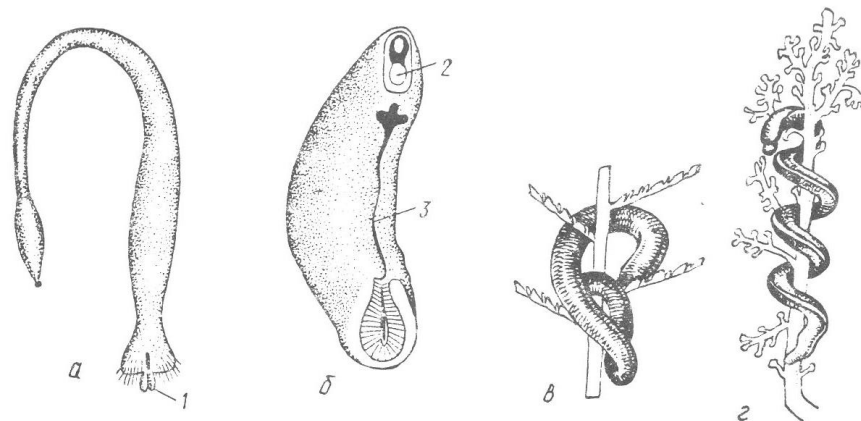


Рис. 19. Безпанцирні:

a — *Chaetoderma nitidulum*; *b* — *Neomenia carinata*; *c, d* — *Rhopalomenia aglaopheniae* та *Myzomenia* sp. відповідно на колоніях гідродних поліпів; 1 — зябра; 2 — рот; 3 — черевна борозенка

За зовнішнім виглядом безпанцирні дуже відрізняються від інших молосків, тому довгий час цих тварин відносили то до червів, то до голкошкірих, і лише на основі дослідження особливостей внутрішньої будови було виявлено їх належність до молосків.

Безпанцирні — це переважно дрібні червоподібні організми, від 0,3 до 3 см завдовжки, найбільші з них досягають 30 см. Їх білатеральносиметричне тіло циліндричне, дуже витягнуте в довжину, без характерного для молосків поділу на голову, тулуб та ногу. У деяких видів тіло сплюснене з боків і на спинній стороні має невеликий кіль (рис. 19). На черевній стороні, на місці ноги в частини безпанцирних (підклас *Solenogastres*) є поздовжня, встелена війчастим епітелієм, борозенка, яка починається на передньому кінці тіла, позаду рота ямкою і тягнеться до заднього кінця (звідси й їхня назва — борозенчасточереві). У борозенці міститься вузький кіль, також вкритий війчастим епітелієм; це видо-



Рис. 20. Вапнякові шипики й луски кутикули безпанцирних

ложки. Звичайно вони спрямовані назад і надають поверхні тіла шовковистого глянце. За будовою шкіра безпанцирних нагадує кільцеву зону мантиї (перинотум) хітонів.

Мускулатура представлена добре розвиненим шкірно-м'язовим мішком, який складається з кільцевих, косих та поздовжніх м'язів, а крім того, є спеціалізовані м'язи глотки та клоаки. Безпанцирні — більш рухливі тварини, ніж хітони, вони повзають серед гілочок колоній кишквопорожнинних, рідше зариваються в мул, спираючись на шипи своєї шкіри.

Целом безпанцирних — єдина порожнина, яка складається з двох частин: передньої — статевої та задньої — перикардальної (рис. 21). У стінках статевої частини целома (парної чи непарної) розвиваються статеві продукти, і вона функціонує як гонада. Задня (непарна) частина целома оточує задню кишку та серце, від целома відходить пара целомодуктів, які не несуть видільної функції, а виконують лише статеву — виводять статеві продукти.

Безпанцирні живляться переважно тваринною їжею: види, що мешкають на колоніях гідроїдних поліпів та восьмипроменевих коралів, об'їдають поліпів та ценосарк; види, що живуть у ґрунті (детритофаги та мікрофаги), їдять форамініфер, радіолярій, дрібних ракоподібних. Їх кишечник короткий, має вигляд прямої трубки зі слабо розвиненою радулою, яка вкриває безпосередньо кутикулу глотки, а не язик, як в інших моллюсків. У деяких видів радула відсутня. Пе-

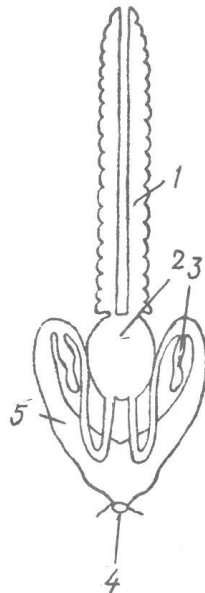


Рис. 21. Схема будови целома *Rhopalomenia acuminata*: 1 — статевий відділ целома; 2 — перикардій; 3 — сім'яприймач; 4 — отвір клоаки; 5 — целомодукт

змінена нога. В інших (підклас *Caudofoveata*) борозенка вкорочена, вона міститься лише на задньому кінці тіла або її зовсім немає.

Зовні тіло цих моллюсків вкрите кутикулою з численними вапняковими шипами та лусочками (рис. 20). Серед них є гострі, як шило чи лезо ножа, або притуплені, у вигляді лопатки чи

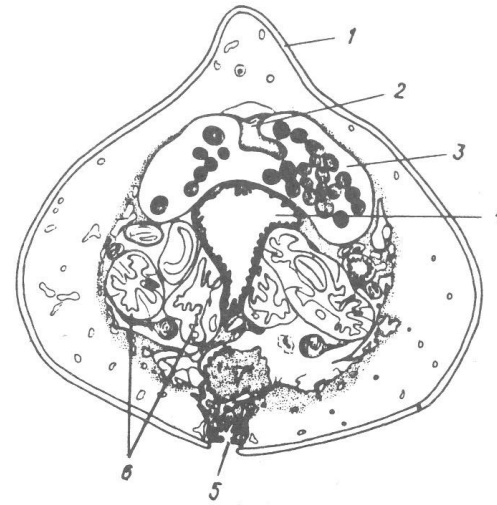


Рис. 22. Поперечний зріз через задню частину тіла *Neomenia*:

1 — кутикула; 2 — серце; 3 — перикардій з яйцеклітинами; 4 — кишка; 5 — черевна борозенка; 6 — петлі яйцепроводу

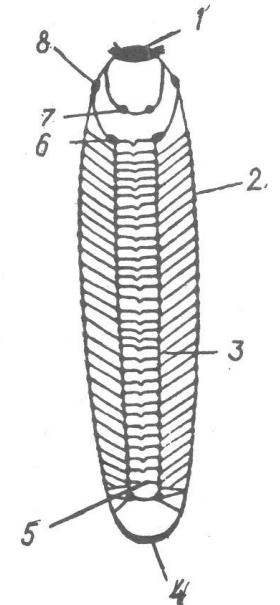
немає, кров тече по синусах та лакунах. Є два поздовжні синуси: спинний та черевний. Із задньої частини спинного синуса утворюється серце (рис. 22); передсердь немає. Через таку недосконалу будову кровоносної системи циркуляція крові дуже слабка.

Дихання в більшості безпанцирних відбувається через покриви тіла, переважно його черевної сторони. У деяких видів у клоаці утворюються складки шкіри, які функціонують як зябра, а в представників родини *Chaetodermatidae* є навіть пара маленьких ктенідіїв.

Нервова система безпанцирних належить до типу будови, подібної до будови хітонів, але на відміну від останніх у соленогастрів добре розвинені церебральні ганглії. Решта центральної нервової системи складається з двох пар нервових

Рис. 23. Центральна нервова система соленогастрів:

1 — церебральний ганглії; 2 — плевровісцеральний стовбур; 3 — педальний стовбур; 4 — задня комісура педальних та плевровісцеральних стовбурів; 5 — педальні комісури; 6 — передній педальний ганглії; 7 — сублінгвальний ганглії; 8 — бічний ганглії



чінка також мало диференційована і здебільшого має вигляд численних бічних, симетрично розташованих кишень — виростів середньої кишки з секреторним епітелієм. Задня кишка відкривається в клоаку, в якій містяться також один або два статевих отвори.

Органів виділення в безпанцирних немає: їх функцію виконує кишечник.

Кровоносна система безпанцирних незамкнена і має дуже просту будову. Справжніх кровоносних судин

стовбурів: педальних та плевровісцеральних, з'єднаних між собою метамерно розташованими комісурами (рис. 23). На стовбурах нервові клітини розташовані не рівномірно, а концентруються в місцях відходження комісур, де утворюють щось подібне до гангліїв, а ділянки стовбурів між ними мають лише поодинокі нервові клітини; проте це ще не повна гангліонізація.

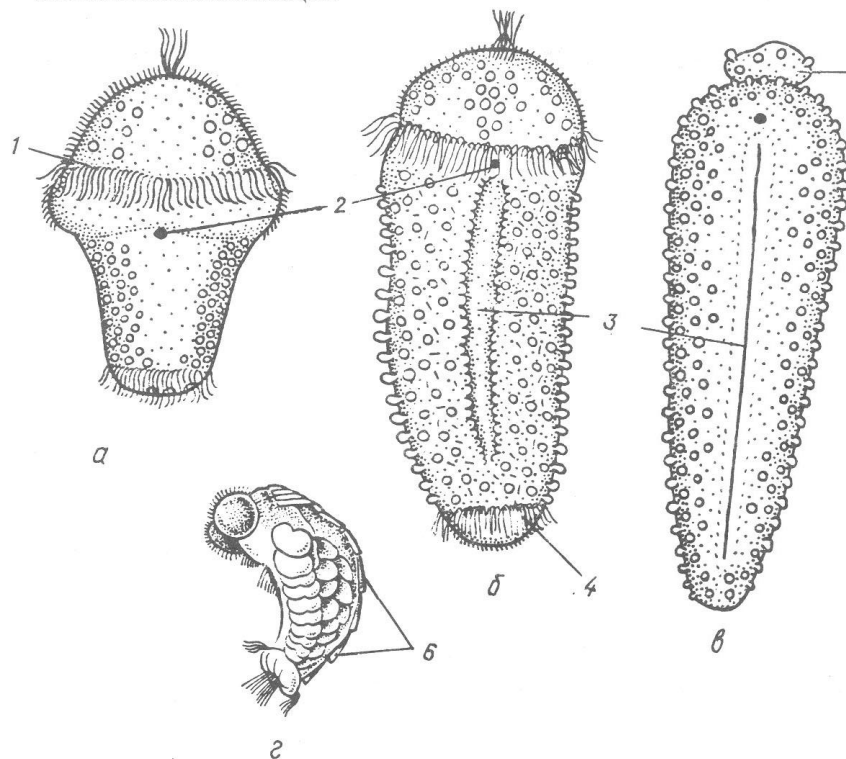


Рис. 24. Метаморфоз безпанцирних:

a, б, в — трохофора та пізні личинкові стадії *Epimenia verrucosa*; г — личинка *Myzomenia*; 1 — прототрох; 2 — рот; 3 — черевна борозенка; 4 — телотрох; 5 — залишки епісфери; 6 — вапнякові щитки

Спеціалізованих органів чуття немає, є розсіяні по всьому тілу чутливі папіли та окремі чутливі клітини в шкірному епітелії. Останнім часом у деяких видів знайдено орган рівноваги — статоцист.

Більшість безпанцирних гермафродити, хоча трапляються й роздільностатеві види, наприклад роду *Chaetoderma*. Гоноди бувають парні або одна непарна; вивідні протоки (яйцеци сім'япроводи) завжди парні, але в деяких видів їхні кінці можуть зливатися; протоки відкриваються в клоаку на задньому кінці тіла. Копулятивних органів немає. Запліднення зовнішнє.

Яйця відкладаються у воду, у деяких форм (рід *Halomenia*) вони виношуються в порожнині клоаки. Дробіння яйця типово спіральне. З яйця виходить личинка трохофора з тім'яною китицею, прототрохом та телотрохом. На черевній стороні личинки утворюється черевна борозенка, в якій згодом виникає вузький кіль (нога). Личинка рівномірно росте, видовжується й поступово набуває червоподібної форми. При цьому в більшості досліджених видів родів *Nematomenia*, *Neomenia* метаморфоз супроводжується відмиранням личинкового шкірного епітелію і формуванням нового. У деяких видів після редукції вийчастого личинкового покриву на спині личинки утворюються сім вапнякових щитків, які черепацеподібно налягають один на одний і дуже схожі на пластинки черепашки хітонів (рис. 24). Пізніше ці щитки відпадають, а замість них утворюються дрібні шипики й лусочки, властиві дорослим тваринам.

Клас *Aplousophora* поділяється на два підкласи: більш багатий на види *Caudofoveata* та власне борозенчасточереві — *Solenogastres*. У *Solenogastres* черевна борозенка добре розвинена, у *Caudofoveata* її або немає, або вона невеличка, міститься на задньому кінці тіла. Є й деякі особливості внутрішньої будови, які відрізняють ці два підкласи.

Безпанцирні — мешканці морів з океанічною солоністю, вони не переносять значного опріснення, тому їх немає в Чорному та Азовському морях.

У північних морях на глибині 30—80 м поширений вид *Chaetoderma autidulum* (див. рис. 19, a) завдовжки до 8 см; більш глибоководні *Proneomenia sluiteri*, яка досягає завдовжки 14 см, та *P. thulensis* завдовжки 2 см, трапляються на глибинах від 100 до 150 м.

КЛАС ДВОСТУЛКОВІ (BIVALVIA)

Двостулкові — виключно водяні тварини, що мешкають у морях, океанах та прісних водоймах. Розміри їх тіла — від кількох міліметрів до 1,5 метра (*Tridacna gigas*). Вони ведуть придонний спосіб життя і трапляються на різних глибинах. Більшість із них — повільно повзаючі форми, деякі нерухомо прикріплюються до субстрату. До цього класу належить близько 20000 видів. У прісних водоймах України їх налічують близько 150 видів, у Чорному та Азовському морях — понад 100 видів.

Двостулкові — це білатеральносиметричні молюски з двостулковою черепашкою, яка вкриває тіло з боків. Тіло їх здебільшого видовжене, більш-менш сплюснене з боків і

складається з тулуба, що заповнює верхню частину черепашки, і ноги, яка міститься на черевній стороні. Характерна особливість двостулкових — редукція голови. На передньому кінці тулуба розташований рот, на задньому — анальний отвір (рис. 25).

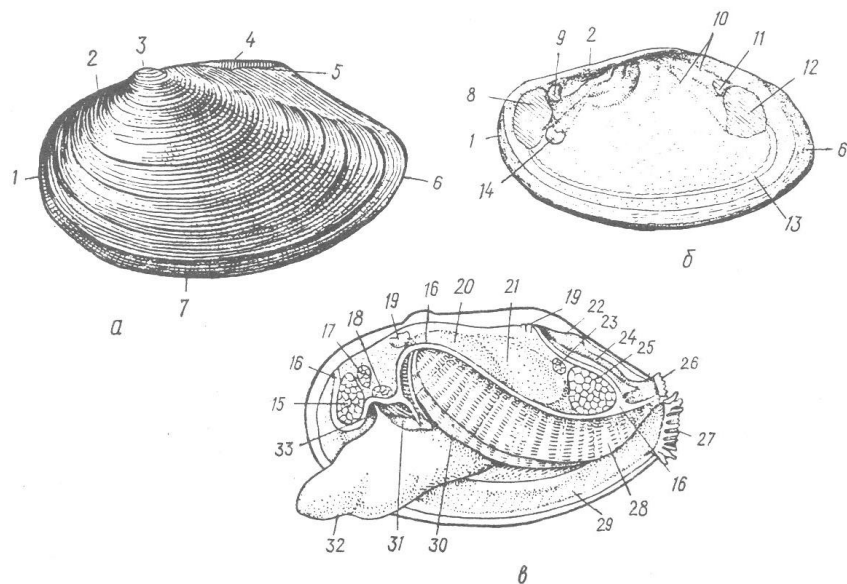


Рис. 25. Зовнішня будова беззубки (*Anodonta cygnea*):

а — зовнішній вигляд черепашки; *б* — внутрішня поверхня правої стулки; *в* — вигляд тіла молюска зліва, черепашку видалено; 1 — передній край черепашки; 2, 5 — спинний (замковий край); 3 — маківка; 4 — зовнішній лігамент; 6 — задній край; 7 — черевний край; 8 — відбиток переднього м'яза-замкача; 9 — відбиток переднього ретрактора ноги; 10 — сліди росту та переміщення м'язів; 11 — відбиток заднього ретрактора ноги; 12 — відбиток заднього м'яза-замкача; 13 — мантийна лінія; 14 — протрактор ноги; 15 — передній м'яз-замкач; 16 — лінія, по якій відрізано лівий мантийний листок; 17 — передній ретрактор ноги; 18 — протрактор м'яз; 19 — леватор (м'яз, що піднімає) ноги; 20 — кеберів орган; 21 — перикардій; 22 — спинний мантийний отвір; 23 — задній ретрактор ноги; 24 — спинний мантийний канал; 25 — задній м'яз-замкач; 26 — вивідний (анальний) сифон; 27 — ввідний (дихальний) сифон; 28 — ліва зовнішня напівязра; 29 — мантия; 30 — ліва внутрішня напівязра; 31 — ротова лопать; 32 — нога; 33 — рот

Ліва і права стулки черепашки рухомо з'єднані на спинній стороні еластичною зв'язкою — *лігаментом*, утвореним органічною речовиною — конхіоліном. Завдяки еластичності лігаменту стулки при розслабленні м'язів-замкачів автоматично відкриваються. Крім того, у більшості двостулкових обидві стулки з'єднані між собою за допомогою *замка*, що складається із зубоподібних відростків внутрішньої поверхні спинного краю однієї стулки, які входять у заглибини протилежної. Деякі види, наприклад прісноводна беззубка (*Anodonta*), не мають замка, і стулки з'єднуються лише за допомогою лігаменту.

Черепашки двостулкових мають різноманітну форму. У більшості обидві стулки однакові, проте є види, в яких вони

різні. В устриці, наприклад, ліва стулка, якою вона прикріплюється до субстрату, значно більша й опукліша — у ній міститься все тіло м'якуна, тоді як права є лише покривкою. У деяких форм, наприклад у тередо деревоточця, або «корабельного черва» (*Teredo*) черепашка редукована: вона прикриває лише 1/20 довжини тіла (див. далі).

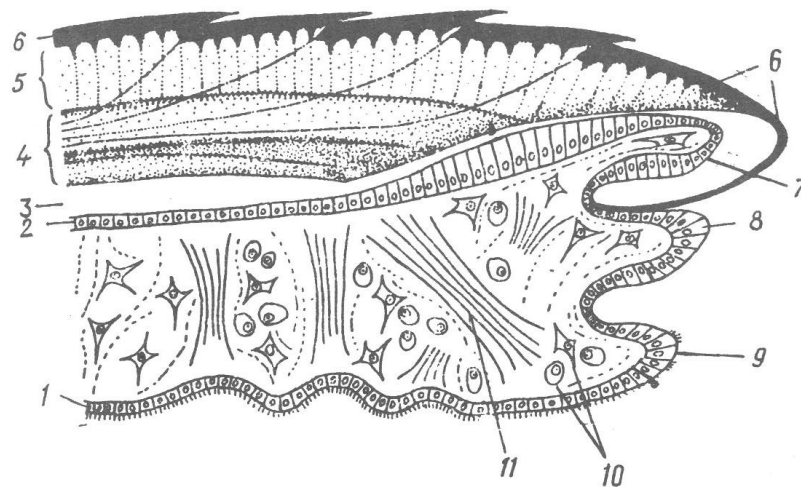


Рис. 26. Схема будови черепашки та мантиї двостулкових молюсків:

1, 2 — внутрішній війчастий та зовнішній епітелій мантиї; 3 — екстрапаліальна порожнина; 4, 5, 6 — перламутровий, призматичний та роговий (періостракум) шари черепашки; 7, 8, 9 — зовнішня, середня та внутрішня лопаті мантиї; 10 — клітини сполучної тканини; 11 — м'язи сполучно-тканинного шару мантиї

Закривається черепашка *м'язами-замкачами*, яких буває два або один (за рахунок злиття двох м'язів або редукції одного з них). Вони мають вигляд товстих мускульних пучків, що йдуть уперек тіла від однієї стулки до іншої (рис. 25, *б*, *в*). У місцях прикріплення м'язів до стулок на них утворюються відбитки, за якими можна зробити висновок про кількість та розташування м'язів-замкачів.

Під черепашкою розташована мантия, яка зв'язується з боків тіла у вигляді двох великих мантийних складок. Між мантиєю та черепашкою є дуже вузька *екстрапаліальна порожнина* (рис. 26), а між мантиєю і тілом залишається досить велика мантийна порожнина, в якій міститься мантийний комплекс органів: нога, зябра, осфрадії, ротові лопаті, ротовий, анальний, парні видільні та статеві отвори. На спинній стороні тіла обидві складки мантиї зростаються. Коротенькими мантийними м'язами вільний край мантиї прикріплюється до нижнього краю стулки черепашки, утворюючи на її внутрішній поверхні більш-менш глибокий слід — ман-

тійну лінію (див. рис. 25, б). Край мантиї, розташований нижче лінії прикріплення мантийних м'язів, потовщений і поділений вздовж на три лопаті — зовнішню, середню та внутрішню.

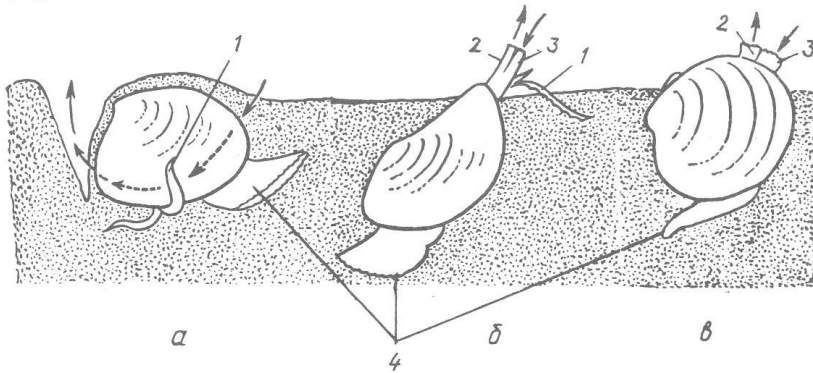


Рис. 27. Двостулкові молюски, які мешкають на поверхні дна та неглибоко закопуються в ґрунт:

а, б — горіховидка-нукула та кустидарія (надряд Protobranchia); в — циприна (надряд Autobranchia); 1 — ротові лопаті та придатки; 2 — вивідний сифон; 3 — ввідний сифон; 4 — нога. Стрілками позначено рух води

Краї мантийних складок у деяких місцях зростаються, залишаючи кілька отворів (2— 4), через які мантийна порожнина сполучається з оточуючим середовищем. Через такі отвори відбувається висування ноги, надходження води та їжі, вихід води, екскрементів, екскретів та статевих продуктів. Ввідний та вивідний отвори розташовані здебільшого на кін-

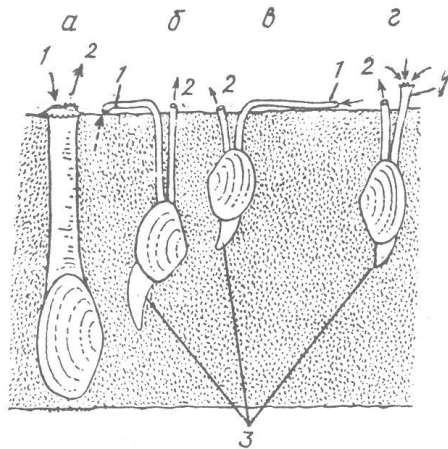


Рис. 28. Двостулкові молюски, які глибоко закопуються в ґрунт:

а — м'я; б — скробікулярія; в — теліна; г — донакс (надряд Autobranchia); 1 — ввідний сифон; 2 — вивідний сифон; 3 — нога. Стрілками позначено рух води

цях сифонів — порожнистих трубчастих виростів мантиї (див. рис. 25, в). Сифони добре розвинені у форм, що зариваються в мул або пісок, у деяких видів їх довжина навіть перевищує довжину тіла (рис. 27, 28). Сифони можуть висуватися назовні і втягуватися всередину черепашки за допомогою особливих м'язів. У прісноводних перлівницевих (родина Unionidae) сифони короткі, а в кулькових (родина Sphaeriidae) їхня довжина може становити 0,3— 0,5 довжини тіла. По краю

мантиї можуть розташовуватись щупальця, очі, залози тощо.

Мантия — це багат шарове утворення (див. рис. 26). Зовні вона вкрита мантийним епітелієм, під яким міститься базальна мембрана, а під нею — потужний шар сполучної тканини (паренхіми), яка пронизана тонкими м'язовими волоконцями. Клітини сполучної тканини лежать пухко, між ними залишаються великі міжклітинні простори, а також лакуни, заповнені гемолімфою. Внутрішня поверхня мантиї вистелена війчастим епітелієм. У сполучній тканині, поблизу від епітеліальних шарів, залягають численні залозисті клітини.

Встановлено, що всі шари черепашки утворюються виділеннями залозистого епітелію зовнішньої лопаті мантиї, причому конхіоліновий шар виділяється її внутрішньою поверхнею, а призматичний — зовнішньою. На решті зовнішньої поверхні всієї мантиї виділяються речовини, що використовуються на побудову перламутрового шару черепашки.

Епітелій мантиї відіграє важливу роль в адсорбції йонів кальцію із зовнішнього середовища шляхом піноцитозу. Крім того, кальцій переноситься до мантиї гемолімфою з органів травлення. Застосуванням міченого Ca^{45} було встановлено, що слиз, який суцільним шаром вкриває зябра, інтенсивно адсорбує кальцій із води. Шматочки слизу, відриваючись від зябер, разом з їжею потрапляють до органів травлення, де кальцій звільнюється і переноситься гемолімфою до мантиї. Секрет залозистого епітелію мантиї виділяється в екстрапаліальну порожнину. Він містить органічні речовини, що входять до складу матрикса (органічної основи) черепашки, а також значну кількість кальцію, який відкладається на цьому матриксі у вигляді CaCO_3 .

Черепашка росте разом з твариною протягом усього її життя, причому вона наростає по вільному краю. Верхівки стулоч є найстарішими частинами черепашки, до яких у процесі росту додаються все нові й нові ділянки. Завдяки цьому можна відрізнити щорічний приріст та визначити вік тварин, якщо умови росту в різні сезони року різні. Узимку вповільнення росту помітне на черепашці у вигляді згущення ліній наростання, по яких і визначають вік тварин.

Із секреторною діяльністю мантийного епітелію деяких двостулкових пов'язане утворення перлин. Формування перлів — це захисна реакція організму на потрапляння в нього стороннього тіла: піщинки, уламку черепашки, частинок органічної речовини, паразита. Клітини мантиї починають огортати чужорідне тіло зовнішнім шаром мантиї з утворенням навколо нього епітеліального, так званого перлинного,

мішечка (рис. 29). Епітелій мішечка продовжує нормально функціонувати, виділяючи всередину спочатку трохи періостракума, потім призматичний шар, і кінець-кінцем — перламутровий шар, тобто в тій самій послідовності, що й при рості черепашки. Так утворюється вільна перлина. Найцінніші перлини здатні утворювати морські перлівниці (*Pinctada margaritifera*) та європейська річкова перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*).

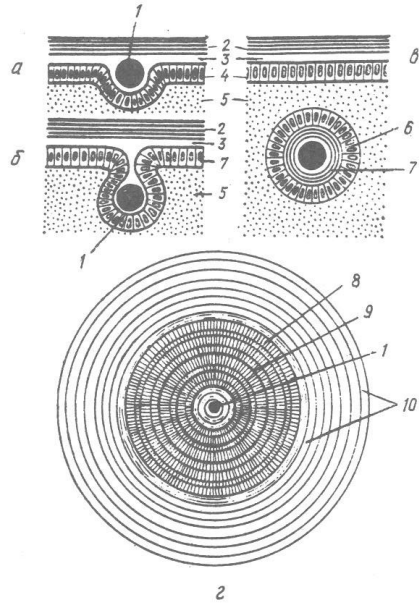


Рис. 29. Схема утворення перлини: а — в — послідовні стадії; г — шліф через перлину; 1 — чужорідне тіло — «ядро» перлини; 2 — перламутровий шар черепашки; 3 — екстрапаліальна порожнина; 4 — зовнішній епітелій мантиї; 5 — сполучна тканина мантиї; 6 — мантийний мішечок; 7 — перлина; 8 — призматичні шари; 9 — шари конхіоліну; 10 — шари перламутру

на міцні нитки — *бісус*, за допомогою якого моллюск прикріплюється до субстрату. Така *бісусна залоза* є, наприклад, у мідії (*Mytilus*), дрейсени (*Dreissena*) тощо.

Покриви двостулкових утворені шкірним епітелієм із великою кількістю слизових клітин та сполучною тканиною з окремими м'язовими волокнами й лакунами, заповненими гемолімфою. Епітелій у більшій частині війчастий (епітелій ноги, внутрішньої стінки мантиї, зябер, ротових лопатей).

Мускулатура двостулкових поділяється на дві групи м'язів: одна — пов'язана з ногою, друга — з мантиєю та черепашкою (рис. 30). Нога має здебільшого дві (у *Nuculidae* — чотири) пари ретракторів, які прикріплюються до черепашки

й при скороченні втягують ногу (див. рис. 25, в). Крім того, у носі є безліч м'язових волокон, які розходяться у різних напрямках і утворюють майже справжній шкірно-м'язовий мішок, що спирається на кров'яний синус усередині ноги. Перед висунанням ноги в її синус нагнітається гемолімфа, яка при втягуванні ноги із синуса перекачується в центральний венозний синус, і об'єм ноги різко скорочується. Про м'язи мантиї та черепашки вже говорилося.

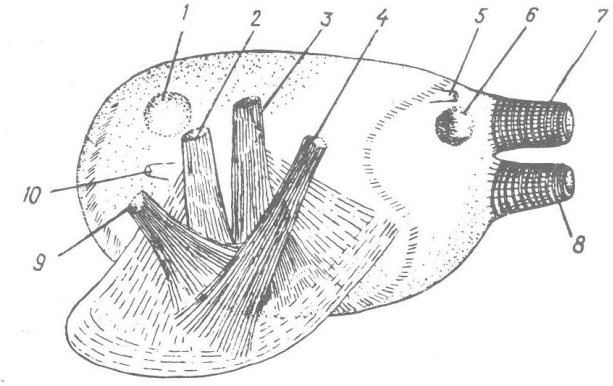


Рис. 30. Мускулатура Bivalvia:

1 — передній м'яз-замікач; 2, 4 — ретрактори ноги; 3 — леватор (підіймач) ноги; 5 — анус; 6 — задній м'яз-замікач; 7, 8 — кільцеві та поздовжні м'язи сифонів; 9 — протрактор ноги; 10 — рот

Вторинна порожнина тіла (целом) у двостулкових складається з дуже невеличкого перикардія та порожнин гонад. Решта проміжків між внутрішніми органами заповнені сполучною тканиною — паренхімою, багатою на лакуни.

Травна система починається на передньому кінці тіла ротовим отвором, оточеним з боків двома парами ротових лопатей (ротові щупальця). З редукцією голови в двостулкових пов'язана відсутність у травному тракті глотки, радули, щелеп і слинних залоз.

Рот веде в короткий стравохід (ектодермальна передня кишка), вистелений миготливим епітелієм. Він відкривається в мішкоподібний шлунок, який належить до ентодермальної середньої кишки. Шлунок оточує парна печінкова залоза, яка складається з безлічі дрібних часток, що відкриваються кількома (їх може бути дві, три або багато) протоками в шлунок (рис. 31, а).

У задню частину шлунка відкривається сліпе мішкоподібне вип'ячування, у порожнині якого утворюється склоподібно-прозора драглиста паличка — *кришталевиий стовпчик* (рис. 32). Це неклітинний гіаліновий стрижень, до складу якого входять мукопротеїни та ферменти, що розщеплюють вуглеводи (амілаза, глікогеназа тощо). Вільний кінець кришталевого стовпчика впирається в так званий *гастричний (шлунковий) щит* — невеличку прозору пластинку ущільненого секрету, яка міститься на передній стінці шлунка.

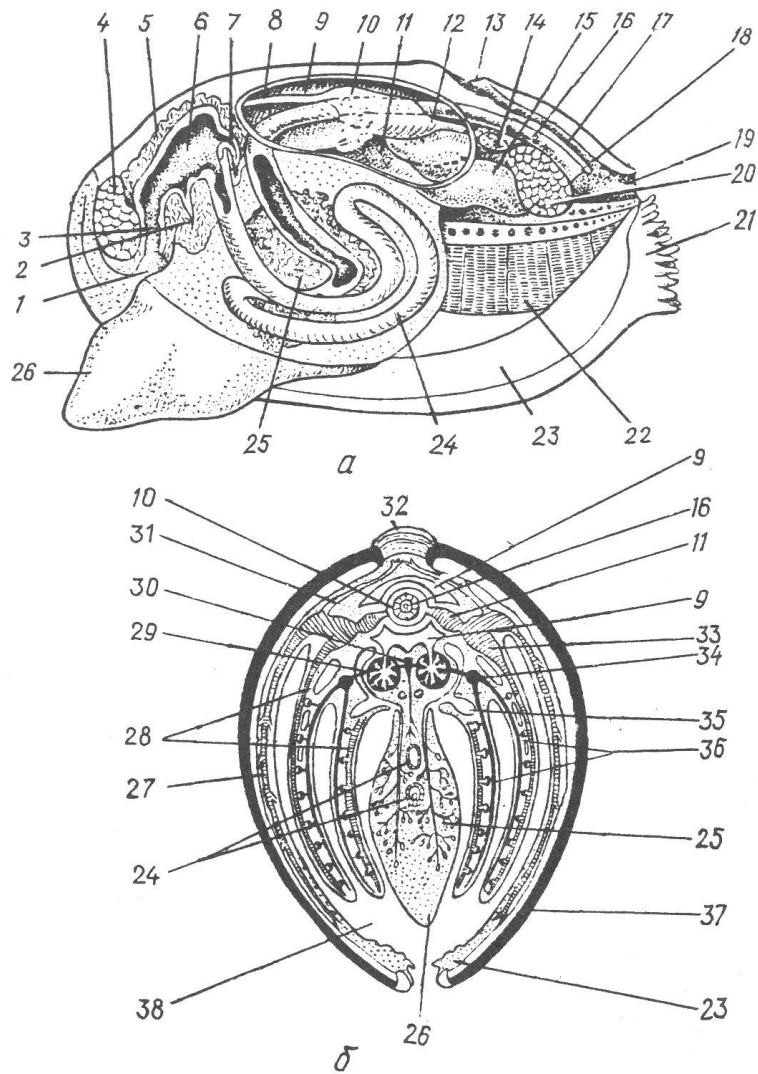


Рис. 31. Схема внутрішньої будови беззубки:

a — поздовжній розріз через тіло, вигляд зліва; *б* — поперечний розріз та схема кровоносної системи; 1 — рот; 2 — мішок кристалевого стовпчика; 3 — стравохід; 4 — передній м'яз-замікач; 5 — печінка; 6 — шлунок; 7 — протока печінки; 8 — передня аорта; 9 — перикардій; 10 — шлуночок серця; 11 — передсердя; 12 — задня аорта; 13 — спинний мантийний отвір; 14 — задній ретрактор ноги; 15 — нирка; 16 — задня кишка; 17 — спинний мантийний канал; 18 — анальний отвір; 19 — вивідний сифон; 20 — задній м'яз-замікач; 21 — ввідний сифон; 22 — напівязбра; 23 — мантийний листок; 24 — середня кишка; 25 — гонада; 26 — нога; 27 — мантийна вена; 28 — виносні зяброві судини; 29 — венозна система нирок; 30 — нутрошева та ножна вени; 31 — судини від кеберового органа; 32 — лігамент; 33 — зяброва вена; 34 — зяброва артерія; 35 — верхня камера мантийної порожнини; 36 — приносні зяброві судини; 37 — стулка черепашки; 38 — нижня камера мантийної порожнини

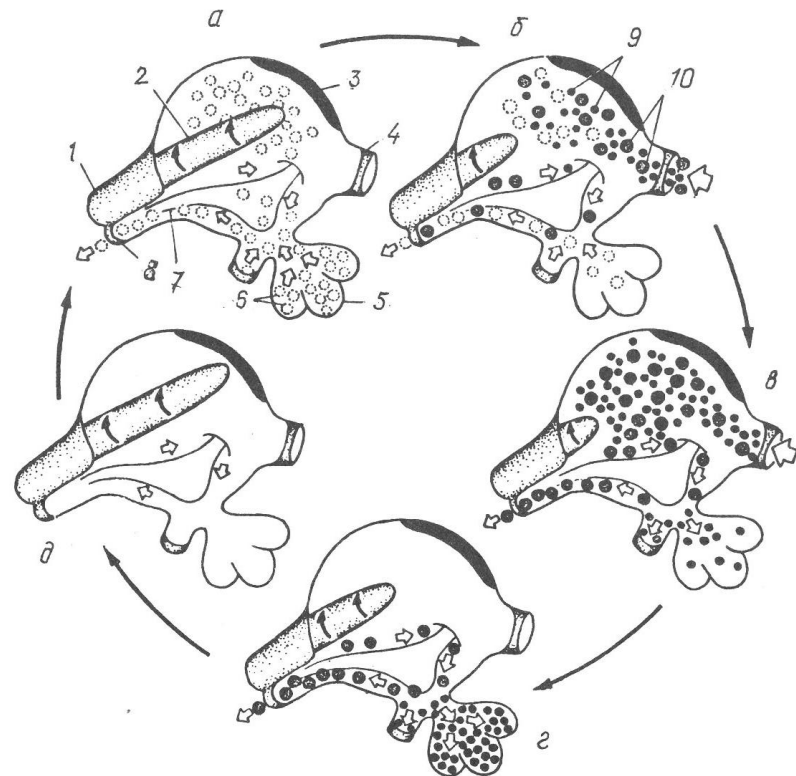


Рис. 32. Цикл травлення в шлунку та травній залозі (печінці) двостулкових молюсків:

a — шлунок перед прийняттям їжі; *б* — надходження їжі до шлунка та початок травлення і сортування; *в* — сортування харчових частинок у шлунку; *г* — внутрішньоклітинне травлення дрібних частинок у печінці та видалення великих частинок у кишку; *д* — шлунок порожній, підготовка до нового циклу; 1 — мішок кристалевого стовпчика; 2 — кристалева стовпчик; 3 — гастричний щит; 4 — стравохід; 5 — печінка; 6 — фрагменти травних клітин з ферментами; 7 — великий тифлозоль; 8 — початок середньої кишки; 9, 10 — дрібні та великі харчові частинки

Більша частина внутрішньої поверхні шлунка має борозенчасті зони, вкриті війками і розділені вузькими провідними жолобками. Це *сортувальні зони*, де відбувається сортування харчових частинок.

Від шлунка відходить середня кишка, стінки якої утворюють дві довгі внутрішні складки — *тифлозолі*; часто тифлозолі вдаються в порожнину шлунка. Стінки середньої кишки також вистелені війчастим епітелієм. Середня кишка спускається від шлунка до основи ноги, утворює в ній кілька петель і прямує до спинної сторони тулуба, де переходить у задню кишку. Задня кишка звичайно пронизує шлуночок серця і закінчується порошицею на дні вивідного сифона (див. рис. 31, *a*).

Живляться двостулкові рослинним детритом та дрібними організмами, що завжди є в мулі, або придонними планк-

тонними організмами, які молюски пасивно відфільтровують із води, що проходить через їх мантійну порожнину. Усе це зліплюється слизом у грудочки і прямує до харчових жолобків на нижніх краях зябер, а по них — до ротових лопатей. Ротові лопаті також вкриті війками і мають борозенки, по яких харчові грудочки просуваються до ротового отвору. Неістинні частинки, так звані псевдофекалії, викидаються назовні.

Лише деякі морські форми є хижакими (переважно з надряду *Septibranchia*). Для молюсків-деревоточців їжею є, крім того, деревина. Отже, більшість двостулкових живиться дисперсними частинками, які збираються поверхнею зябер і ротових лопатей.

Їжа надходить до шлунка із стравоходу у вигляді стрічкоподібного слизового шнура з харчовими частинками. Завдяки биттю війок мішка, в якому міститься кристалевий стовпчик, він обертається навколо своєї осі й працює як коловерт, витягуючи слизовий шнур із стравоходу. Водночас при обертанні стовпчика, який треться об поверхню гастричного щита, утворюється суспензія із частинок їжі та рідини з ферментами, які вивільнюються при розчиненні кінчика кристалевого стовпчика в слабкислому середовищі шлунка. Далі ця суспензія потрапляє до сортувальних зон, де частинки діляться за розміром та вагою. Дрібні, легкі частинки переносяться до печінкових проток і втягуються в них. У печінці вони фагоцитуються і перетравлюються печінковими клітинами. Більші частинки їжі із шлунка прямують в середню кишку і згодом викидаються з екскрементами. Фагоцитоз відбувається також і в кишечнику. В епітелії кишечника є амебоїдні клітини, здатні виповзати в просвіт середньої кишки, поглинати харчові частинки і потім повертатися до стінки кишки. Вуглеводи перетравлюються позаклітинно, у порожнині шлунка за допомогою ферментів кристалевого стовпчика, а білки й жири — переважно внутрішньоклітинно в печінці й середній кишці.

У хижих *Septibranchia* в шлунку немає кристалевого стовпчика та сортувальних зон; їх шлунок має добре розвинені м'язові стінки, а його епітелій вистелений хітиноідною кутикулою. Їжа (переважно дрібні ракоподібні) в такому шлунку розчавлюється й перетирається, а перетравлюється в печінці.

Видільна система *Bivalvia* складається з пари нирок, або *боянусових органів*. Вони лежать під перикардієм і мають вигляд мішкоподібних трубок, кожна з яких одним кінцем відкривається в перикардій, а другим — у мантійну порожнину біля основи ноги (див. рис. 31, *a*). У різних двостулкових форма нирок буває різною: найчастіше нирки складені

вздовж, тому набувають V-подібної форми, у деяких вони S-подібно вигнуті. Отвір нирки в перикардій має клапан — невеличку складку, що перешкоджає зворотній течії рідини. Далі йде лійка — короткий тонкостінний каналець, вистелений миготливим епітелієм. За нею міститься залозистий відділ, внутрішня поверхня якого вистелена залозистим епітелієм і утворює численні складки, які вдаються в порожнину нирки. У них є густа мережа венозних лакун, проходячи якими гемолімфа залишає значну кількість продуктів дисиміляції. Залозистий відділ переходить у тонкостінний каналець, через який екскрети виводяться в мантійну порожнину.

Видільну функцію виконує також так званий *кеберів орган*, що є розростанням передньої стінки перикардія (див. рис. 25, *в*). Залозисті клітини кеберового органа вилучають із гемолімфи, яка омиває перикардій, продукти метаболізму і виділяють їх у порожнину останнього, звідки через нирки виводять їх назовні.

Кровоносна система в двостулкових незамкнена, складається із серця, кровоносних судин та системи лакун і синусів. Серце міститься на спинній стороні тіла і має здебільшого один шлуночок та два бічних передсердя (див. рис. 31). Воно оточене навколосерцевою сумкою — перикардієм, який утворений ціломічним (перитонеальним) епітелієм. Кожне передсердя сполучається із шлуночком отвором, перекритим складчастим клапаном. Завдяки цьому при скороченні передсердь гемолімфа прямує лише від передсердь до шлуночка. Крізь шлуночок серця в більшості двостулкових проходить задня кишка, але порожнини їх не сполучаються. Від шлуночка до переднього і заднього кінців тіла відходять передня та задня аорти, які поділяються на артерії, що галузяться й врешті-решт відкриваються в лакуні.

Циркуляція гемолімфи забезпечується роботою серця й м'язів тіла. Насичена киснем гемолімфа з передсердь надходить у шлуночок серця, звідти виштовхується в судини, далі — в лакуні, де віддає кисень тканинам і насичується вуглекислим газом. З тканин венозна гемолімфа збирається в центральний венозний синус під перикардієм. Потім потрапляє до видільної системи, де звільнюється від продуктів обміну, а звідти переганяється в зябра. Зябровий апарат має складну систему судин і лакун, де гемолімфа збагачується киснем. Із зябер гемолімфа надходить у зяброві вени, які відкриваються в передсердя (див. рис. 31, *б*). Крім того, значна частина гемолімфи насичується киснем у мантії та ротових лопатях, які відіграють неабияку роль у газообміні; з цих органів по мантійних венах гемолімфа надходить також у зяброві вени.

Як уже згадувалось, у більшості двостулкових крізь шлуночок серця проходить задня кишка, проте в деяких форм серце лежить над кишкою або під нею. Це пояснюється тим, що під час ембріонального розвитку парний мезодермальний зачаток, з якого утворюються перикардій, серце й нирки, спочатку міститься обабіч кишки, а потім обидві його половини з'єднуються над і під кишкою, охоплюючи її у вигляді муфти, але в деяких форм таке злиття відбувається тільки над або під кишкою.

Гемолімфа двостулкових містить багато клітин, серед яких найбільше поширені різні типи амебоцитів; у деяких видів є й еритроцити. Гемолімфа може бути безбарвною (наприклад, у Anodonta), або червоною через наявність червоного пігменту гемоглобіну, який міститься в плазмі чи еритроцитах. Гемоглобін виконує функцію запасання кисню, який віддає в періоди, коли в оточуючому середовищі його мало (наприклад, при зариванні молюска в мул).

Гемолімфа двостулкових виконує різноманітні функції. Вона забезпечує сталість іонного складу та осмотичного тиску внутрішнього середовища організму; постачає тканинам кисень і поживні речовини; видаляє продукти обміну та вуглекислий газ. Крім того, амебоцити, зосереджені в лакунах нирок, накопичують у цитоплазмі кристалики екскретів і виносять їх у порожнину нирок. Захисна функція гемолімфи зумовлена тим, що амебоцитам притаманні фагоцитарні властивості. Так, при запальних явищах ці клітини енергійно фагоцитують мертві клітини, бактерій, а при паразитуванні личинок деяких трематод навколо них утворюється капсула з цих клітин. Нарешті, при пораненні клітинні елементи гемолімфи аглютинують, що припиняє кровотечу й призводить до загоєння рани. Гемолімфа двостулкових, як і інших молюсків, виконує ще функцію гідроскелета при рухах ноги. Висування ноги відбувається при розслабленні її м'язів і надходженні до лакун гемолімфи, а втягування — при скороченні мускулатури і відтіканні гемолімфи в черевний венозний синус.

Органами дихання двостулкових є пара зябер, які розташовані в мантийній порожнині обабіч ноги. У примітивних форм (надряд Protobranchia) — це типові двопірчасті ктенідії, які складаються з осі та двох рядів трикутних зябрових пелюсток, що звисають у порожнину мантиї (рис. 33, а). У більшості двостулкових (надряд Autobranchia) у зв'язку з переходом до живлення шляхом фільтрації води, зябра перетворилися на органи фільтрації і набули вигляду великих пластин, що займають більшу частину мантийної порожнини. У більшості Autobranchia, у тому числі й у прісноводних

перлівниць, кожна із зябер складається з двох пластинчастих півзябер: зовнішньої, оберненої до мантиї, і внутрішньої, оберненої до ноги. Півзябра складаються з численних тонких трубочок — зябрових ниток (філаментів), які утворюють низхідне (внутрішнє) та висхідне (зовнішнє) коліна. Філаменти з'єднуються між собою короткими поперечними сполучнотканинними перемичками, а висхідні та низхідні коліна кожного філамента сполучаються численними септами (рис. 33, в). Отже, кожна півзябра є двошаровою пластинкою, продірявленою дрібними порами, які ведуть до системи щілин у внутрішньозябровій порожнині. Проте в деяких молюсків (наприклад, у мідій) сусідні зяброві філаменти з'єдну-

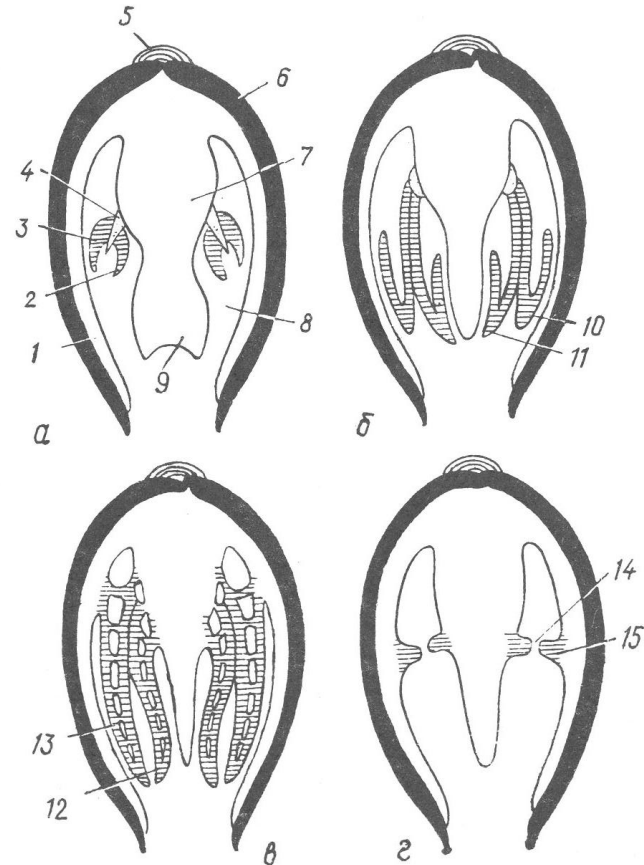


Рис. 33. Будова зябер представників трьох надрядів двостулкових (схематичні поперечні зрізи):

а — Protobranchia; б-в — Autobranchia; г — Septibranchia; 1 — мантия; 2 — внутрішній листок ктенідія; 3 — зовнішній листок ктенідія; 4 — вісь ктенідія; 5 — лігамент; 6 — черепашка; 7 — тулуб; 8 — мантийна порожнина; 9 — нога; 10 — зовнішня зяброва нитка; 11 — внутрішня зяброва нитка; 12 — внутрішня напівзябра; 13 — зовнішня напівзябра; 14 — пора в зябровій септі; 15 — зяброва септа

ються один із одним лише війками, тому зяброві пластинки легко розтріпуються на окремі нитки (рис. 33, б). Зяброві пластинки зверху і зсередини вкриті війчастим епітелієм, між епітеліальними клітинами містяться залозисті клітини, які виділяють слиз. Зябра зміцнюються сітчастим опорним «скелетом» — у кожному філаменті під епітелієм є потовщення сполучної тканини, тобто тонкі хітиноідні палички.

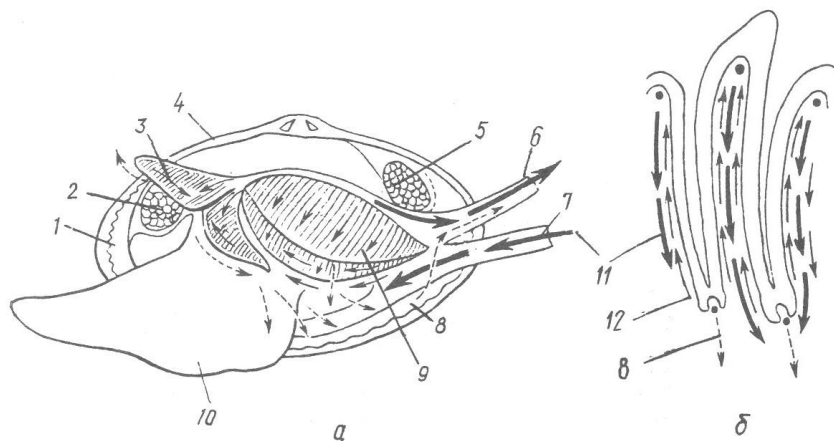


Рис. 34. Фільтрація води справжніми пластинчатозябровими (надряд *Autobranchia*) для дихання та живлення:

a — загальна схема; *b* — струми води на зябрах мідії; 1 — мантия; 2 — передній м'яз-замікач; 3 — ротові лопаті; 4 — черепашка; 5 — задній м'яз-замікач; 6 — вивідний сифон; 7 — ввідний сифон; 8 — шляхи псевдофекалій (неістівних частинок); 9 — зябра; 10 — нога; 11 — напрям основних потоків води, які надходять у мантийну порожнину та виходять з неї; 12 — фільтраційні та сортувальні струми на зябрах та ротових лопатях

Над кожною півзяброю від переднього кінця тіла до заднього тягнуться надзяброві канали, пов'язані з вивідним сифоном.

Узгоджена дія війок миготливого епітелію зябер, ротових лопатей, мантиї й покривів тіла створює різницю гідростатичних тисків у надзябровій та підзябровій порожнинах, а також в останніх та зовнішньому середовищі. Внаслідок цього вода надходить через ввідний сифон або через широкий педальний отвір у мантийну порожнину, омиває зябра, через пори потрапляє до каналів, розташованих всередині зябер; із них, віддавши кисень і збагатившись вуглекислим газом, вода потрапляє в надзяброві канали і звідти викидається назовні через вивідний сифон (рис. 34).

У деяких двостулкових (підклас *Septibranchia*) ктенідії атрофуються, і в мантийній порожнині утворюється мускульна перетинка, яка поділяє її на дві ділянки — нижню та верхню, в якій і здійснюється газообмін (див. рис. 33, з).

Нервова система двостулкових розкидано-вузлового типу, вона складається з трьох пар нервових гангліїв: *головних (цереброплевральних)*, *ножних (педальних)* і *тулубних (вісцеропарієтальних)*, з'єднаних між собою комісурами й конективами.

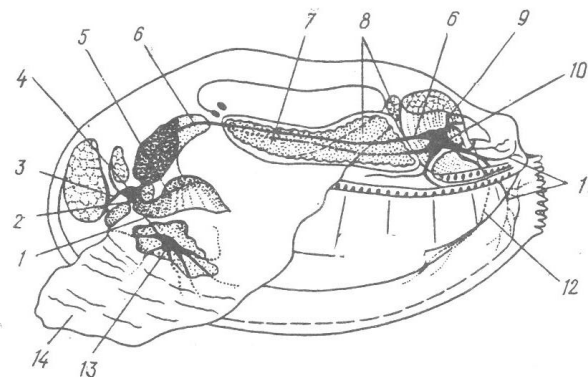


Рис. 35. Нервова система *Anodonta* (вигляд з лівої сторони):

1 — цереброплевропедальна конектива; 2 — церебральна комісура; 3 — нерв переднього м'яз-замікача; 4 — цереброплевральний ганглії; 5 — нерв ротової лопаті; 6 — цереброплевровісцеральна конектива; 7 — нирка; 8 — задній ретрактор ноги; 9 — нерв заднього м'яз-замікача; 10 — вісцеропарієтальний ганглії; 11 — нерви сифонів; 12 — мантийний нерв; 13 — педальний ганглії; 14 — нога

Цереброплевральні ганглії лежать на передньому кінці тіла, здебільшого по боках від ротового отвору, обидва ганглії з'єднуються над стравоходом церебральною комісурою (рис. 35). Від них відходять нерви до ротових лопатей, передніх м'язів-замікачів та передньої частини мантиї. У носі залягає пара педальних гангліїв, які з'єднуються з цереброплевральними за допомогою двох довгих конектив. Ганглії зближені між собою і зв'язані короткою комісурою; педальні ганглії іннервують ногу. Під заднім м'язом-замікачем залягає пара тісно зближених вісцеропарієтальних гангліїв. Вони іннервують задню частину мантиї, задні м'язи-замікачі, зябра, осфрадії та нутрощі. Довгими конективами вони з'єднані з цереброплевральними гангліями, а в деяких видів — і з педальними.

Відсутність голови, спрощення ротового апарату і малорухливий спосіб життя двостулкових зумовили слабкий розвиток у них органів чуття. Органів чуття, пов'язаних в інших молосків з головою (очі, головні щупальця), у них немає.

Проте досить часто буває, що органи зору вторинно виникають або по всьому краю мантиї (гребінець — *Pecten*), або по краю сифонів (серцевидка — *Cardium*), і навіть на зябрах (арка — *Arca*). Такі вторинні очі мають різну будову — від очних ямок до таких відносно складно побудованих очей з кришталиком та сітківкою, як мантийні очі гребінців або тридакн (рис. 36).

Органи дотику представлені чутливими клітинами, розкиданими по всій поверхні тіла — найбільше їх на ротових лопатях, нозі, краях сифонів та мантиї.

Органи хімічного чуття — осфрадії та пов'язані з ними чутливі валки — є утвореннями, вкритими чутливими нервовими клітинами. Їх функція — контроль якості води, яка надходить до

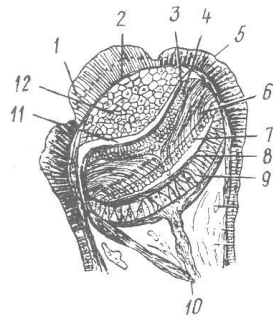


Рис. 36. Розріз мантийного ока *Pecten islandicus*:

1 — рогівка; 2 — сполучнотканинний шар; 3 — очна сетка; 4 — дистальний шар сітківки; 5 — зовнішній епітелій ока; 6 — зорові клітини; 7 — шар світлочутливих паличок; 8 — тапетум; 9 — пігментний шар; 10 — оптичний нерв; 11 — лакунарний простір; 12 — кришталик

мантийної порожнини. Вони є в різних місцях — на нозі, складках мантиї, біля зябер, сифонів.

Органи рівноваги — статоцисти — у більшості двостулкових містяться в нозі, іноді — на спинній стороні тіла. Здебільшого їх два. Це пухирці, стінки яких складаються з чутливого епітелію, а всередині, у рідині, що їх заповнює, міститься один масивний статоліт або численні дрібні піщинки — статоконії.

Переважає більшість двостулкових роздільностатеві, лише деякі групи — гермафродити, наприклад прісноводні кулькові (родина *Sphaeriidae*). Деяким двостулковим властива зміна статі протягом життя (морські перлові скойки). Гонadi парні й містяться в основі ноги. Вони мають вигляд гроноподібних, розгалужених органів; порожнина їх є ціломічним утворенням. При сильному розвитку гонadi її вирости можуть заходити в тканини ноги (наприклад, у беззубки, див. рис. 31), або мантиї (у мідії). У більшості двостулкових від гонад відходять коротенькі статеві протоки, що відкриваються в мантийну порожнину статевими отворами, які лежать поблизу від отворів нирок. Лише в деяких форм (надряд *Protobranchia*, а також роди *Pecten*, *Ostrea*) гонadi не мають власних проток і відкриваються у нирки. Копулятивних органів немає, запліднення яєць переважно зовнішнє.

Більшість двостулкових відкладає яйця у воду, де й здійснюється запліднення. Проте багато прісноводних форм (родина *Unionidae*) відкладають яйця в зябра, де відбувається запліднення й розвиток до виходу личинки. У деяких видів проявляється турбота про нащадків. Самці *Cardium elegantulum* відкладають яйця в дві виводкові сумки, утворені на стінках мантиї (рис. 37, а); тут проходить розвиток зародка, без планктонної личинки. У дельфінозубої горіховидки (*Nucula delphinodonta*) яйця розвиваються в зовнішній шкірястій

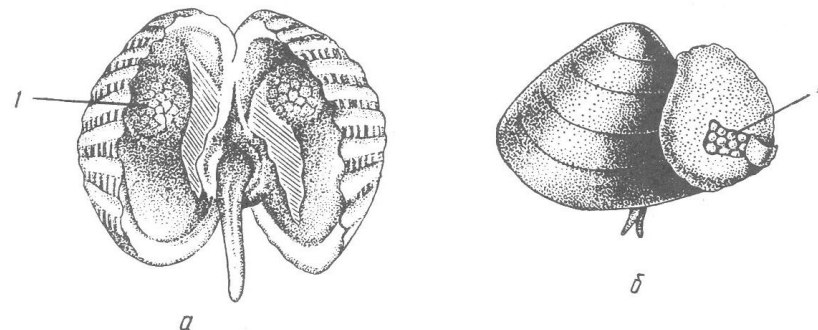


Рис. 37. Виводкові сумки двостулкових:

а — розкрита черепашка *Cardium elegantulum* з двома виводковими сумками, заповненими зародками; б — *Nucula delphinodonta* із зовнішньою виводковою сумкою; 1 — зародки

сумці, яка прикріплена до черепашки і сполучається з мантийною порожниною (рис. 37, б). Деякі двостулкові є живородними (наприклад, прісноводні *Sphaeriidae* та *Pisidiidae*).

У результаті спірального дробіння яйцеклітини утворюється личинка трохофорного типу (рис. 38, а). У багатьох видів трохофора має зачаток ноги й первинну черепашку, яка спочатку закладається у вигляді однієї пластинки на спинній стороні. Згодом трохофора перетворюється на *велігера* — личинку, яка має вкритий війками диск — *парус* (*велум*), двостулкову черепашку, зачатки внутрішніх органів (рис. 38, б). За допомогою цих личинок, що ведуть планктонний спосіб життя і переносяться течіями, малорухливі молюски розселяються. У прісноводних уніонід з яєць, відкладених у зяброві порожнини самиць, виходять своєрідні личинки — *глохидії* (рис. 39), які деякий час паразитують на риби (див. с. 56).

Двостулкові молюски відіграють важливу роль у морських та прісноводних біоценозах. Як дорослі м'якуни, так і їхні личинки є важливими ланками в ланцюгах живлення. Дорослих двостулкових споживають морські зірки, хижі червононогі та головоногі молюски, риби, птахи, ссавці. Личинками двостулкових живляться всі планктонні фільтруючі орга-

нізми. Двостулкові є найефективнішими фільтраторами, які очищають воду.

Практичне значення двостулкових зумовлене тим, що багато їх видів людина здавна споживає як висококалорійну та смачну їжу (устриці, мідії, морські гребінці тощо); крім

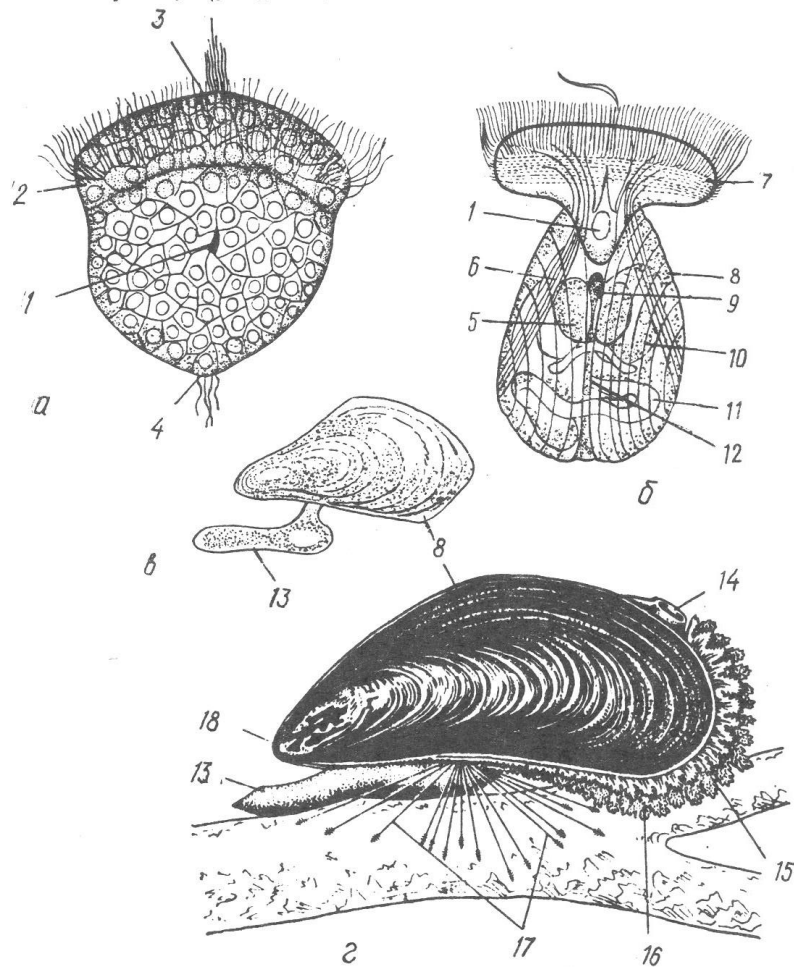


Рис. 38. Метаморфоз мідії:

а — трохофора; б — велігер; в — повзача личинка; г — доросла мідія; 1 — рот; 2 — прототрох; 3 — тім'яна пластинка; 4 — телотрох; 5 — педальний ганглій; 6 — ретрактор прототроха; 7 — парус; 8 — черепашка; 9 — вхід до мантийної порожнини; 10 — печінка; 11 — кишечник; 12 — анальний отвір; 13 — нога; 14 — вивідний сифон; 15 — ввідний сифон; 16 — фестончастий край мантиї; 17 — нитки бісусу; 18 — передній кінець черепашки

того, черепашки деяких молюсків використовують для виготовлення прикрас і гудзиків, для інкрустаційних робіт. Перлові скойки дають цінні перла. Проте деякі види молюсків приносять шкоду людині, наприклад дрейсена, якою обростають днища суден і тим уповільнюється їх хід; вона оселя-

ється в турбінних решітках електростанцій, у трубах водопроводів тощо, перешкоджаючи їх роботі.

В основі системи класу Двостулкові лежить будова черепашки, особливо її замка, та зябер. Останнім часом до діагностичних ознак відносять і деякі риси внутрішньої будови, зокрема будову шлунка. Клас Bivalvia поділяється на три надряди — Первиннозяброві (Protobranchia), Пластинчастозяброві (Autobranchia) та Перетинчастозяброві (Septibranchia):

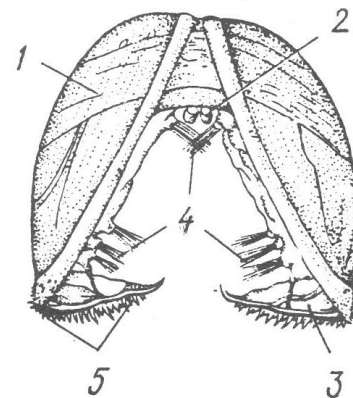


Рис. 39. Глохідій Anodonta: 1 — черепашка; 2 — личинкова бісусна залоза; 3 — крайовий зубець; 4 — пучки чутливих щетинок; 5 — зубчики на крайовому зубці

Клас	Надряд	Ряд
Bivalvia	Protobranchia	Solemyida
		Nuculida
	Autobranchia	Unionida
		Mytilida
		Pectinida
		Lucinida
		Venerida
	Septibranchia	Cuspidariida

НАДРЯД ПЕРВИННОЗЯБРОВІ (PROTOBRANCHIA)

Первиннозяброві — виключно морські форми, поширені по всьому Світовому океану. У закритих морях із низькою солоністю, наприклад в Азовському, Аральському, Каспійському, їх немає. Вони живуть практично на всіх глибинах — від літоралі до глибоководних западин (глибше 8 км), причому на великих глибинах це одна з основних груп молюсків.

Цей надряд об'єднує молюсків, які мають примітивні риси будови. Замок черепашки складається з однакових загострених зубів, розташованих перпендикулярно замковому краю, у деяких видів зуби редуковані; зябра мають вигляд двопірчастих ктенідіїв. Шлунок первиннозябрових має від-

носно просту будову з однією—трьома протоками печінки; тифлозоли кишки не вдаються в його порожнину (див. с. 43). Нога з широкою плоскою повзальною підошвою. При втягуванні в черепашку підошва згортається вздовж по середній лінії. Нирки та статеві залози відкриваються в мантийну порожнину єдиною порою. Ротові лопаті здебільшого добре розвинені й складаються з пари листочків та довгого щупальцеподібного придатка, за допомогою якого моллюск збирає детрит. Ці моллюски ніколи не утворюють бісус і не прикріплюються до субстрату. За способом живлення вони — збирачі детриту.

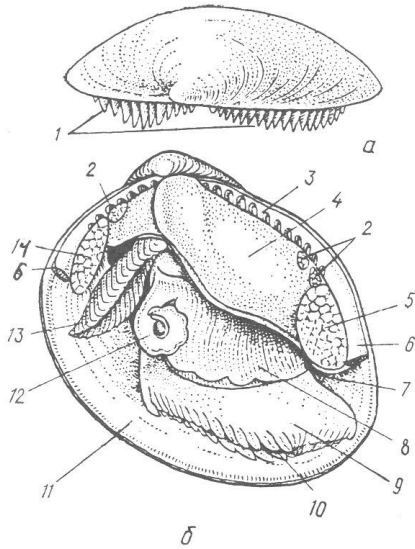


Рис. 40. Надряд Protobranchia: будова тонкої горіховидки (*Leionucula tenuis*):

a — права стулка зі спинної сторони; *b* — вигляд тіла збоку, праву стулку та листок мантиї видалено; 1 — гребінчасті замкові зуби; 2 — м'язи ноги; 3 — вирости краю мантиї між зубами; 4 — внутрішній мішок; 5 — передній м'яз-замикач; 6 — ділянка правого листка мантиї; 7 — рот; 8 — ротова лопать; 9 — нога; 10 — підошва ноги; 11 — лівий листок мантиї; 12 — придаток ротової лопаті; 13 — правий ктенідій; 14 — задній м'яз-замикач

гребінки. У прибережній смузі північних морів Європи мешкає тонка горіховидка (*Leionucula tenuis*, рис. 40).

У північних морях поширені також представники родини Nuculanidae, серед яких численними є види родів *Yoldia*, *Portlandia*, *Nuculana*; останні утворюють щільні поселення і тому відіграють неабияку роль у бентосних біоценозах.

Значно менший ряд *Solemyida* включає види, що живуть у товщі мулу без зв'язку з відкритою водою — дуже рідкісний випадок серед моллюсків. Наприклад, *Solemya borealis*, довжина черепашки якої досягає 5 см, має великі зябра і редукований кишечник; цих моллюсків ще недостатньо вивчено.

НАДРЯД ПЛАСТИНЧАСТОЗЯБРОВІ (АУТОВРАНЧІА)

До цього надряду належить більшість двостулкових. Вони заселяють усі моря та океани, а також прісні водойми, тряпляються на різних глибинах: від урізу води до найглибших западин.

Для *Autobranchia* характерні черепашки із замком, зуби якого розташовані по радіусах від верхівки, і лише вторинно вони можуть займати інше положення або зовсім зникати. Зябра в них збільшені, з дуже витягнутими листками (*філаментами*); кожен із філаментів напрямлений від нерухомої осі ктенідія вентрально (низхідне коліно), потім після перегину — дорзально (висхідне коліно, див. рис. 33). У порожнину шлунка з кишки вдається великий тифлозоль. Печінка відкривається в шлунок численними отворами. Нога клиноподібна, позбавлена плоскої підошви, у молодих особин завжди з бісусом, іноді редукується.

На відміну від первиннозябрових, які збирають харчові частинки придатками ротових лопатей з поверхні ґрунту, основна маса пластинчатозябрових живиться шляхом фільтрації води та відціджування з неї харчових частинок. Їхні зябра перетворені на фільтр-сито з війчастим водорухоючим епітелієм.

Ця група двостулкових надзвичайно різноманітна за розмірами, формою черепашки, способом життя; серед них є й повзаючі, й плаваючі, й стрибаючі, й прикріплені форми.

До надряду *Autobranchia* відносять сім—дев'ять (за даними різних авторів) рядів та більше 120 родин. Наведемо найважливіші з них.

Ряд Уніоніди (*Unionida*). До цього ряду належать великі прісноводні моллюски. Для них характерні більш-менш добре виражений перламутровий шар черепашки, наявність розвиненої сокироподібної ноги та зовнішнього лігамента черепашки. Краї мантиї не зрощені, сифони дуже короткі. Замкові зуби здебільшого поділяються на дві групи: горбкоподібні центральні, які розташовані біля маківки черепашки, та пластинчасті бічні, витягнуті вздовж задньоспинного краю черепашки. Іноді замкових зубів немає, наприклад у беззубки (*Anodonta*).

Яйця уніоніди виношують усередині зябрових порожнин материнських особин. Ці порожнини відіграють роль інкубатора, де з яєць виходять личинки — глохидії (див. рис. 39). Глохидій має двостулкову черепашку з одним м'язом-замикачем. На черевному краю кожної стулки є гострий зубець, у середній частині тіла міститься личинкова бісусна залоза. Моллюск виштовхує глохидіїв через вивідний сифон у воду,

коли повз нього пропливає риба. Личинка прикріплюється до зябер чи плавців риби за допомогою клейкої нитки бісуса та краєвих зубців черепашки. Занурюючись потім у тканини риби, глохідій оточується цистою і веде деякий час паразитичний спосіб життя; через один-два місяці сформований моллюск залишає рибу й переходить до самостійного життя. За допомогою риб уніоніди розселюються, проникаючи у верхів'я річок.

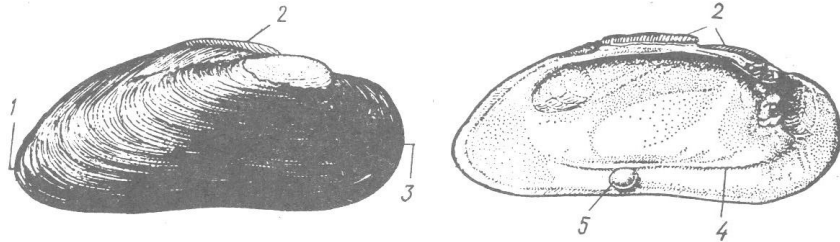


Рис. 41. Ряд Unionida: європейська річкова перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*) з перлиною:

1 — задній кінець черепашки; 2 — зовнішній лігамент; 3 — передній кінець черепашки; 4 — мантійна лінія; 5 — перлина

Серед уніонід широко відома родина Прісноводних перлових скойок (*Margaritiferidae*), поширена в Євразії та Північній Америці. Саме ці моллюски здатні утворювати перлини, які здавна цінували як прикраси. На півночі Європи відома європейська річкова, або перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*), з довжиною черепашки до 12 см (рис. 41). Оскільки ці моллюски живуть лише в дуже чистих річках із швидкою течією, то через забруднення європейських річок стічними водами вони майже зникли. У річках України перлових скойок немає, в Росії вони залишились тільки в річках Кольського півострова, проте популяції їх дуже нечисленні.

У річках України найпоширенішими є представники родини перлівницевих (*Unionidae*), яка представлена видами родів беззубок (*Anodonta*, див. рис. 25), перлівниць (*Unio*) та красіан (*Crassiana*). Черепашки беззубки переважно тонкостінні, з тонким перламутровим шаром. В Україні найпоширеніший вид — беззубка лебедина (*A. cygnea*), завдовжки до 20 см, яка трапляється переважно в річках із повільною течією та замуленим піщаним дном. Перлівниці мають товсту черепашку з добре розвиненим перламутровим шаром. Особливо товстостінна черепашка в товстої скойки (*Crassiana crassa*), саме її черепашки використовують для виготовлення перламутрових прикрас та гудзиків.

Ряд Мітиліди (*Mytilida*). Це виключно морські двостулкові, переважно прикріплені бісусом до субстрату. У біль-

шості з них спостерігається редуція і навіть втрата одного із м'язів-замикачів.

До цього ряду належать важливі промислові моллюски: істівні устриці та мідії (підряд *Mytilenina*), а також Справжні перлові скойки (підряд *Pteriina*), які утворюють цінні перли.

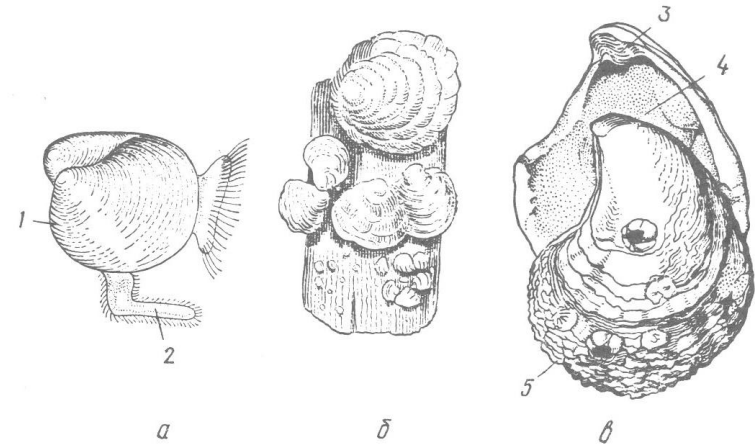


Рис. 42. Ряд Mytilida: чорноморська устриця (*Ostrea taurica*):

а — повзюча личинка; б — молоді устриці, що приросли стулками до субстрату; в — черепашка дорослого моллюска; 1 — черепашка; 2 — нога; 3 — лігамент; 4 — нижня (ліва) стулка, що приростає до субстрату; 5 — верхня (права) стулка з морськими жолудями на поверхні

Устриці (родини *Ostreidae* та *Crassostreidae*) мають нерівну, ребристу черепашку з неоднаковими стулками: ліва (нижня) стулка опукліша, глибша, з більш виступаючою маківкою. Моллюск цементується лівою стулкою до субстрату, набуваючи його рельєфу і повторюючи його нерівності. М'яз-замикач один, займає середину стулки. Мантія відкрита, не утворює сифонів; вода входить через передній край черепашки та виходить через черевний та задній краї. У дорослих форм ноги немає, хоча в молоді вона є (рис. 42). Довжина черепашки 8—12 см, але велетенська устриця (*Crassostrea gigas*) може досягати 38 см.

Відомо близько 50 видів устриць, які майже всі тепловодні. Живуть вони переважно на кам'янистих ґрунтах на глибинах від 1 до 50—70 м як поодиночки, так і великими скупченнями, утворюючи берегові поселення та банки, де щільність їх така висока, що окремі особини зростаються разом, утворюючи великі зрощення.

Устриць вважають смачним делікатесним продуктом, їх здавна виловлювали у великих кількостях. Один із основних промислових видів — *Ostrea edulis* — мешкає біля берегів Європи, у тому числі в Середземному та Чорному морях.

Деякі вчені вважають, що чорноморська устриця — це окремий вид *O. taugisa*.

З давніх часів людина використовувала в їжу також мідії (родина *Mytilidae*). Вони мають гладеньку черепашку, маківка якої дуже зсунута до звуженого переднього краю, і добре розвинену бісусну залозу. Задній м'яз-замикач значно більший, ніж передній. Довжина черепашки може досягати 10 см. Вони населяють літораль і глибини до 80 м, утворюючи щільні поселення.

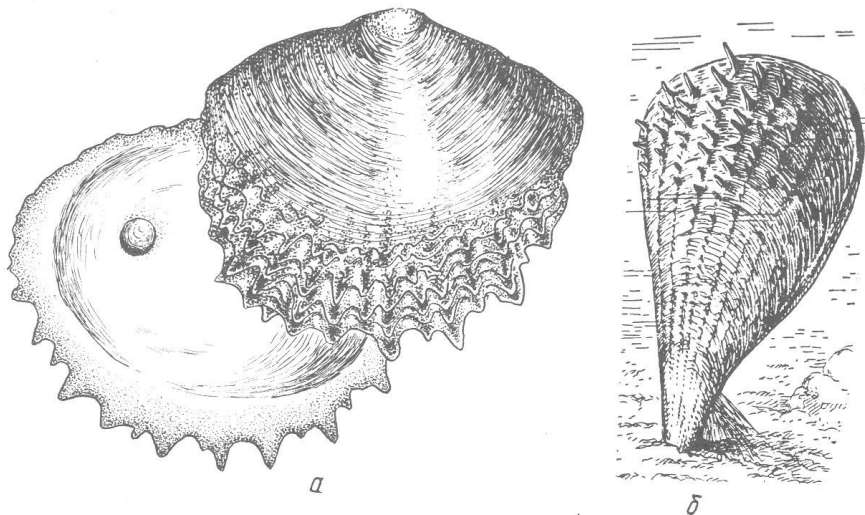


Рис. 43. Ряд *Mytilida*:

a — перлова скойка *Pinctada margaritifera*; *б* — *Pinna* sp.

Найбільш відомим та поширеним видом є їстівна мідія (*Mytilus edulis*, див. рис. 38), яка мешкає вздовж Атлантичного узбережжя Європи, біля берегів Ісландії, південної частини Гренландії, берегів Північної Америки, у Баренцевому, Білому, Балтійському, а також далекосхідних морях. У Чорному морі мешкає близький вид — чорноморська мідія (*M. galloprovincialis*).

Представники підряду *Pteriina* мають лише один м'яз-замикач, ногу із добре розвиненою бісусною залозою і могутній перламутровий шар. Ці молюски здатні утворювати досить великі перли. Найкращі та найцінніші перли продукують види роду *Pinctada* та *Pteria*. Саме їх називають справжніми перловими скойками. У них велика черепашка здебільшого округлої форми, з прямим замковим краєм, витягнутим ззаду у вухоподібний виріст.

Найбільша з перлових скойок — *Pinctada margaritifera* (рис. 43, *a*) — досягає 30 см в діаметрі черепашки та маси 10 кг, хоча такі великі екземпляри трапляються рідко. Цей

вид живе в Тихому та Індійському океанах, утворює щільні поселення — банки.

Основні промисли морських перлів зосереджені в Перській затоці, біля острова Шри-Ланка, у Червоному морі, біля берегів Австралії, Японії, уздовж узбережжя Венесуели, Панами, Мексики та в деяких інших місцях.

Близькою до перлових скойок є родина пін (*Pinnidae*), які мають велику, до 30 см, клиноподібної форми черепашку без замкових зубів, із радіальними ребрами та зігнутими лусками (рис. 43, *б*). Піни мешкають на невеликих глибинах у Середземному морі, Атлантичному та Індійському океанах, вони закопуються в ґрунт звуженим переднім кінцем і закріплюються бісусом, а заднім піднімаються над поверхнею дна.

Ряд Пектиніди (*Pectinida*). З цього ряду найбільш відомими є морські гребінці (родина *Pectinidae* та *Propeamussidae*), поширені майже в усіх морях та океанах на різних глибинах, включаючи найглибші западини. Особливо численні й різноманітні вони на прибережних мілководдях субтропічної та помірної зон Світового океану.

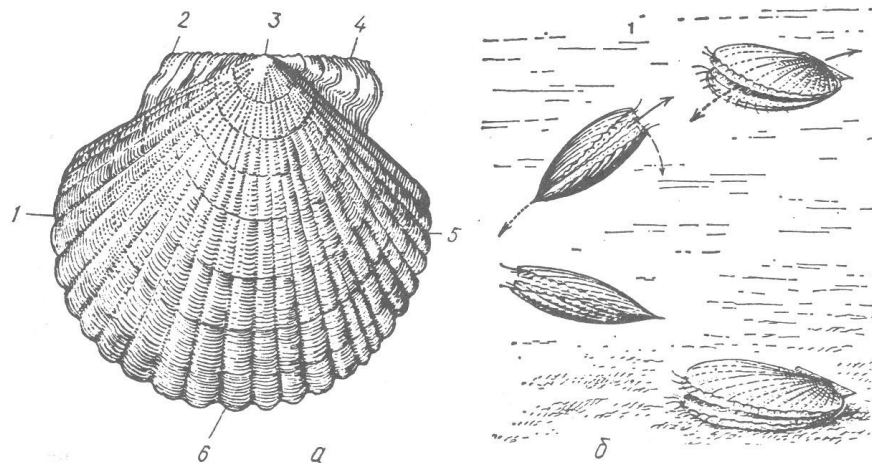


Рис. 44. Ряд *Pectinida*: приморський гребінець (*Patinopecten yessoensis*):

a — права стулка ззовні; *б* — послідовні рухи гребінця; 1 — задній край черепашки; 2 — заднє вушко; 3 — маківка; 4 — переднє вушко; 5, 6 — передній та черевний краї черепашки

Гребінці мають округлу черепашку з прямим замковим краєм, який видається спереду та ззаду у вигляді виступів — вушок (рис. 44, *a*). Верхня (ліва) стулка плоскіша, нижня (права) — опукліша. Поверхня черепашки має радіальні або концентричні ребра, часто з шипами або лусками. У мілководних гребінців (*Pecten*, *Chlamys* та ін.) черепашка переважно велика, товстостінна; у глибоководних (*Amussium*, *Propeamussium*, *Delectopecten*) стулки крихкі, напівпрозорі.

Нога гребінців слабо розвинена, рудиментарна і має вигляд пальцеподібного вироста. Молодь прикріплюється до субстрату бісусом, а дорослі втрачають цю здатність, хоча відомі й винятки. З усіх двостулкових моллюсків гребінці найбільш рухливі. Вони можуть плавати та підстрибувати, періодично хлопаючи стулками і виштовхуючи з-під них воду (рис. 44, б). Цьому сприяє особлива будова єдиного м'язо-замикача та мантиї, краї якої звисають з-під черепашки. Край мантиї облямовують численні щупальця (органи дотику) та очі, які сприяють орієнтації тварини при плаванні.

У Баренцевому, Білому й далекосхідних морях, біля берегів Скандинавії та Атлантичного узбережжя Північної Америки на глибинах до 100 м мешкає досить великий (діаметр черепашки 8 см) ісландський гребінець (*Chlamys islandicus*). Його м'ясо дуже смачне, тому він є об'єктом промислу. У далекосхідних морях є ще й приморський гребінець (*Patinorosten yessoensis*). У Чорному морі трапляється лише один вид — чорноморський гребінець (*Flexorosten ponticus*), який має яскраву черепашку діаметром 5 см з відтінками жовтого, оранжевого, рожевого, червоного кольорів.

Ряд Люциніди (Lucinida). Це дуже різноманітна й багата видами група, вона включає близько 30 родин; її представники мешкають як у морях, так і в прісних водоймах.

Серед морських форм найбільш відомими є представники родини Astartidae, які дуже поширені в морях північної півкулі і складають там звичайний компонент донних біоценозів, наприклад зубчаста астарта (*Astarte crenata*) та північна астарта (*A. borealis*).

До цього самого ряду належать прісноводні моллюски родин горошинкових (*Pisididae*) та кулькових (*Sphaeriidae*). Це дрібні моллюски (найменші види до 2 мм), найбільші серед них види роду *Sphaerium*, наприклад кулька рогова (*S. rivicola*, рис. 45) досягає 2,5 см. Кульки живородні: їх яйця розвиваються у виводкових камерах, розташованих на внутрішніх напівз'ябрах; із камер виходить повністю сформована молодь.

Кулькові поширені в прісних водоймах усіх материків, крім Антарктиди. При пересиханні водойм вони можуть навіть до шести місяців перебувати без води, зарившись у мул.

Деякі види роду горошинки (*Pisidium*) опанували незвичайний для двостулкових тип біотопу: вони живуть у заболочених ґрунтах, і їм для дихання та живлення вистачає тієї незначної кількості води, що є між частинками ґрунту.

Серед невеликих (до 5 см), але дуже гарних морських люцинід слід назвати представників родини Donacidae, які

мають витягнуту округло-трикутну черепашку зі зсунутою до заднього кінця маківкою. Для них характерні яскраві кольорові промені, що йдуть радіально від маківки до черевного краю, а також плями на внутрішній поверхні черепашки. Види роду *Donax* зуть через це морськими метеликами. Ці моллюски добре закопуються в ґрунт і навіть пересуваються в його товщі за допомогою великої ноги.

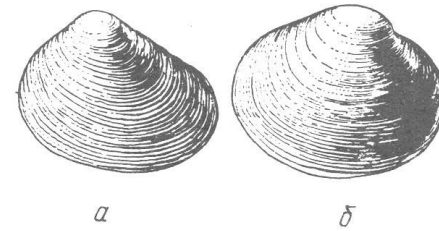


Рис. 45. Ряд Lucinida:
а — горошинка (*Pisidium amnicum*); б — кулька рогова (*Sphaerium rivicola*)

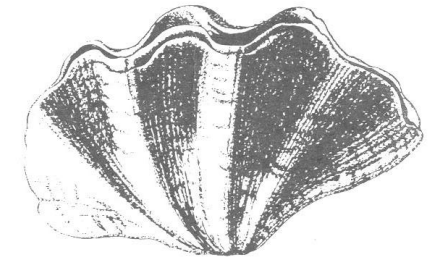


Рис. 46. Ряд Venerida: тридакна (*Tridacna stosea*) — тіло орієнтовано так, як воно розташоване у ґрунті (черевною стороною догори)

Ряд Венериди (Venerida). Це найбільший за об'ємом ряд двостулкових, що об'єднує близько 40 родин. Представники ряду живуть як у морях, так і в прісних водоймах.

Найзнаменитішою та найпопулярнішою родиною є тридакніди (*Tridacnidae*), що об'єднує найбільших двостулкових моллюсків. Серед них найбільш відомі тридакни (рід *Tridacna*). Велетенська тридакна (*T. gigas*) досягає майже 1,5 м у довжину і маси 250 кг, причому основна маса припадає на черепашку.

Тридакни — мешканці тропічних мілководь. Вони трапляються в Індійському та Тихому океанах у зонах коралових рифів, де нерухомо лежать на ґрунті спинною стороною, при цьому черевна сторона обернена догори (рис. 46). Нога, яка виділяє бісус, міститься на спинній стороні, і бісус виходить із черепашки біля її маківки. Відповідно зсунуті й сифони: ввідний (спинний) змістився в передньочеревний відділ, а вивідний направлений догори і лежить посередині черевного краю. Краї мантиї зрослися по всій довжині, крім місць виходу сифонів та бісусу. У потовщеному краї мантиї живе безліч одноклітинних джгутикових — зооксантел (*Symbiodinium microadriaticum*, ряд *Dinoflagellida*). Тридакни мають ряд пристосувань для покращення умов існування симбіонтів. По краях мантиї у *T. stosea* та *T. elongata* виявлено так звані *гіалінові органи*. Це глечикоподібні утворення розміром

близько 1 мм, заповнені прозорими клітинами. Навколо таких органів розташовані скупчення зооксантел. Припускають, що гіалінові органи концентрують світло, яке падає на мантию, і розсіюють його в прилеглих тканинах, покращуючи умови фотосинтезу водоростей. Крім того, краї мантиї три-

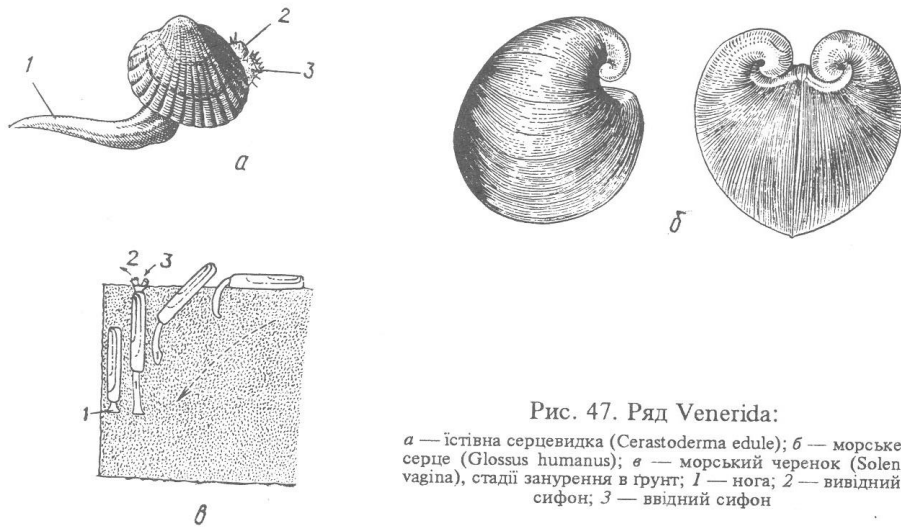


Рис. 47. Ряд Venerida:

a — їстівна сердцевидка (*Cerastoderma edule*); *б* — морське серце (*Glossus humanus*); *в* — морський черенок (*Solen vagina*), стадії занурення в ґрунт; 1 — нога; 2 — вивідний сифон; 3 — ввідний сифон

дакн мають дуже яскраве забарвлення. Вважають, що рясна пігментація краю мантиї тридакни також має адаптивне значення: захист хлорофілу симбіонтів від надмірної дії сонячного проміння в денні часи. Скорочуючи та розправляючи пігментні клітини мантиї, молоски можуть ефективно регулювати рівень сонячної радіації, яка досягає симбіонтів. Тридакни дістають від симбіонтів продукти їх фотосинтезу (глюкозу, глюкозофосфат, ліпіди), а симбіонти споживають продукти азотистого обміну хазяїна (аміак, солі амонію), амінокислоти, вуглекислий газ.

Родина сердцевидок, або кардіїд (*Cardiidae*) — це величезна група мілководних форм, що мешкають переважно в теплих морях. Їхня черепашка з радіальними ребрами нагадує серце (рис. 47, *a*). У Чорному морі поширена їстівна сердцевидка Ламарка (*Cerastoderma lamarckii*) та кілька інших видів.

Заслуговує на увагу родина *Glossidae*. У Середземному морі та Атлантичному океані живе молоск, що називається морське серце (*Glossus humanus*). Його тонкостінна черепашка довжиною до 5 см має опуклі, сильно закручені маківки (рис. 47, *б*).

Велика родина венерид (*Veneridae*) поширена в помірних і тропічних морях на піщаних ґрунтах мілководдя. Чере-

пашки венерид дуже гарні, різноманітних розмірів та форм. Багато з них є об'єктами промислу. У Чорному морі вздовж берегів мешкає кілька видів венерид. Один із найбільш поширених видів — венус-півник (*Chamelea gallina*).

У Чорному морі часто трапляється представник родини морські черенки (*Solenidae*) — звичайний морський черенок (*Solen vagina*) з довгою, до 12 см, черепашкою майже прямокутної форми (рис. 47, *в*). Вони живуть на глибинах до 10 м і можуть дуже швидко закопуватись у ґрунт, виставляючи назовні пару сифонів, а також стрибати реактивним способом за допомогою струменя води, що викидається з сифонів.

У прісних водоймах дуже поширені сидячі молоски родини дрейсеніди (*Dreissenidae*). Найпоширенішим у водоймах Європи видом є річкова дрейсена (*Dreissena polymorpha*), трикутна черепашка якої має довжину 4—5 см і смугастий малюнок (рис. 48). Цей вид проникає в лимани Чорного моря, а також опріснені ділянки Азовського моря. На півдні України трапляється ще й бугська дрейсена (*D. bugensis*), яка в наш час активно розселюється. Річкова дрейсена бісусом прикріплюється до субстрату і утворює величезні скупчення, обростаючи каміння, сваї, різні гідротехнічні споруди, а також водостоки, труби, по яких вода тече до турбін, захисні ґрати тощо. Це призводить до великих затрат на очищення зазначених споруд.

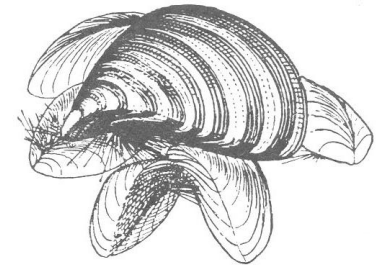


Рис. 48. Ряд Venerida: гроно прісноводних дрейсен (*Dreissena polymorpha*), скріплених нитками бісусу

До ряду венерид належать також дві родини, представники яких пристосувалися до життя в ходах, проточених ними в скелях, вапняках, деревині. Представники родини свердлунових (*Pholadidae*) свердлять тверді породи за допомогою своєї черепашки. Черепашка фоладід позбавлена лігамента, що різко підвищує взаємну рухливість стулок. Особливе розташування м'язів-замикачів призводить до того, що стулки черепашки поперемінно розсуваються то в передній, то в задній частині. Завдяки таким рухам стулок, озброєних ребрами з шипами та горбками, відбувається свердління субстрату. У Чорному морі поширений свердлун звичайний (*Pholas dactylus*).

Представники родини деревоточців (*Teredinidae*) пристосувалися до свердління деревини. До цієї родини належать два роди: *Bankia* й *Teredo*; вони мають видовжене червоподібне тіло, тому їх називають «корабельними червами». На

передньому кінці тіла міститься дуже маленька (1/30 — 1/40 частина загальної довжини тіла) черепашка, озброєна гострими гребенями (рис. 49). При розсуванні стулок черепашки гострі зубці, що є на ребрах стулок, здирають шар деревини.

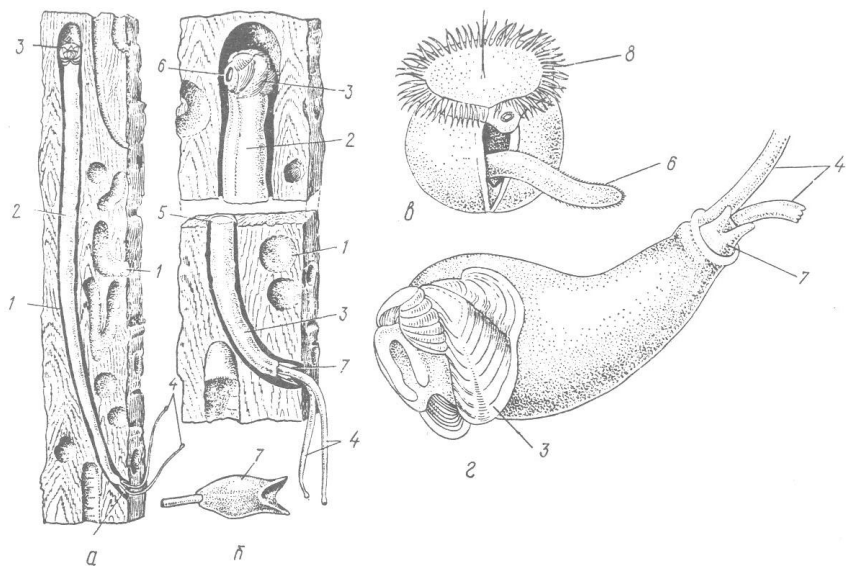


Рис. 49. Ряд Venerida: корабельний черв Teredo:

а, б — дорослий моллюск у проточених ним ходах; в — личинка велігер; г — молода стадія; 1 — ходи, які просвердлив тередо; 2 — тіло моллюска; 3 — черепашка; 4 — сифони; 5 — вапнякова вистилка ходів; 6 — нога; 7 — палетка; 8 — парус

На задньому кінці тіла містяться два тонких сифони, а також пара вапнякових пластинок — *палеток*, які захищають тіло моллюска, закриваючи вхідний отвір у хід. Стінки ходу моллюск покриває зсередини тонким шаром вапнякових відкладів. Тередові використовують деревину не тільки як сховище, а й як їжу. Дрібні частинки деревини перетравлюються внутрішньоклітинно амебоцитами печінки. Крім деревини, в їжу використовуються планктонні організми, які втягуються через ввідний сифон.

Деревоточці пошкоджують деревину. Особливо велику небезпеку вони становлять для дерев'яних споруд причалів, а також для дерев'яних суден. У Чорному морі відомі три види деревоточців: *Teredo navalis*, *T. pedicellatus* та *T. utriculus*; перші два види проникли в Азовське море.

НАДРЯД ПЕРЕТИНЧАСТОЗЯБРОВІ (SEPTIBRANCHIA)

Перетинчastoзязьбові — це морські, переважно глибоководні моллюски. Вони трапляються лише в морях з океа-

нічною солоністю, тому в Чорному морі їх немає. Цей надряд включає чотири ряди та кілька родин.

У перетинчastoзязьбових зябра маленькі, редуковані або перетворені на мускулясту перетинку (септу), яка проходить уздовж черепашки і поділяє мантийну порожнину на верхній та нижній відділи. Зяброву септу пронизують кілька отворів, через які сполучаються верхня та нижня камери мантийної порожнини. Черепашка — з редукованим замком. Шлунок повністю вкритий хітиноїдною вистилкою, яка закриває навіть сортувальне поле. Тифлозоль розвинені слабо. Печінка складається з невеликої кількості часток та відкривається в шлунок двома отворами. Нога клиноподібна, з поздовжньою борозною, іноді частково редукована. За способом живлення це хижак.

Найчисленнішою родиною цього надряду є родина Cuspidariidae (ряд Cuspidariida), що мають витягнену у вигляді трубки задню частину черепашки, в якій залягають сифони (рис. 50). Їхні зябра редуковані. Водообмін у зябровій порожнині здійснюється шляхом почергового скорочення та розслаблення зябрової септи. Різке скорочення зябрової септи забезпечує різке втягування води через ввідний сифон — «вдих». Потім вода переганяється через отвори з нижньої камери у верхню, отвори замикаються, вода викидається через анальний сифон — відбувається «видих». Ці моллюски — хижакі, різкими «вдихами» вони затягують у мантийну порожнину дрібних планктонних тварин. Хітиноїдна вистилка шлунка та його м'язові стінки сприяють розчавлюванню та перетиранню здобичі — переважно дрібних ракоподібних. Функцію дихання виконує внутрішня поверхня мантийної порожнини, яка пронизана кровоносними судинами.

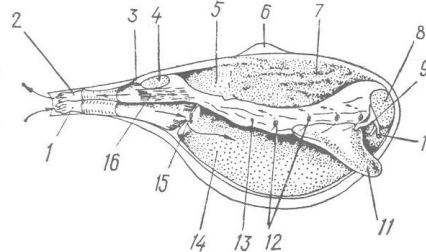


Рис. 50. Схема будови перетинчastoзязьбового моллюска Cuspidaria:

1 — ввідний сифон; 2 — вивідний сифон; 3 — анальний отвір; 4 — задній м'яз-замкач; 5 — верхня (надзяброва) камера мантийної порожнини; 6 — маківка; 7 — печінка; 8 — передній м'яз-замкач; 9 — рот; 10 — ротові лопаті; 11 — нога; 12 — пори в зябровій септі; 13 — зяброва септа; 14 — нижня (підзяброва) камера мантийної порожнини; 15 — перетинка; 16 — сифональний ретрактор

КЛАС МОНОПЛАКОФОРІ (MONOPLACOPHORA)

Представники класу Monoplacophora тривалий час були відомі лише у викопному стані, їхні черепашки знаходили у морських відкладах кембрія, силура та девона (описано

близько 185 видів), і тільки в 1952 р. датська зоологічна експедиція на судні «Галатея» в районі Перуано-Чилійської западини добула з глибини 3570 м кілька екземплярів сучасних представників цього класу. Їх описав датський вчений Лемке і назвав *Neopilina galatheaе* на честь корабля експедиції. Зараз відомо 14 сучасних видів моноплакофор, проте детальний опис існує лише для неопілін, що й покладено в основу характеристики цього класу.

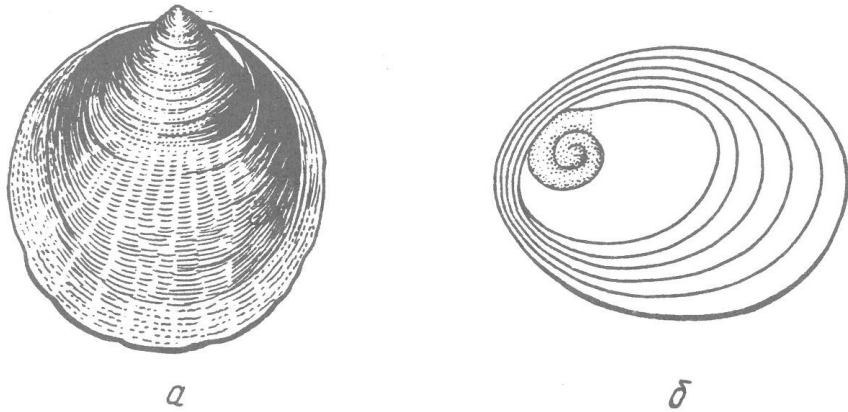


Рис. 51. Черепашка *Neopilina galatheaе*:

a — вигляд зі спинної сторони; *b* — вигляд черепашки з личинковою закруткою (при сильному збільшенні)

Моноплакофори покриті черепашкою у вигляді ковпачка, блюдця або спірально закрученою. Черепашка *Neopilina* діаметром близько 3 см, має вигляд ковпачка з круглим нижнім краєм та зсунутою вперед верхівкою, на якій є малесенький закруток (рис. 51). Його наявність свідчить про те, що у молоді черепашка закручена спіраллю.

Тіло *Neopilina* білатерально-симетричне, складається з невеликої голови, досить високого тулуба та дископодібної ноги (рис. 52). Голова міститься на черевній стороні тіла і майже не відокремлена від тулуба. На голові розташований рот, перед ним — пара шупалець та особлива шкірна складка — *велум*; біля кінців велума позаду ротового отвору є пара кушеподібних шупалець; очей немає.

Покриви нижнього краю тулуба переходять у кільцеву шкірну складку — мантию, яка оточує голову й ногу та прилягає до краю черепашки. Між мантиєю, головою та ногою міститься широка мантийна борозна, у ній по обидва боки ноги розташовані п'ять-шість пар зябер та шість пар видільних отворів. Анальний отвір міститься на задньому кінці тіла позаду ноги.

Мускулатура неопіліни складається з кільцевих, косих та поздовжніх м'язів ноги та мантиї; крім того, є вісім пар м'язів-ретракторів, які йдуть від ноги до спинної сторони черепашки, де й прикріплюються. Ці м'язи розташовані метамерно і пронизують усе тіло моллюска (рис. 53).

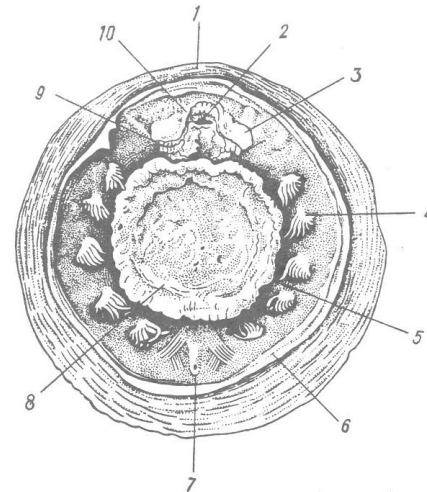


Рис. 52. *Neopilina galatheaе* з черевної сторони:

1 — край черепашки; 2 — рот; 3 — велум; 4 — зябра; 5 — мантийна борозна; 6 — край мантиї; 7 — анус; 8 — нога; 9 — орган хімічного чуття; 10 — голова

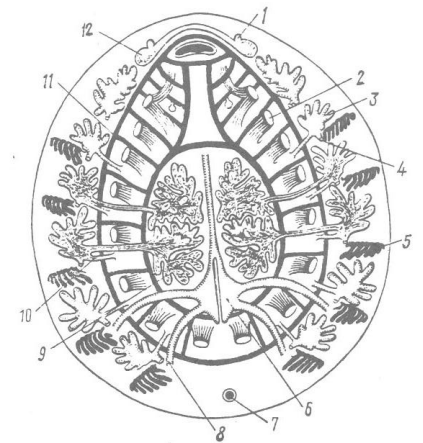


Рис. 53. Схема будови *Neopilina*:

1 — головне шупальце; 2 — ножні м'язи; 3 — нирка; 4 — видільний отвір; 5 — зябра; 6 — шлуночок серця; 7 — анус; 8 — передсердя; 9 — статеві залози; 10 — протока, що з'єднує нирку з целомом; 11 — плевровісцеральний нервовий стовбур; 12 — велум

Целом *Neopilina* складається з перикардія, який оточує серце, та двох великих спинних целомічних мішків (рис. 54). Целомодуктів шість пар: дві пари відходять від перикардія, решта — від спинних целомічних мішків.

Травна система складається з глотки, стравоходу, шлунка, середньої та задньої кишок. У глотці є розвинена радула з численними роговими зубцями. У шлунку міститься кришталевий стовпчик; печінка добре розвинена і складається з двох симетричних часток, які самостійними протоками відкриваються в шлунок. Середня кишка довга, утворює кілька петель і переходить у широку задню кишку, яка закінчується анальним отвором на задньому кінці тіла.

Видільна система представлена шістьма парами нирок, або целомодуктів, з яких дві задні пари відкриваються внутрішніми кінцями в перикардій, а решта — у парний спинний целом; зовнішні кінці нирок відкриваються в мантийну борозну біля основи зябер (див. рис. 53).

Кровоносна система незамкнена, представлена серцем, кровоносними судинами, синусами та лакунами. Серце ле-

жить у перикардії і складається з двох шлуночків та чотирьох передсердь. Передні відтягнуті кінці шлуночків об'єднуються й утворюють аорту, яка несе кров до переднього кінця тіла. З аорти кров виливається в систему синусів, які оточують кишечник, печінку, гонади й інші нутрощі, постачаючи їм кисень та поживні речовини. Венозна кров із лакун усього тіла надходить до зябер. Окислена в зябрах кров із зябрових лакун і синусів виливається в передсердя, причому кров із задньої пари зябер надходить безпосередньо в задню пару передсердь, а з інших зябер — у поздовжні венозні синуси, які несуть її до передньої пари передсердь. Із передсердь кров перекачується до шлуночків.

Органами дихання моноплакофор є парні зябра, або ктенідії, розташовані в мантийній борозні обабіч ноги. Вони мають гребінчасту, а не пірчасту, як у більшості молос-

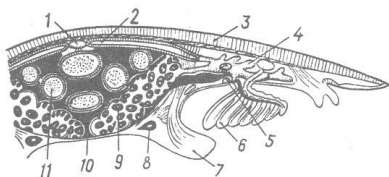


Рис. 54. Схема поперечного зрізу *Neopilina*:

1 — аорта; 2 — дорзальний целом; 3 — черепашка; 4 — нирка; 5 — плевровісцеральний нервовий стовбур; 6 — зябра; 7 — нога; 8 — педальний стовбур; 9 — статеві залози; 10 — схізоцель; 11 — кишка

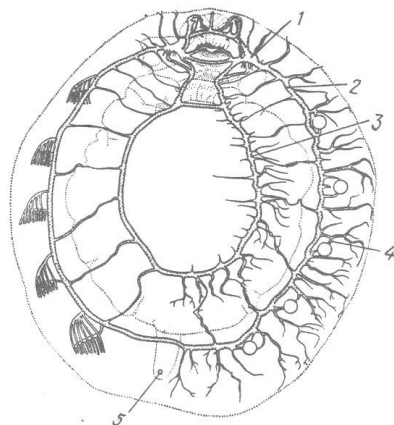


Рис. 55. Нервова система *Neopilina galatheaе*:

1 — церебральний ганглії; 2 — плевровісцеральний стовбур; 3 — педальний стовбур; 4 — зяброві нерви; 5 — анус

ків, форму (див. рис. 53). *Neopilina galatheaе* має п'ять пар ктенідіїв, інший описаний вид *Vema ewingii* — шість пар, а *Micropilina* — три.

Нервова система моноплакофор близька до нервової системи хітонів, але, на відміну від останніх, має чітко виражені церебральні ганглії, з'єднані між собою довгою комісурою. Церебральні ганглії пов'язані з двома парами стовбурів: парою педальних та парою плевровісцеральних (рис. 55). Педальні стовбури мають лише дві комісури: одну передню та одну задню, яка з'єднує їх попереду від анального отвору. Плевровісцеральні стовбури з'єднуються між собою на задньому кінці також перед анальним отвором і з педальними — десятьма парами комісур.

Органи чуття розвинені слабо, очей немає. Є пара коротеньких головних щупалець та пара розгалужених придатків

позаду рота — органів хімічного чуття. Крім того, є пара органів рівноваги —статоцистів, які містяться позаду голови і пов'язані з другою парою комісур між педальними та плевровісцеральними стовбурами. Це невеличкі мішечки, встелені чутливим епітелієм, які сполучаються із зовнішнім середовищем.

Моноплакофори роздільностатеві. Вони мають дві пари лопатевих гонад, які розташовані поза целомом, вентрально під кишечником. Власних вивідних проток вони не мають, а сполучаються протоками з третьою-четвертою парами нирок (див. рис. 53), через які статеві продукти виводяться назовні. Копулятивних органів немає, запліднення зовнішнє. Ембріональний розвиток моноплакофор не досліджено. Невідомо також, чи є в них личинки.

Про спосіб життя моноплакофор відомо небагато. Це мешканці океанічних глибин. *Neopilina galatheaе* живе на мулистих ґрунтах на глибинах від 2500 до 3500 м; *Vema* — на глибині 5000 м. Живляться вони детритом, який збирають із поверхні донних осадів. В їх кишечнику було знайдено діатомові водорості, форамініфери та велетенські корененіжки — ксенофіофрії.

Серед сучасних молосків моноплакофори — це група, яка зберегла досить багато архаїчних ознак, зокрема, великі целомічні порожнини, метамерне розташування ряду органів (ктенідії, нирки, комісури нервової системи) та деякі інші риси організації.

КЛАС ЧЕРЕВОНОГІ (GASTROPODA)

Червоні — найбагатший за кількістю видів клас молосків: їх близько 90 тис. В Україні відомо понад 500 видів. Червоні мешкають у різних біотопах Світового океану — від берегової зони до глибин більше 10 тис. м; у прісних водоймах та на суходолі; від полярних широт до тропіків; від рівнин до гірських вершин (понад 5 тис. м над рівнем моря). Дуже невелика кількість видів веде паразитичний спосіб життя.

Розміри червоних варіюють від 2—3 мм до кількох десятків сантиметрів. Найкрупніші з них: *Nemifusus probosciferus* з черепашкою завдовжки 60 см; морський заєць — *Aplysia depilans* — розміром 40 см; деякі африканські види наземних слимаків роду *Achatina* завдовжки до 25 см; червоподібний ендопаразит голотурій *Parenteroxenos dogeli* завдовжки 128 см.

Характерною рисою класу Gastropoda є асиметричність будови, яка виражається у формі черепашки, редукції органів мантийного комплексу однієї сторони (здебільшого правої) та посиленням розвитком таких самих органів іншої сторони (здебільшого лівої).

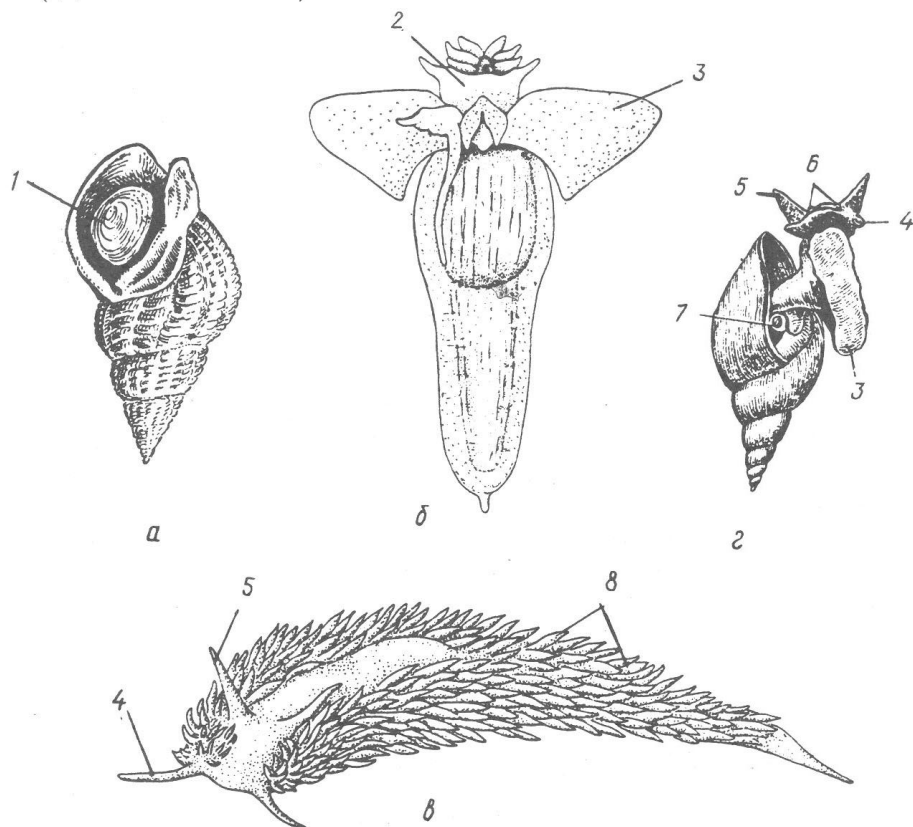


Рис. 56. Черевоні молоски:

a — *Buccinum undatum* (підклас Prosobranchia); *б* — морський ангел (*Clione limacina*, підклас Opisthobranchia, ряд Pteropoda); *в* — *Aeoridia papillosa* (підклас Opisthobranchia, ряд Nudibranchia); *г* — звичайний ставковик (*Limnaea stagnalis*, підклас Pulmonata, ряд Basommatophora); 1 — кришечка; 2 — голова; 3 — нога; 4 — ротова лопать; 5 — шупальце; 6 — очі; 7 — дихальний отвір; 8 — адаптивні зябра

Тіло черевоніх складається з голови, ноги та тулуба, який утворює виріст — нутрощевий мішок, вкритий суцільною ковпачкоподібною або спіральною черепашкою (рис. 56).

Голова чітко відокремлена від тіла, на ній розташовані рот, одна або дві пари шупалець та пара очей (рис. 57, *a*). У деяких форм голова витягується і утворює так зване рило, а в деяких хижих та паразитичних Prosobranchia перетворюється на мускулястий хоботок, який може вгортатись або викидатись назовні при захопленні здобичі.

Нога добре розвинена і здебільшого має підошву, пристосовану для повзання. У плаваючих форм бічні краї підошви розростаються, утворюючи широкі лопаті (наприклад, у *Arlysia*, ряд Tectibranchia) або плавці, як у *Clione limacina* (ряд Pteropoda), за допомогою яких ці тварини плавають (див. рис. 56). У деяких паразитичних форм нога редукується. Над ногою міститься мішкоподібний тулуб, або нутрощевий мішок, вкритий черепашкою.

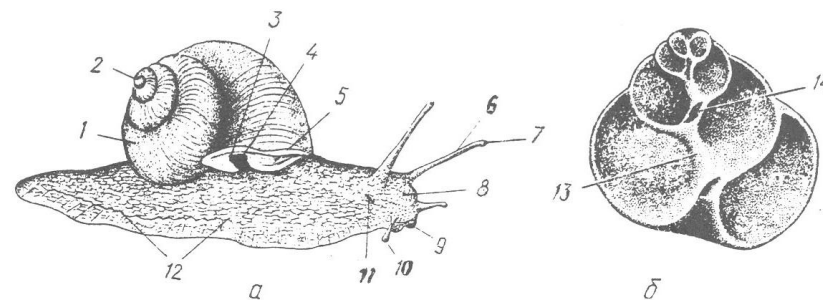


Рис. 57. Виноградний слимак (*Helix pomatia*):

a — зовнішній вигляд з правої сторони; *б* — поздовжній розпил черепашки; 1 — черепашка; 2 — верхівка черепашки; 3, 4 — анальний та дихальний отвори; 5 — край мантиї; 6 — очне шупальце; 7 — око; 8 — голова; 9 — рот; 10 — губне шупальце; 11 — статевий отвір; 12 — нога; 13, 14 — стовпчик та його порожнина

Тулуб, або нутрощевий мішок, у нижчих черевоніх (наприклад, деяких передньозябрових), голозябрових підкласу задньозяброві та деяких легневих симетричний і нечітко відділений від ноги. У більшості ж черевоніх тулуб, навпаки, видається над ногою у вигляді великого, більш-менш закрученого спірального мішка.

Черепашка суцільна, ковпачкоподібна або здебільшого закручена спіраллю за годинниковою стрілкою, тобто праворуч, якщо дивитись на неї із загостреного кінця (*дексіотропні* черепашки), рідше трапляються лівозакручені (*леотропні*) черепашки. Закрутки черепашки, щільно прилягаючи один до одного, можуть зростатися своїми внутрішніми стінками, утворюючи суцільний стовпчик, який називається *колонкою* (рис. 57, *б*), а іноді можуть відставати один від одного. Тоді по осі черепашки утворюється щілина — так званий пупок.

На одному кінці (*верхівці*) черепашка сліпо замкнена, а на протилежному є отвір (*вустя*), через який висуваються назовні голова й нога тварини. Лише у виняткових випадках закрутки спіралі черепашки лежать в одній площині (*планоспіраль*), як, наприклад, у прісноводних котушок (рід *Planorbis*); у більшості ж спіраль конічна (*турбоспіраль*). Висота турбоспіралі в різних видів різна, діаметр закруток збільшується від верхівки до вустя. В *інволютних черепашках* кожний новий, більший, закруток охоплює всі попередні, роб-

лячи їх непомітними (наприклад, Сургаєа). В еволютних черепашок останній закруток лише прилягає до попередніх, не закриваючи їх (*Helix*).

Черепашка може мати й вигляд конічного ковпачка, або блюдечка, як, наприклад, у морських блюдечок (*Patella* та *Астеа*, див. далі) та річкових чашечок (*Ancylus*). Проте їхні личинки спочатку мають більш-менш закручену черепашку, яка лише пізніше набуває вигляду ковпачка.

У більшості випадків черепашка настільки велика, що в неї ховається все тіло молюска. У деяких форм, переважно з підкласу *Prosobranchia*, на спинній стороні ноги утворюється вапнякова або рогова пластинка — кришечка, якою при втягуванні тіла в черепашку замикається вустя (див. рис. 56, а).

У червоногих часто спостерігається редукція черепашки, а іноді й повне її зникнення. В одних випадках черепашка зменшується в розмірах і прикривається мантиєю або бічними ділянками ноги і стає внутрішньою (*Aplysia*, слизун *Limax*), в інших — розпадається на окремі вапнякові тільця, що лежать у покривах спинної сторони (слизун *Agion* — ряд *Nudibranchia*, див. рис. 56). Інколи навіть сліди черепашки зникають (*Pteropoda*). Редукція черепашки спостерігається в плаваючих і наземних форм, що полегшує їх тіло, а також у паразитичних червоногих.

Черепашка червоногих, як і інших м'якунів, складається з тонкого органічного зовнішнього шару (периостракума), під яким залягає порцеляноподібний шар (остракум), у деяких червоногих (*Haliotis*, *Turbo* та ін.), є ще внутрішній перламутровий шар (гіпостракум).

На тулубі утворюється складка покривів, мантия, під якою міститься мантийна порожнина з розташованим у ній мантийним комплексом органів (зябра, анальний отвір, видільний та статевий отвори). Як мантия, так і мантийна порожнина звичайно розвинені на передній і правій сторонах тулуба. Мантия виділяє черепашку. Ріст черепашки протягом життя тварини відбувається по її потовщеному вільному краю, який містить безліч залозистих клітин.

Шкіра червоногих складається з одношарового покривного епітелію, або епідермісу, підстеленого базальною мембраною, і сполучної тканини (кутиса), яка лежить під ним. Епітеліальні клітини зовні виділяють тонку кутикулу, і тільки на підшві ноги й навколо дихального отвору в *Pulmonata* кутикули немає; у цих ділянках епітелій в'їчастий (рис. 58).

Шкіра багата на залозисті клітини, які занурені під епідерміс у сполучну тканину. Їх протоки відкриваються назовні між клітинами епідермісу. Залози бувають слизовими, білко-

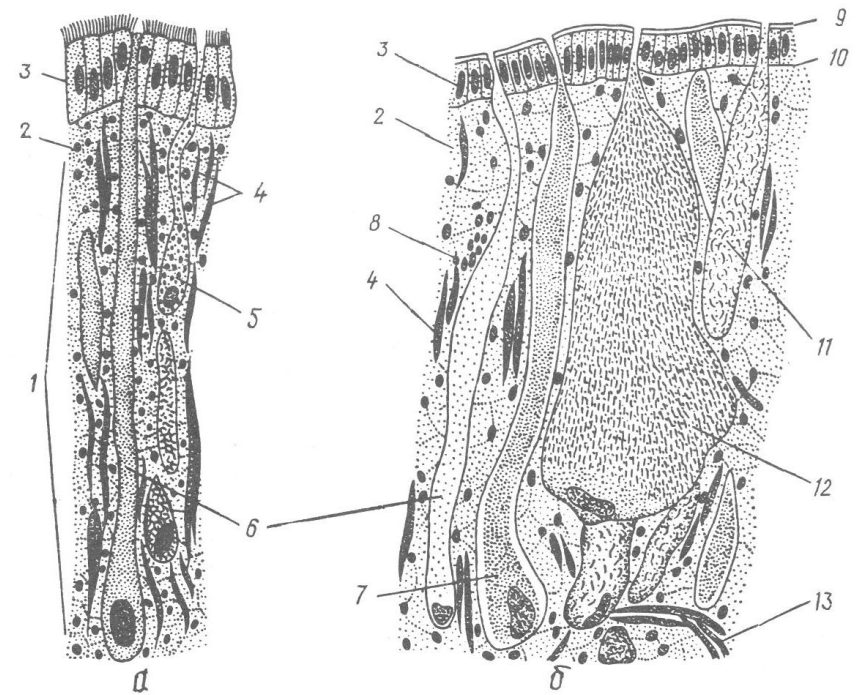


Рис. 58. Зріз через шкіру підшви ноги (а) та краю мантиї (б) *Helix pomatia* :

1 — кутіс; 2 — сполучна тканина; 3 — покривний епітелій; 4 — дорзовентральні м'язові волокна; 5, 6, 7 — пігментна, слизова та білкова залози; 8 — поздовжні м'язові волокна; 9 — кутикула; 10 — базальна мембрана; 11, 12 — слизова мантийна та вапнякова залози; 13 — поперечні м'язові волокна

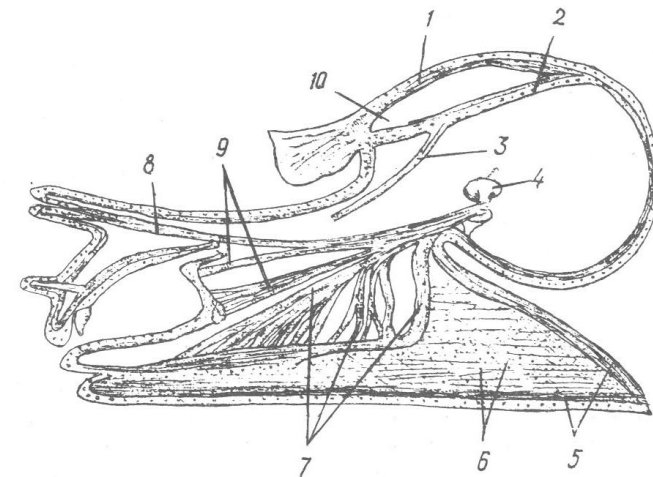


Рис. 59. Схема будови мускулатури *Helix pomatia*:

1 — поздовжні та 2 — кільцеві м'язи шкіри; 3 — ретрактор копулятивного органа; 4 — стовпчик; 5 — поздовжні та 6 — косі м'язи ноги; 7 — 9 — ретрактори ноги, задніх шупалець та глотки відповідно; 10 — легенева порожнина

вими та пігментними. Слизових залоз особливо багато на підшві ноги й по краю мантиї, де вони досягають величезних розмірів. Слиз змащує тіло м'якуна, зволожуючи і захищаючи його, а на нозі він сприяє повзанню. Шкіра молоска завжди зволожена слизом. Білкові залози містяться в шкірі тулуба та по краю мантиї. Особливою різновидністю білкових залоз є вапнякові залози, які досягають великих розмірів на краю мантиї. Їх секрет використовується для побудови *епіфрагми* — плівки, якою затягується вустя черепашки при несприятливих умовах. Пігментні залози містяться в шкірі мантиї та інших частин тіла, особливо щупалець.

Сполучна тканина складається із зірчастих клітин паренхіми, міжклітинної речовини та ніжних волокнистих тяжів, що переплітаються в різних напрямках з мускульними пучками. Особливо багата на мускулатуру сполучна тканина ноги. Тут містяться численні лакуни.

Крім уже зазначених м'язів шкіри, у червоногих добре розвинена мускулатура ноги, яка складається з поздовжніх, кільцевих, діагональних та дорзовентральних м'язів. Є також спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинений *колумелярний м'яз*, що втягує тварину в черепашку. Верхній кінець його прикріплюється до стовпчика (*columella*) черепашки, а нижній розпадається на окремі пучки, які втягують у черепашку голову, щупальця та ногу молоска (рис. 59). Якщо черепашка редукується, цей м'яз також редукується, або в плаваючих форм виконує локомоторну функцію. У червоногих є також складно диференційована мускулатура ротових органів та копулятивного апарату.

Целом у червоногих невеликий, складається з двох самотійних утворень — порожнини гонади та перикардія. Порожнина тіла, в якій міститься передня частина травної та статеві системи — це великий венозний синус, який є ділянкою первинної порожнини тіла (схізоцелом). Паренхіма, на відміну від двостулкових, у червоногих розвинена слабо. Вона утворює сполучнотканинний шар покривів та оточує печінку й нирки.

Більшість червоногих живляться перифітоном, який зішкрябають із підводних предметів, а наземні — м'якою тканиною з живого або гниючого листа. Є серед них і хижаки.

Рот міститься на нижній стороні переднього кінця голови і часто оточений шкірними складками, або губами. Він веде в ротову порожнину, яка переходить у мускулясту глотку (рис. 60). На межі глотки й ротової порожнини дорзально лежать одна або дві щелепи. У виноградного слимака щелепа має вигляд вигнутої півмісяцем пластинки з поперечними

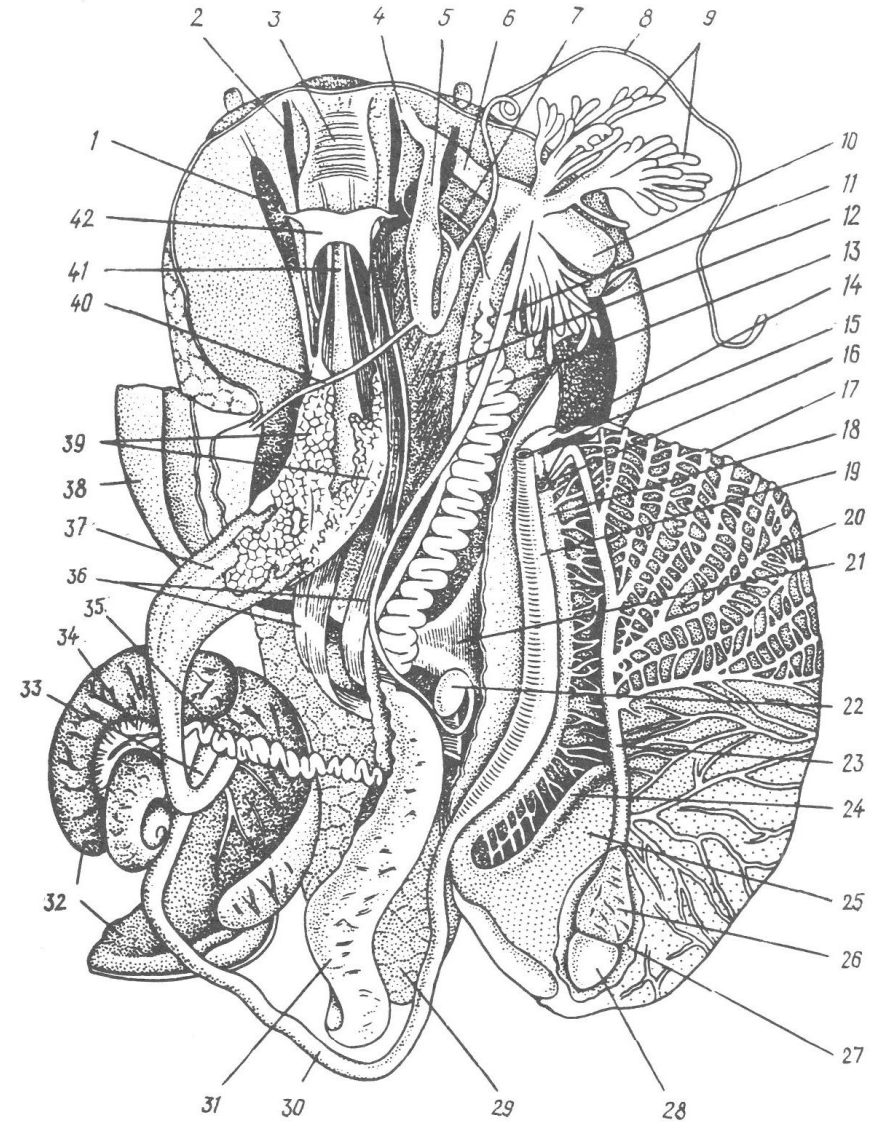


Рис. 60. Внутрішня будова *Helix pomatia*:

1, 2 — очне та губне щупальця, втягнуті всередину; 3 — глотка; 4 — статеві клоака; 5 — мішок копулятивного органа; 6 — піхва; 7 — сім'япривід; 8 — бич; 9 — пальцеподібні залози; 10 — мішок любовної стріли; 11 — канал сім'япривода; 12 — ретрактори ноги; 13 — сім'яцепровід; 14 — край дихального отвору; 15 — анус; 16 — видільний отвір; 17 — приносна легенева судина; 18 — вторинний сечовід; 19 — пряма кишка; 20 — виносна легенева судина; 21 — колумелярний м'яз; 22 — сім'япривід; 23 — легенева вена; 24 — первинний сечовід; 25 — нирка; 26 — передсердя; 27 — перикардій; 28 — шлуночок; 29 — задній кінець ноги; 30 — тонка кишка; 31 — білкова залоза; 32 — печінка; 33 — шлунок; 34 — гермафродитна залоза; 35 — гермафродитна протока; 36 — ретрактори голови, глотки та щупалець; 37 — воло; 38 — мантия; 39 — слинні залози; 40 — ретрактор копулятивного органа; 41 — стравохід; 42 — церебральний ганглії

реберцями, яка вдається в ротову порожнину (рис. 61). Щелепи рогові, іноді просякнуті вуглекислим кальцієм. Стінки глотки тверді й мускулясті з твердою кутикулярною вистилкою всередині. Ззаду глотка сполучається з радулярною піхвою.

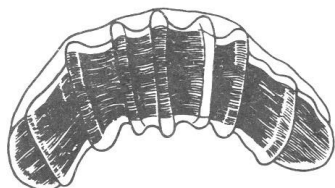


Рис. 61. Щелепа *Helix pomatia*

Із дна глотки вип'ячується язик, на поверхні якого є тертка (радула). Радула складається з основної кутикулярної пластинки, поверхня якої вкрита численними поперечними рядами рогових зубців, спрямованих вістрями назад (рис. 62). Близьче до переднього кінця язика зубці тверді й гострі, а на задньому кінці, біля основи язика — ніжні й м'які. Зубці радули на передньому краї стираються, а на задньому весь час відновлюються. Як і в хітонів, у черевоногих до складу зубців радули входить залізо.

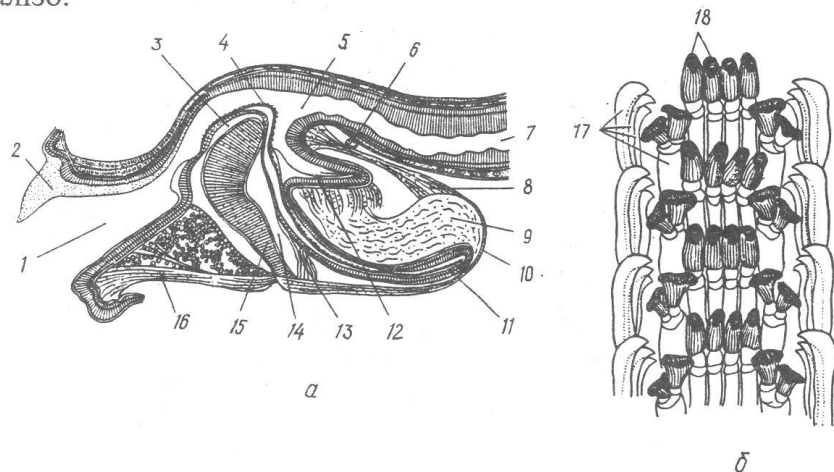


Рис. 62. Будова глотки та радули черевоногих:

a — медіальний зріз глотки *Helix pomatia*; *б* — частина радули *Patella pontica*; 1 — ротова порожнина; 2 — щелепа; 3 — язик; 4 — радула; 5 — порожнина глотки; 6 — букальна комісура; 7 — стравохід; 8, 9 — м'яз, що підтримує радулярну піхву та сполучна тканина піхви; 10 — радулярна піхва; 11 — епітелій, що утворює радулу; 12 — складка епітелію глотки; 13 — внутрішній глотковий м'яз; 14 — кровоносні лакуни язика; 15 — радулярний хрящ; 16 — мускульна стінка глотки; 17 — бічні зуби; 18 — серединні зуби

У глотку відкриваються протоки однієї пари слинних залоз, а в деяких слимаків — протоки інших залоз, наприклад отруйних, або залоз, які виділяють кислоту. Секрет слинних залоз містить слиз, який зволожує і змащує харчову масу, та ферменти, що розщеплюють крохмаль, а в хижих форм — білки.

Глотка переходить у стравохід, який у деяких м'якунів утворює розширення — волю. Усі зазначені органи належать до ектодермальної передньої кишки.

Ентодермальна середня кишка складається з мішкоподібного шлунка та довгої тонкої кишки. Травна залоза, або печінка, складається з численних часток, протоки яких з'єднуються і впадають у шлунок (див. рис. 60).

Шлунок молосків має різну будову залежно від характеру живлення. У мікрофагів, тобто тих, що живляться дрібнодисперсною їжею (мікроорганізмами, детритом), шлунок має найскладнішу будову. Наприклад, у *Fissurella* (*Prosobranchia*) у шлунку розрізняють три функціональні зони: *сортувальне поле*, *кутикулярний щит* та *мішок протостилія*. Сортувальне поле вкрите війками і утворює складну систему складок і борозен. Харчові частинки ще в стравоході огортаються слизом і в шлунок потрапляють у складі слизового шнура, від якого там відлипають. Більші частинки, які потрапляють на сортувальне поле, заганяються в передкишкову борозну шлунка, а звідти — у кишку. Дрібні частинки залишаються в завислому стані в шлунку. Під дією травних ферментів слини вони частково перетравлюються, а далі потрапляють у печінку, де фагоцитуються клітинами її епітелію; тут відбувається внутрішньоклітинне травлення. На сортувальному полі, крім того, у просвіт шлунка проникає безліч амебоцитів гемолімфи, які також фагоцитують дрібні харчові частинки. Кутикулярний щит покриває одну із стінок шлунка. Мішок протостилія лежить у задній частині шлунка біля початку тонкої кишки. У ньому міститься паличка з ущільненого слизу (*протостиль*), обліплена великими частинками їжі та неперетравленими рештками, що повертаються з печінки. Протостиль обертається завдяки роботі війок свого мішка і втягує в шлунок зі стравоходу з'єднаний з ним слизовий шнур з їжею.

У деяких мікрофагів підкласу *Prosobranchia* протостиль перетворився на щільний, прозорий кришталекий стовпчик, як і в двостулкових (див. с. 41), до якого прилипають харчові частинки. Кінець його під впливом лужного середовища шлунка поступово розчиняється і звільнює ферменти, які розщеплюють вуглеводи їжі та клітинні оболонки водоростей.

Деякі з *Prosobranchia* (в основному хижі), а також більшість *Pulmonata* та *Opisthobranchia* мають простіший за будовою шлунок, у стінках якого залягають м'язи; слизово-війчастий механізм руху їжі по кишечнику змінився в них на перистальтику мускулатури стінок кишкового тракту. У деяких з них (наприклад, у ставковика *Limnaea*) ще залишаються рудименти сортувального поля та кришталевого стовпчика. У виноградного слимака подрібнена та змішана з секретом слинних залоз їжа надходить до вола, де піддається дії

секрету печінки, який розщеплює крохмаль та клітковину і омилує жири. Далі харчова маса проходить у шлунок і звідти по печінкових протоках — у печінку. Розчинені поживні речовини всмоктуються печінкою, а білкові частинки фагоцитуються клітинами печінки, піддаючись внутрішньоклітинному травленню.

У м'ясоїдних форм (Muricidae, Buccinidae та ін.) протеолітичні ферменти виділяються слинними залозами, травлення проходить у волі та порожнині шлунка. Отже, у червононогих є всі переходи від внутрішньоклітинного травлення до порожнинного.

Печінка закладається у вигляді парного вип'ячування кишечника, але в дорослих червононогих у зв'язку з їх асиметрією вона непарна — одна її половина (права) недорозвинена.

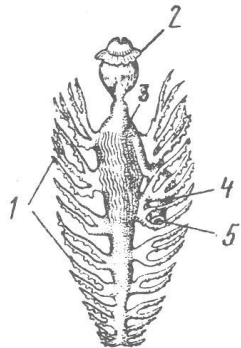


Рис. 63. Кишечник *Aeolis* (ряд *Nudibranchia*):
1 — розгалужена печінка; 2 — глотка; 3 — шлунок; 4 — задня кишка;
5 — анус

Отже, печінка червононогих виконує складні функції: крім фагоцитозу дрібних частинок їжі, у хижих форм вона виділяє ферменти, які надходять у шлунок і навіть у воло; її епітелій всмоктує продукти травлення; вона є місцем відкладання та накопичення поживних та деяких інших речовин (глікоген, жири, фосфорнокислий кальцій). Жири, крім того, відкладаються в сполучній тканині, що оточує печінку.

Своєрідних змін зазнає печінка в голозябрових, де вона розбивається на систему залозистих каналів, гілочки яких заходять у щупальцеподібні вирости, які вкривають спину — вторинні зябра, і можуть навіть відкриватися назовні (рис. 63). У таких щупальцеподібних відростках містяться жалкі капсули (наприклад, у представників родини *Aeolididae*). Спеціальні дослідження показали, що жалкі капсули гідроїдів, якими живиться молюск, не перетравлюються, а надходять до печінкових виростів, зберігаючи свої захисні функції.

Від шлунка відходить довга тонка кишка, яка в багатьох червононогих має внутрішній поздовжній виріст — тифлозоль. У тонку кишку із шлунка та печінки надходять неперетравлені рештки їжі. Травлення та всмоктування тут не відбуваються. Основна функція тонкої кишки — формування екскрементів та огортання їх слизом, що дуже важливо для слимаків, в яких анус відкривається в мантіяну порожнину,

де містяться зябра, або поруч із дихальним отвором (у легеневиких). Кишка утворює одну або кілька петель, а потім повертає вперед і переходить в ектодермальну задню кишку; остання відкривається порошицею на передньому кінці тулуба над головою або на правому боці тіла. У деяких нижчих червононогих задня кишка проходить крізь шлуночок серця.

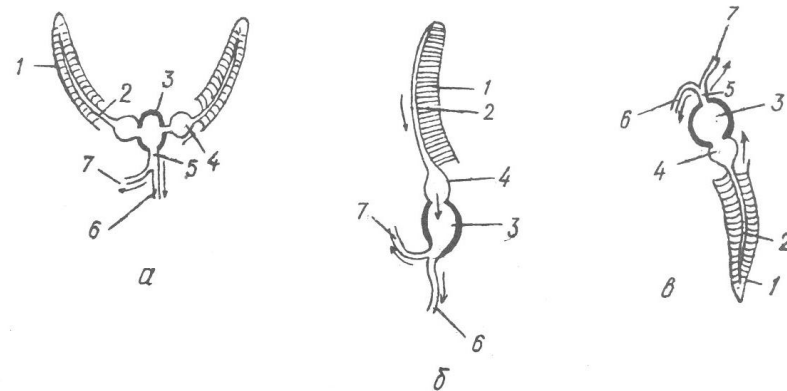


Рис. 64. Схема розташування ктенідій, серця та аорти в різних червононогих:
а, б — види підкласу *Prosobranchia* з двома та одним ктенідіями відповідно; в — види підкласу *Opisthobranchia*; 1 — ктенідій; 2 — виносна зяброва судина; 3 — шлуночок серця; 4 — передсердя; 5 — аорта; 6 — внутрішня аорта; 7 — головна аорта

Видільна система складається з пари нирок, що є видозміненими целомодуктами. У примітивних форм зберігаються права та ліва нирки, а в більшості залишається лише ліва. Нирка має вигляд великого мішка (див. рис. 60), один кінець якого відкривається в перикардій (ділянка целома), від її другого кінця відходить довгий сечовід, який відкривається видільним отвором у мантіяну порожнину. Внутрішня порожнина нирки вкрита складками, які збільшують її поверхню, а стінки обплетені численними кровоносними судинами.

Кровоносна система червононогих має складну будову. Серце в різних систематичних групах відрізняється будовою та положенням, що пов'язано з розташуванням та будовою органів дихання. Найпримітивніші форми підкласу *Prosobranchia* з двома симетричними зябрами мають симетричне серце, яке складається з шлуночка та двох передсердь і міститься по серединній лінії тіла на передньому кінці за головою; через шлуночок проходить задня кишка. У форм з більш-менш редукованою правою зяброю редукується й праве передсердя. У деяких видів праве передсердя зменшене і сліпо замкнене, що пов'язано з редукцією правої зябри та

зябрової вени, яка впадає в це передсердя. У всіх інших слимаків (вищі представники підкласу *Opisthobranchia* та *Pulmonata*) зберігається лише ліве передсердя, тоді як праве повністю зникає. Положення передсердя, що залишилося, залежить від розташування зябри або легені (рис. 64). У передньозябрових та легеневих воно залишається попереду шлуночка, а в задньозябрових опиняється позаду нього, оскільки зябра зміщується далеко назад. Здебільшого серце лежить над задньою кишкою, у деяких примітивних *Prosobranchia* (*Rhipidoglossa*) шлуночок пронизує задня кишка. Серце оточене перикардієм (ділянка целома).

Від серця бере початок одна передня аорта, яка потім поділяється на головну аорту, що несе кров до переднього кінця тіла, та нутрошеву аорту, від якої відходять багато гілок (артерій) до різних органів (кишечника, печінки, статевої залози тощо). Вищі червононогі мають дуже розгалужену артеріальну систему. Дрібні гілочки артерій переходять у дрібні капіляри, які розгалужуються в усіх органах. З них кров потрапляє в лакуни (щілини в паренхімі), особливо розвинені в носі та по краю мантиї, а потім збирається в більш-менш великі венозні синуси, що оточують кишечник, печінку та статеву залозу. Синуси є ділянками первинної порожнини тіла (схізоцеля), відмежованими сполучнотканинними мембранами, і з'єднані між собою через пори в цих мембранах. Найбільший з венозних синусів — це тулубний, в якому лежить передній відділ травної системи; крім того, є великий вісцеральний синус, ниркові та ректальний синуси.

Із синусів венозна кров надходить у вени, проходячи при цьому крізь нирку, де звільнюється від екскретів, а також через зябру, де насичується киснем, і врешті-решт потрапляє до передсердя, а звідти — у шлуночок. Отже, серце наповнюється переважно артеріальною кров'ю, лише незначна її частина надходить у передсердя, минаючи органи дихання.

У *Pulmonata* кров із великих синусів надходить у кільцевий синус, який оточує легеню, а звідти — у сітку судин, які пронизують стінку легені. Окиснена кров збирається в легеневу вену, яка впадає у передсердя.

Кров здебільшого безбарвна, містить пігмент гемоціанін, до складу якого входить мідь, через що на повітрі кров синіє. У деяких видів, наприклад роду *Planorbis*, кров містить червоний гемоглобін. У крові є амебоїдні клітини.

Органи дихання червононогих надзвичайно різноманітні. Більшість червононогих живе у воді й дихає зябрами. Первинними органами дихання є одна пара ктенідій, які лежать у мантийній порожнині. Характерною особливістю ктенідій є

те, що біля основи кожного з них розташований орган хімічного чуття — осфрадій. Ктенідій має вигляд видовженого двопірчастого придатка, який складається з осьового стрижня з двома рядами зябрових пелюсток.

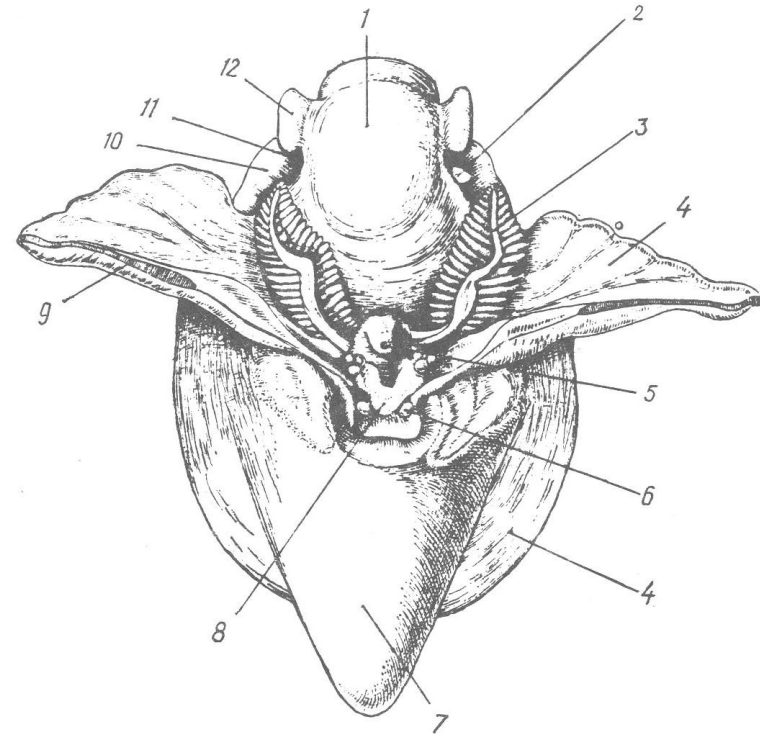


Рис. 65. Ктенідії в мантийній порожнині *Puncturella noachina* (підклас *Prosobranchia*, черепашку видалено, мантийну порожнину розтято). Вигляд зі спинної сторони:

1 — голова; 2 — копулятивний орган; 3 — ктенідій; 4 — мантия; 5 — анус; 6 — мантийне шупальце; 7 — нутрошевий мішок; 8 — сифональна лопать мантиї; 9 — лінія, по якій розрізано мантию; 10 — передній край ноги; 11 — око; 12 — головне шупальце

У найбільш примітивних *Prosobranchia* (наприклад, *Puncturella* з родини *Fissurellidae*), два однаково розвинених ктенідія лежать у мантийній порожнині симетрично на передньому кінці тіла, над головою, і кінцями спрямовані вперед (рис. 65). У деяких *Prosobranchia* (*Haliotis*) правий ктенідій менший, ніж лівий, і, крім того, ктенідій по всій довжині приростає до стінки мантийної порожнини. В інших *Gastropoda* зберігається лише один лівий ктенідій, і він теж може видозмінюватись або редукуватись. У багатьох молюсків з двопірчастого він стає однопірчастим, приростаючи одним краєм до стінки мантиї. Задньозяброві (*Opisthobranchia*) мають лише один ктенідій, зміщений назад по правій стороні

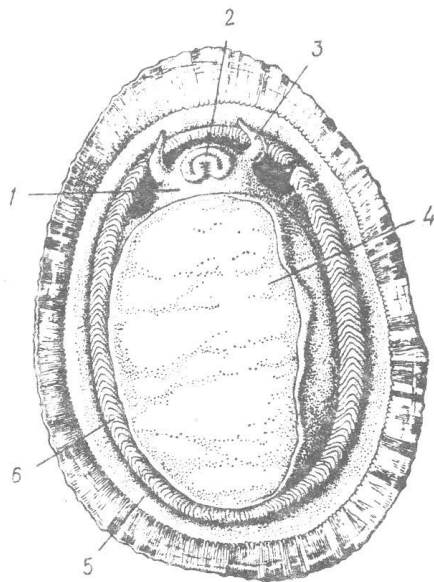


Рис. 66. *Patella pontica* (підклас Prosobranchia) з черевної сторони: 1 — голова; 2 — рот; 3 — шупальце; 4 — нога; 5 — мантія; 6 — адаптивні зябра

тіла і обернений кінцем назад, а не вперед, як у Prosobranchia (див. рис. 64, а, б).

У кожному підкласі Gastropoda є форми, в яких справжні зябра зникли і вторинно замінилися іншими органами дихання. Наприклад, у чорноморських морських блюдечок (рід *Patella* підкласу Prosobranchia) по всьому краю мантії розвиваються численні скла-

дочки, які фізіологічно відповідають ктенідіям, а морфологічно є новоутвореннями, що називаються адаптивними зябрами (рис. 66). У голозябрових (ряд Nudibranchia підкласу Opisthobranchia) адаптивні зябра також розташовані по краю мантії або утворюють віночок пірчастих виростів навколо ануса. У деяких з них (родина Aeolididae) зябрами є шупальцеподібні вирости спинної сторони тіла (див. рис. 56, в), про які вже згадувалося. Деякі Opisthobranchia зовсім не мають органів дихання і дихають всією поверхнею тіла (наприклад, *Clione* з ряду Pteropoda).

Наземні моллюски підкласу легеневи (Pulmonata) перейшли до повітряного дихання, їхня мантійна порожнина перетворилася на легеню, заповнену повітрям. Край мантії в них зростається майже по всій довжині зі стінкою тіла, залишаючи лише невеличкий дихальний отвір, а на внутрішній стінці легені розвивається сітка численних кровеносних судин (рис. 67), через які відбувається газообмін. Деякі Pulmonata повернулися до життя в прісних водоймах, але в переважній більшості з них збереглося легеневе дихання. Відомі випадки, коли моллюски мають подвійне дихання, наприклад прісноводна котушка (*Planorbis corneus*), в якій поряд із легенею є адаптивна зябра.

Нервова система в різних груп червоногих має різну будову. У нижчих форм гангліїв або немає, або вони слабо виражені, і нервова система складається зі стовбурів, на яких рівномірно розташовані нервові клітини, чим нагадує нервову систему хітонів. Наприклад, у *Naliothis* (Prosobranchia) є

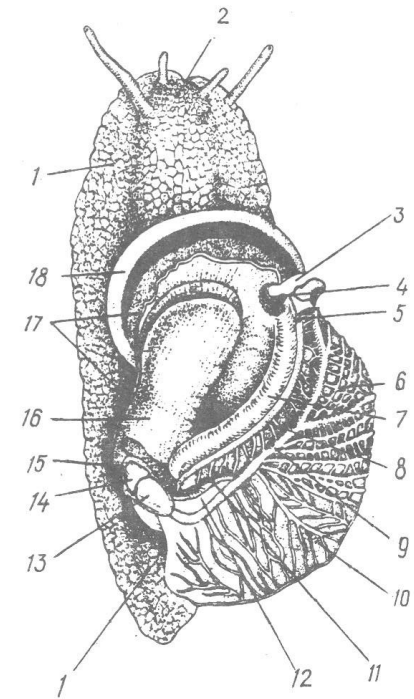


Рис. 67. *Helix pomatia* з розтятою мантійною порожниною (вигляд зі спинної сторони):

1 — нога; 2 — голова; 3, 4, 5 — дихальний, анальний та видільний отвори; 6 — легеневі судини; 7 — пряма кишка; 8 — вторинний сечовід; 9 — легенева вена; 10 — мантія; 11 — первинний сечовід; 12 — нирка; 13 — передсердя; 14 — шлуночок; 15 — перикардій; 16 — дно мантійної порожнини; 17, 18 — лінія розрізу мантії та її край

широкий слабо диференційований церебральний тяж, від якого відходять нерви до органів чуття голови, уздовж ноги тягнуться два педальні стовбури, але вже є відокремлені парні парієтальні та один вісцеральний ганглії.

У більшості червоногих замість стовбурів утворюються парні ганглії. Такий тип нервової системи називається розкидано-вузловим.

Загальний план будови нервової системи червоногих наведено на рис. 68. У голові над глоткою розташовані *церебральні* ганглії, з'єднані між собою церебральною комісурою. У передній частині ноги лежать *педальні* ганглії, з'єднані між собою під глоткою педальною комісурою, а з церебральними гангліями — конективами. Від церебральних гангліїв відходять довгі стовбури — плевровісцеральні конективи з трьома парами гангліїв: *плевральними*, *парієтальними* та *вісцеральними*; останні можуть з'єднуватися в один непарний. Крім названих, є ще додаткові ганглії, які іннервують окремі органи, наприклад *букальний*, що іннервує глотку. У всіх Prosobranchia та деяких нижчих представників інших класів плевровісцеральні конективи перехрещуються так, що лівий парієтальний ганглії переміщується на правий бік тіла, а правий — на лівий. Таке явище зветься *хіастоневрією* (перехрестом). У більшості легеневи та задньозябрових моллюсків перехрест конектив зникає, але права плевровісцеральна конектива буває коротша за ліву. У вищих червоногих (більшість Pulmonata) усі ганглії концентруються навколо глотки, і плевровісцеральні конективи майже не виражені, ніякого перехресту між ними не існує. Так, у виноградного слимака *Helix pomatia* (Pulmonata) центральна нервова система складається з кільця, яке оточує стравохід (рис. 69); над страво-

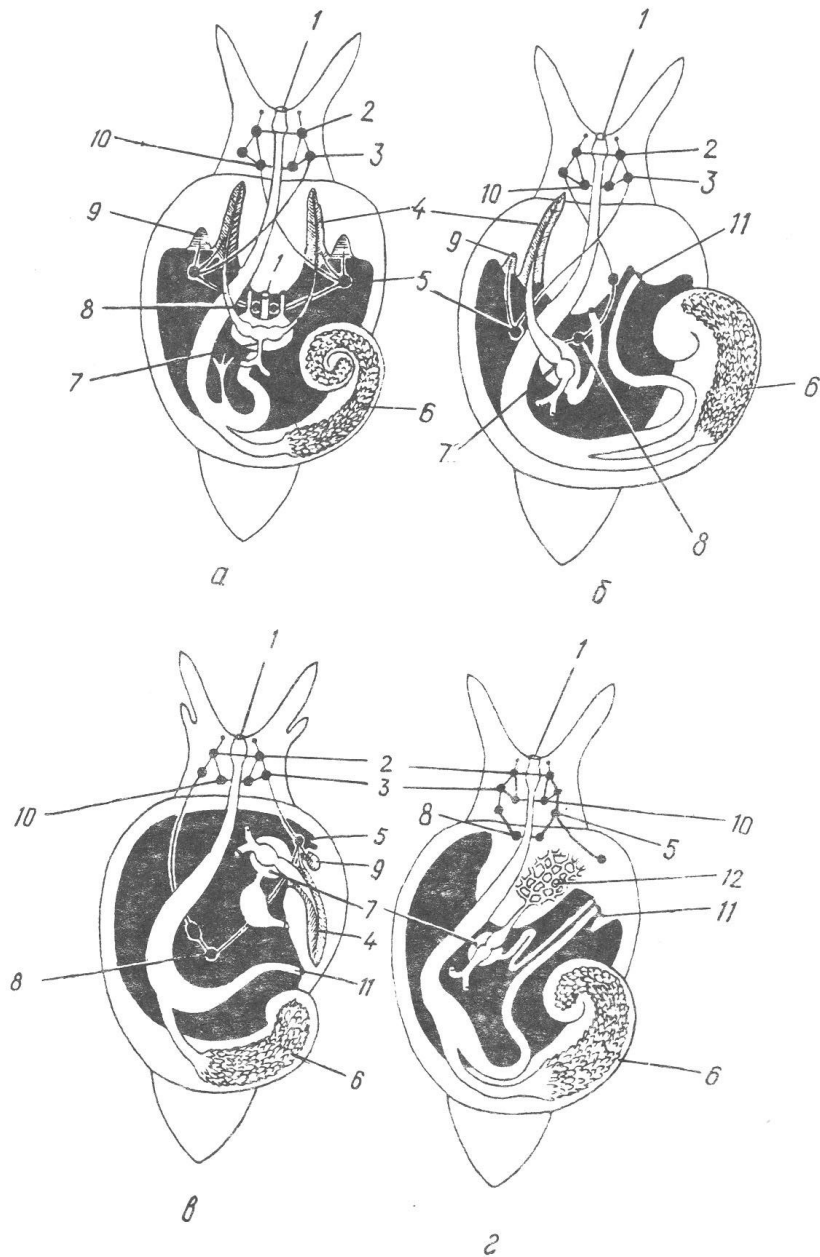


Рис. 68. Схема планів будови червоногих:

а, б — Prosobranchia з двома та одним ктенідіями відповідно; в — Opisthobranchia; г — Pulmonata; 1 — рот; 2, 3 — церебральний та плевральний ганглії; 4 — ктенідій; 5 — парієтальний ганглії; 6 — печінка; 7 — перикардій; 8 — вісцеральний ганглії; 9 — осфрадій; 10 — педальний ганглії; 11 — анус; 12 — легеня

ходом розташовані церебральні ганглії, а під ним — сім тісно зближених гангліїв: пари педальних і плевральних, а також паліальний, парієтальний та абдомінальний. Від них відходять довгі нерви до різних частин тіла.

Крім центральної нервової системи, у носі червоногих залишається периферичне дифузне нервеве сплетення, яке міститься в шкірі, а також нервеве сплетення у внутрішніх органах (ентодермальне за походженням).

До складу центральної нервової системи Gastropoda входять також *нейросекреторні клітини*, які виділяють гормони. Вони розташовані в різних гангліях, але найбільше їх у церебральних. Ендокринні механізми молюсків вивчено значно менше, ніж членистоногих. Відомо, що гормони, які виділяють нейросекреторні клітини, регулюють дозрівання статевих продуктів, водний обмін тощо.

Червоногі мають різноманітні, добре розвинені органи чуття. Чуття дотику зосереджено переважно на щупальцях, бічних губах, краях мантиї, меншою мірою — на ділянках шкіри, які не прикриті черепашкою.

Органами хімічного чуття є осфрадії та губні щупальця. Осфрадії розташовані біля основи ктенідій; якщо є один ктенідій, то відповідно буває один осфрадій.

За будовою він схожий на зябру, тільки менших розмірів, і має форму видовженого валка, по обидва боки якого лежать 90—150 листочків. Поверхня кожного листочка вкрита епітелієм, більша частина якого чутлива. Всередині валка міститься скупчення нервових клітин, від якого відходять нерви до листочків, де утворюють вільні нервові закінчення. Осфрадії іннервуються від парієтальних гангліїв; вони визначають придатність води, що надходить до мантийної порожнини, для дихання. У легеневих молюсків осфрадійів немає.

Органами смаку та нюху також є передня пара головних щупалець. Спеціальними дослідженнями доведено, що хімічне чуття мають не тільки щупальця, а й шкіра голови та

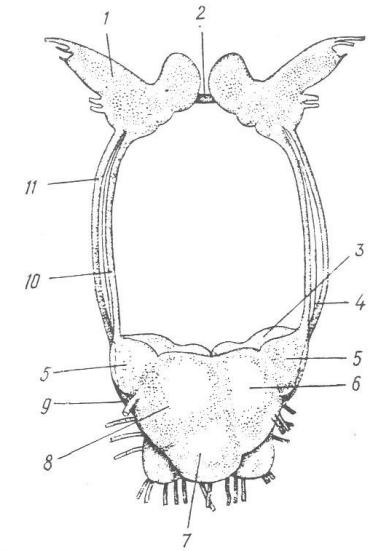


Рис. 69. Центральна нервова система *Helix pomatia*:

1 — церебральний ганглії; 2 — церебральна комісура; 3 — педальний ганглії; 4 — нерв статоциста; 5, 6, 7, 8 — плевральний, парієтальний, абдомінальний та паліальний ганглії; 9 — статоцист; 10, 11 — цереброплевральна та церебропедальна конективи

ноги, але найбільшою мірою — це ділянка шкіри, що вистилає вхід до мантийної порожнини.

Усі *Gastropoda* мають органи рівноваги —статоцисти. Вони лежать на поверхні педальних гангліїв, але іннервуються від церебральних. Звичайно це пара замкнених пухирців, епітелій яких складається з війчастих і чутливих клітин, останні іноді утворюють на стінці пухирця особливе скупчення —слухову пляму. Пухирець заповнює рідина, в якій плавають 1—100 конкрецій (слухові камінці). Різне положення їх устатоцистах та натискання то на одну, то на іншу чутливі клітини дає змогу тварині орієнтуватись у просторі.

Органами зору червоногих є пара очей, розташованих на голові біля основи або на кінчиках задньої пари щупалець. Будова очей різноманітна. У малорухливих видів, наприклад морських блюдечок (*Patella*), очі найпримітивніші серед червоногих. Це широко відкритий вигин покривів, дно якого утворює сітківку, або ретину. Остання складається із зорових та опорних клітин. Зовнішня частина ретинального шару утворює темну пігментовану зону, над якою розташований шар світлочутливих паличок, пов'язаних із зоровими (ретинальними) клітинами. Опорні клітини виділяють на поверхні сітківки шар кутикули. Від базальних кінців зорових клітин відходять нервові відростки, що утворюють зоровий нерв, який пов'язаний із церебральним ганглієм. Значно складнішу будову має око виноградного слимака. Воно побудоване за типом очного пухиря (рис. 70). Порожнина його зайнята сферичною лінзою —кришталіком; між ним і стінкою пухиря є шар склоподібного тіла. Око прилягає до епітелію щупальця, який у цьому місці прозорий і зветься зовнішньою рогівкою. Передня стінка очного пухиря пігментована й прозора —це внутрішня рогівка. Задня й бічні стінки ока пігментовані —це сітківка (ретина). Вона складається з двох типів високих клітин, які чергуються одна з одною. Одні з них —пігментні, інші —зорові. Останні на зовнішніх кінцях мають чутливі палички, а базальних —відростки, які утворюють зоровий нерв.

Статеві системи у червоногих мають різну будову. *Prosobranchia* здебільшого роздільностатеві, а *Pulmonata* і *Opisthobranchia* —гермафродити. Статеві залози майже завжди одна: у роздільностатевих —це яєчник або сім'яник, а в гермафродитів —гермафродитна залоза, в якій утворюються і яйцеклітини, і сперматозоїди. Нижчі червоногі не мають спеціальних статевих проток, і статеві залози відкриваються в них у праву нирку. Так, у роздільностатевих морських блюдечок (*Patella*) непарний сім'яник або яєчник у період розмноження розростається і заповнюється статевими продук-

тами, які виводяться в порожнину правої нирки через тимчасовий прорив її стінки, а звідти через видільну протоку викидаються назовні; запліднення в них зовнішнє.

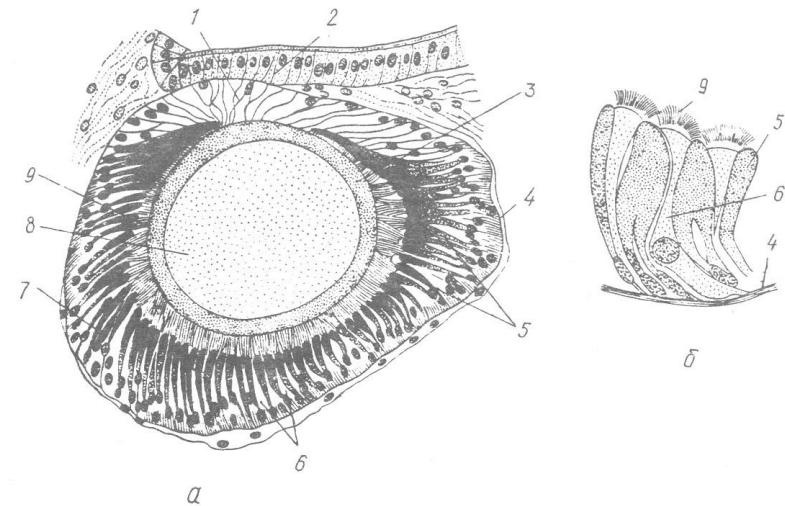


Рис. 70. Око *Helix pomatia*:

a — зріз через око; *b* — ділянка сітківки при великому збільшенні; 1, 2 — внутрішня та зовнішня рогівки; 3 — склоподібне тіло; 4 — сполучнотканинний базальний шар; 5, 6 — пігментні та зорові клітини; 7 — сітківка; 8 — кришталік; 9 — світлочутливі палички.

Гонади деяких *Prosobranchia* мають власні вивідні протоки простої будови: у самця —це сім'япровід та копулятивний орган, розташований поблизу від статевого отвору; у самиці —яйцепровід, який може утворювати місцеве розширення —матку, а також бічний виріст —сім'яприймач.

Статеві протоки гермафродитних *Pulmonata* та *Opisthobranchia* набагато складніші. Наприклад, у виноградного слимака (див. рис. 60) є одна гермафродитна залоза, яка розташована між частками печінки. Вона продукує і яйцеклітини, і сперматозоїди. Від гермафродитної залози відходить гермафродитна протока, в яку впадає канал особливої білкової залози. Далі вона розширюється і перетворюється на широку складчасту трубку —сім'яяйцепровід. На поперечному розрізі через нього видно, що його внутрішня порожнина поділена на широку частину, через яку проходять яйцеклітини, і вузький жолобок, що проводить сперматозоїди. Далі ця спільна протока поділяється на два самостійні канали: яйцепровід і тонший сім'япровід. Яйцепровід сполучається довгим каналом із круглим мішечком —сім'яприймачем. Далі яйцепровід переходить у товстостінну піхву, в яку, крім того, відкриваються два пучки пальцеподібних залоз та товстий ве-

ликий мішок любовної стріли. Піхва відкривається в статеву клоаку. Сім'япровід переходить у мускулястий чоловічий копулятивний орган, біля основи якого впадає трубчастий придаток — джгут (бич). Копулятивний орган закінчується в статевій клоаці, але при копуляції він випинається назовні.

Гермафродитна залоза виробляє як яйцеклітини, так і сперматозоїди, що надходять спочатку в спільну гермафродитну протоку. Білкова залоза виділяє білок, який обволікає запліднені яйцеклітини і є поживною речовиною для зародка. Джгут виділяє клейку речовину, яка склеює сперматозоїди в сперматофор. Сім'яприймач слугує для зберігання чужої сперми, одержаної при паруванні. Любовна стріла під час копуляції випинається через статеву клоаку і слугує для подразнення партнера, втикаючись у його шкіру.

У виноградного слимака під час копуляції кожна особина виконує роль і самця, і самиці, при цьому вони обмінюються сперматофорами. Після цього сперматофори із сперматозоїдами проникають у сім'яприймачі. Запліднені яйця оточуються секретом білкової залози та захисною оболонкою. Слимак викопує в ґрунті ямку і відкладає туди яйця.

У деяких видів черевоногих у гермафродитній залозі розвиваються по черзі то яйцеклітини, то сперматозоїди, і тому такі слимаки в якийсь певний час бувають або самцями, або самицями.

Більшість черевоногих відкладають яйця в коконі. Водяні форми іноді оточують яйце драглистою масою у вигляді стрічок, шнурів тощо, а наземні закопують яйця в землю. Бувають випадки піклування про нащадків: яйця виношуються молосками на поверхні тіла або в мантийній порожнині. Нарешті, трапляються і живородні форми, такі, наприклад, як прісноводні живородки *Viviparus*, в яких запліднені яйця розвиваються в яйцепроводі, а назовні виходить уже сформована молодь.

Яйця черевоногих найчастіше мають мало жовтка. Дробіння в них проходить за спіральним типом і багато в чому нагадує дробіння поліхет. Гастрюляція відбувається шляхом інвагінації або епіболії, або вrostанням всередину бластули щільного зачатка. Бластопор набуває щілиноподібної форми і замикається ззаду наперед; на місці його переднього краю залишається отвір, який перетворюється на ротовий.

У примітивніших *Gastropoda* (наприклад, у *Patella*) гастрюла перетворюється на личинку трохофору (рис. 71, а), яка має тім'яний орган з китицею війок, прототрох і наскрізний кишечник. Стадія трохофори нетривала і властива не всім черевоногим. Вона невдовзі перетворюється на велігера (рис. 71, б, в), характерними ознаками якого є наявність паруса,

зачатків черепашкової залози, ноги та радули. Парус має вигляд 2- або 3-лопатевої шкірної складки, по краю якої проходять прототрох і метатрох з харчовою борозенкою поміж ними. Черепашкова залоза закладається як впинання ектодерми на спинній стороні личинки, на дні якого виді-

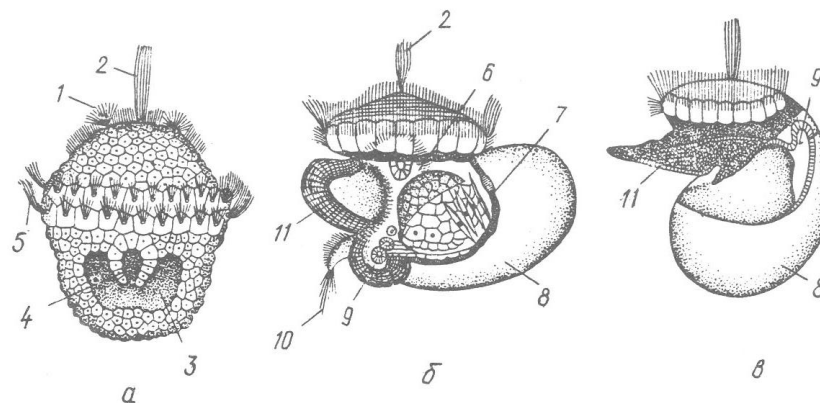


Рис. 71. Розвиток *Patella* (Prosobranchia):

а — трохофора; б — велігер перед закручуванням; в — після нього; 1 — війки верхньої півкулі; 2 — тім'яний пучок війок; 3 — мезодермальні смужки, що просвічують крізь покриви; 4 — рот; 5 — прототрох; 6 — кишечник; 7 — внутрішній мішок; 8 — черепашка; 9 — мантия; 10 — війки задньої частини тіла; 11 — зачаток ноги

ляється органічна речовина черепашки (конхіолін), а потім вона вивертається, утворюючи нижню личинкову черепашку. Згодом на органічній основі черепашки відкладаються вапнякові шари. Краї черепашкової залози перетворюються на край мантиї. У вигляді вип'ячування шкірних покривів на черевній стороні тіла з'являється нога.

Після більш-менш тривалого періоду планктонного життя велігер опускається на дно і завершує метаморфоз; личинкові органи (шкірні покриви, парус тощо) дегенерують. У ході метаморфозу білатеральносиметрична личинка набуває асиметрії, характерної для дорослих форм.

У більшості черевоногих стадія трохофори формується під захистом яйцевих оболонок, з яких виходить вже велігер. В усіх наземних та прісноводних слимаків, а також частини морських з яйця виходить цілком сформований молоск, який значно менший за дорослого і має черепашку всього з одним-двома обертами. Ріст тіла слимаків і збільшення розмірів черепашки відбувається шляхом поступового утворення нових обертів або розростанням в ширину одного чи двох останніх обертів. Саме такий спосіб характерний для видів із широкою ковпачкоподібною черепашкою.

План будови дорослих черевоногих відрізняється від плану будови личинки. У *Gastropoda*, на відміну від хітонів,

соленогастрів та двостулкових, відбувається посилений ріст спини при малому рості в довжину. Це призводить до відносного зближення рота й ануса та утворення петлі кишечника («анопедіальний вигин»). На спині утворюється горб — нутрощевий мішок, в який втягується кишечник (рис. 71, б). Цей горб вкривається черепашкою і для більшої

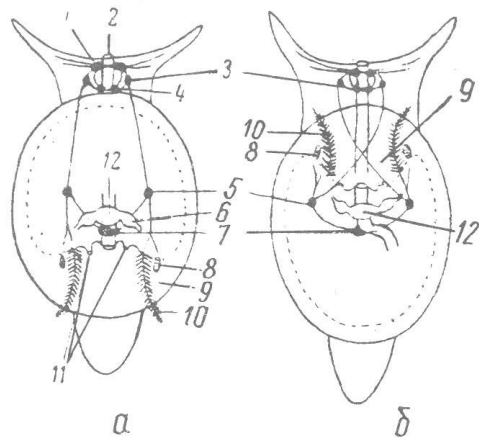


Рис. 72. Схема розташування мантийного комплексу органів черевоногого молюска: а, б — перед та після його закручування; 1 — церебральний ганглії; 2 — рот; 3, 4, 5 — плевральний, педальний та парієтальний ганглії; 6 — передсердя; 7 — вісцеральний ганглії; 8 — осфрадій; 9 — мантийна порожнина; 10 — ктенідій; 11 — видільні отвори; 12 — шлуночок серця

компактності закручується спіраллю.

Друга перебудова полягає в торсійному процесі, який відбувається в усіх черевоногих (рис. 72). Це — поворот нутрощевого мішка разом із черепашкою, яка його вкриває, та мантийним комплексом органів відносно голови й ноги проти годинникової стрілки (якщо дивитись зі спини) на 180°.

У результаті мантийний комплекс органів опиняється біля переднього кінця тіла; зябра верхівками спрямовані вперед, а закруток черепашки обернений назад. Наслідком торсійного процесу є перехрест плевровісцеральних конективів (хіастоневрія).

Торсійний процес у різних підкласах проходить по-різному. У найпримітивніших Prosobranchia (наприклад, Patella) він відбувається на стадії велігера протягом кількох хвилин, коли личинки крутять свій нутрощевий мішок у різних напрямках, а потім повертають його останній раз, і таке положення фіксується назавжди. У більшості черевоногих торсійний процес відбувається під час ембріонального розвитку шляхом нерівномірного росту окремих частин зародка, а з яйця виходить вже стадія з хіастоневрією. У результаті торсійного процесу виникає асиметрія лише в стебельці, тобто тій частині тулуба, яка з'єднує голову й ногу з нутрощевим мішком.

Інші прояви асиметрії пов'язані з асиметрією самого нутрощевого мішка, який повторює оберти турбоспіралі черепашки, та асиметрією вустя черепашки, яка виникає внаслідок зміни способу її носіння (рис. 73). Більшість слимаків із турбоспіральною черепашкою носить її в косому поло-

женні: верхівка черепашки піднята вгору й відведена дещо назад, але розташована не на середній лінії тіла, яка проходить через білатеральносиметричні голову й ногу, а праворуч від неї. Через це вустя черепашки лежить навскіс, і рух води, що надходить до мантийної порожнини для дихання, є

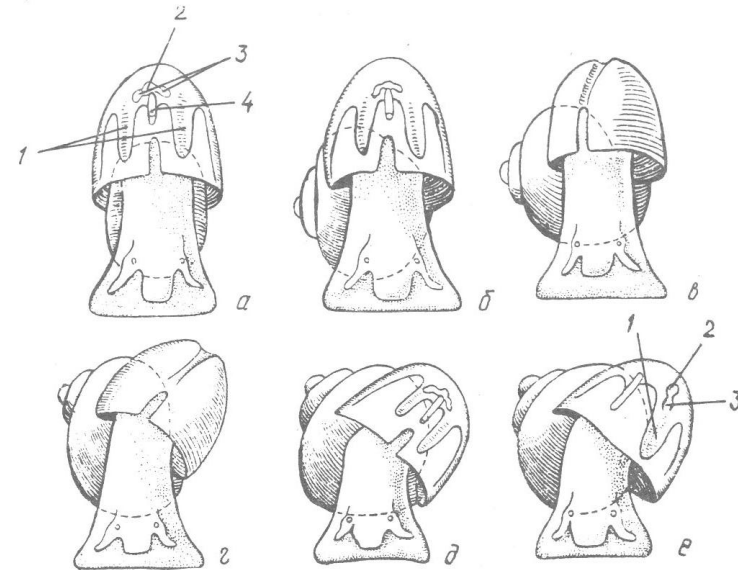


Рис. 73. Схема зміни способу носіння черепашки при переході її від плоско-спіралі до турбоспіралі форми (вигляд зверху):

а—в — висування верхівки черепашки вбік і утворення турбоспіралі; г—е — зміна способу носіння черепашки та утворення асиметрії мантийного комплексу; 1 — ктенідій; 2 — шлуночок серця; 3 — передсердя; 4 — задня кишка

нерівномірним: до ширшої лівої частини вода надходить інтенсивніше, ніж до правої. Внаслідок цього у більшості Prosobranchia з турбоспіральною черепашкою правий ктенідій або менший за лівий, або зовсім редукований. Відповідно редукується й праве передсердя, до якого йде кров з цього ктенідія. Описані перетворення відбуваються в індивідуальному розвитку приховано, шляхом нерівномірного росту органів правої і лівої сторін.

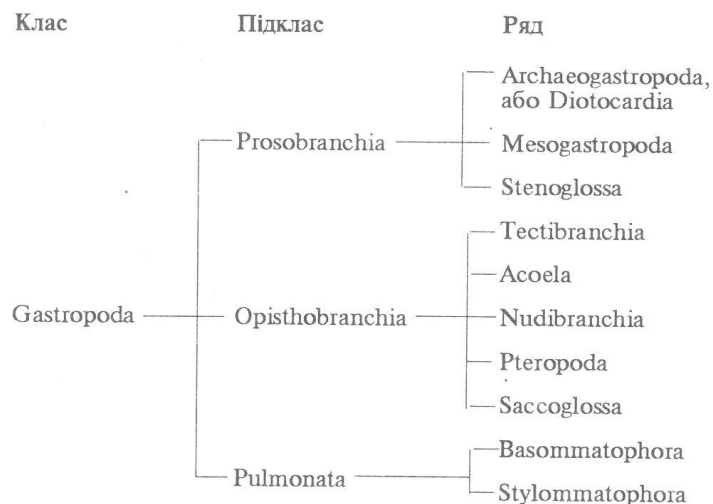
В Opisthobranchia мантийна порожнина напрямлена не вперед, а назад, і лежить на правій стороні тіла, хіастоневрії немає. Вважають, що це є наслідком повороту черепашки в протилежному, ніж при торсійному процесі, напрямку, тобто за годинниковою стрілкою, у результаті чого плевровісцеральні конективи розкручуються. У Pulmonata, хоча мантийний комплекс органів і напрямлений уперед, але хіастоневрії теж немає, проте це пов'язано з укороченням або зникненням конективів і концентрацією всіх гангліїв навколо глотки (див. рис. 68).

Червоногі є складовими багатьох біоценозів морів, океанів, прісних водойм та суходолу. Багато видів червоногих поїдається рибами, амфібіями, рептиліями, птахами та ссавцями. На суходолі ними живляться також комахи. У порожній черепашки водяних слимаків заселяються поліхети, губки, кишковопорожнинні, личинки комах, а черепашки наземних слимаків використовують мух та ос для відкладання яєць.

Багато видів червоногих використовується людиною в їжу (виноградний слимак, галіотіси, букцинуми, літорини тощо), а також для виготовлення прикрас, гудзиків, амулетів, для інкрустаційних робіт, особливо ціняться черепашки з розвиненим перламутровим шаром.

Негативне значення червоногих полягає в тому, що деякі з них є проміжними хазяями трематод — паразитів людини та свійських тварин (ставковики, бітінії).

Існують різні варіанти системи класу Gastropoda. Традиційно їх поділяють на три підкласи: Передньозяброві (Prosobranchia), Задньозяброві (Opisthobranchia) та Легеневі (Pulmonata), хоча останнім часом Передньозяброві розбивають на кілька самостійних підкласів. Проте нова система ще не є загальноновизнаною, тому наводимо традиційну систему.



ПІДКЛАС ПЕРЕДНЬОЗЯБРОВІ (PROSOBRANCHIA)

Передньозяброві — найбільша і найрізноманітніша група червоногих. Серед них є морські й прісноводні форми, а деякі з них перейшли до життя на суходолі, але в дуже вологих місцях. Більшість із них має добре розвинену спірально закручену черепашку; у деяких черепашка має форму

ковпачка або блюдця. Мантійна порожнина напрямлена вперед, у ній містяться справжні зябра, або ктенідії. У деяких груп ктенідії, нирки та передсердя парні, у більшості ж органи правого боку редукуються. Для всіх Prosobranchia характерна хіаSTONEВРІЯ (перехрест плевровісцеральних конектив). Нога, як правило, добре розвинена і в більшості видів має кришечку, за допомогою якої щільно закривається вустя черепашки.

Система Prosobranchia дуже складна. Традиційний поділ цього класу на ряди Двопередсердієві, або Стародавні червоногі (Diotocardia, або Archaeogastropoda) та Однопередсердієві (Monotocardia), та інші варіанти системи є штучними. Сучасний аналіз цих груп показав, що їх потрібно розділити на велику кількість (близько 30) рядів. Розробку нової системи ще не завершено, тому наводимо один із традиційних варіантів (див. схему на с. 92).

Ряд Стародавні червоногі, або Двопередсердієві (Archaeogastropoda, або Diotocardia). Це найбільш примітивні червоногі моллюски, які мають два або здебільшого один ктенідій, дві нирки з парою видільних отворів та два передсердя. Замість педальних гангліїв у нозі містяться педальні нервові стовбури, з'єднані між собою комісурами.

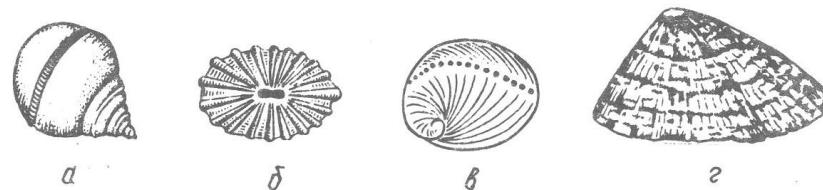


Рис. 74. Ряд Archaeogastropoda:

a — Pleurotomaria; б — Fissurella; в — Haliotis; з — Patella

У представників родин Pleurotomariidae, Haliotidae та Fissurellidae ктенідії парні. У черепашці цих моллюсків є один або кілька отворів, через які виходить вода з мантіяної порожнини. Мантіяний комплекс органів симетричний лише в представників родини Pleurotomariidae (рис. 74, a). Види роду Pleurotomaria живуть в Індійському океані, особливо багато їх біля берегів Японії. Їх турбоспіральна черепашка досить велика (близько 20 см), з довгою вирізкою вздовж останнього оберта. До наших днів дожили лише кілька видів цього роду, а викопних видів — кілька сотень.

Представники родини Морські вушка (Haliotidae) мають асиметричний мантіяний комплекс: правий ктенідій менший, ніж лівий. Haliotis, який мешкає на літоралі та субліторалі тропічних морів, має сплюснену вухоподібну чере-

пашку, пронизану рядом невеличких отворів (рис. 74, в). За допомогою могутньої ноги з широкою підошвою ці моллюски так присмоктуються до поверхні каміння, що витримують удари найсильніших хвиль. Основа ноги оточена складкою шкіри — *epinodіумом*, по краю якого містяться численні щупальцеподібні придатки — органи дотику. Черепашки галіотісів мають добре розвинений, переливчастий перламутровий шар; через це їх використовують для інкрустаційних робіт, виготовлення прикрас та гудзиків. У черепашках цих моллюсків зрідка трапляються дуже цінні перлини незвичайних зеленувато-синіх відтінків. Біля берегів Японії трапляється *Halіotis gigantea* з черепашкою 10—20 см, на середземноморському узбережжі Європи — *H. tuberculata* дещо менших розмірів.

Парні ктенідії та два передсердя мають численні види родини *Fissurellidae*. Їхня черепашка позбавлена перламутрового шару і має вигляд низького ребристого конуса з отвором на верхівці (рис. 74, б). Представники цієї родини поширені в морях обох півкуль. У Чорному морі, але тільки в районі Босфора, трапляється один вид — *Diodora grasea*.

До представників попередньої родини зовні подібні так звані морські блюдечка, які належать до трьох близьких родин: *Patellidae*, *Tecturidae* та *Lepetidae*. Вони мають ковпачкоподібну черепашку, але без отворів (рис. 74, д). Важливою анатомічною ознакою морських блюдечок є наявність у них не двох, а одного передсердя, що пов'язано зі зміною органів дихання. У представників родини *Patellidae* обидва ктенідії редукуються, а замість них на нижній поверхні мантиї розвиваються вторинні (адаптивні) зябра. Вода, омиваючи зябра, виходить із мантийної порожнини через вустя. Нирки парні, проте права більша за ліву.

Пателіди поширені в різних морях, навіть в опріснених внутрішніх. Поширена в Чорному морі *Patella tarentina* належить до числа типових мешканців морської прибіжної смуги; цей вид проник і в Азовське море. Ці моллюски живуть на берегових скелях, щільно присмоктуючись до них своєю ногою; іноді вони заповзають по скелях вище рівня води. Живляться пателіди водоростями, зішкрібаючи їх із поверхні скель радулою з дуже міцними зубами. Доведено, що до їх складу входить залізо. Зуби швидко стираються, тому піхва радули, в якій утворюються нові зуби, надзвичайно довга і закручена спіраллю. Пателіди їстівні.

Численні види родини *Trochidae* мають лише один, лівий, ктенідій, але в них зберігаються два передсердя й парні нирки. Черепашка спіралльно закручена у вигляді конусоподібної башти, іноді з виступами. Черепашки видів роду

Trochus, що мешкають на невеликих глибинах в Індійському та Тихому океанах, дають високої якості перламутр, який використовують для виготовлення гудзиків та прикрас. У Чорному морі живуть кілька дрібних видів роду *Gibbula*, які не мають промислового значення.

Серед слимаків із двома передсердями, але з одним ктенідієм, є форми, які перейшли до життя в прісних водоймах. Це представники родини *Neitidae*. Більшість видів цієї родини — мешканці морів, деякі з них, наприклад *Theodoxus pallasi*, живуть в опріснених морях (Азовському, Аральському, Каспійському), а *T. fluviatilis* — у річках (Дніпро, Південний Буг тощо) та озерах. Ці невеличкі моллюски тримаються звичайно ближче до поверхні води на прибережному камінні та занурених у воду стеблах рослин. Часто їх знаходять і вище урізу води, навіть у спеку. Вустя черепашки щільно закривається кришечкою.

Ряд Мезогастроподи (*Mesogastropoda*). Представники цього ряду мають лише органи лівої сторони: один (лівий)

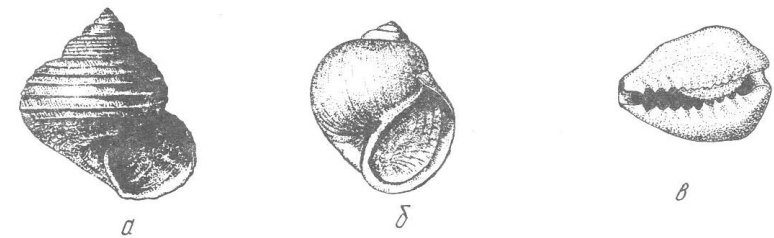


Рис. 75. Ряд *Mesogastropoda*:

a — *Littorina littorea*; *b* — *Cryptonatica*; *c* — *Cypraea moneta*

ктенідій, передсердя та нирку. У деяких форм, особливо в тих, які перейшли до життя в прісних водоймах або на суходолі, ктенідій або зникає зовсім, або замінюється на вторинні зябра. У нозі розвинені педальні ганглії. На нозі є кришечка.

До цього ряду належать як морські, так і прісноводні форми. Деякі з них пристосувалися до життя в дуже вологих місцевостях суходолу — переважно мешканці тропічних та субтропічних лісів.

Типовими мешканцями прибережної смуги морів є види родини *Littorinidae*. Один із видів цієї родини — *Littorina littorea* (рис. 75, *a*) — належить до найпоширеніших моллюсків північної півкулі. Літорина тримається на водоростях, палях, камінні; під час відпливу вона опиняється над рівнем води. При цьому вона втягується в черепашку і закриває вустя кришечкою. У країнах Східної Європи *L. littorea* вжи-

вається в їжу, причому доступність та дешевизна цього молюска зумовлює його масове споживання.

У північних морях Європи та далекосхідних морях поширені представники родини Naticidae. Найбільше поширений рід пупкових слимаків (Cryptonatica). У них товста гладенька куляста черепашка з наростом на пупку (рис. 75, б). Це хижаки, які живляться переважно двостулковими молюсками, викопуючи їх з мулу. Голова пупкових слимаків витягнута в хоботок. Товщу ноги пронизує сітка водоносних каналів, які відкриваються назовні численними дрібними отворами. Після втягування через ці отвори води вони замикаються, загальним стисненням мускулатури вода заганяється в порожнини каналів, і нога розбухає так, що огортає жертву. Слина криптонатік містить кислоту, яка розчиняє вуглекислий кальцій черепашки здобичі; через розм'якшену ділянку черепашки хижак прогризає радулою круглий отвір, просуває крізь нього свій хобот і виїдає м'яке тіло здобичі.

У тропічних морях на невеликих глибинах трапляються численні види невеликих, але надзвичайно гарних молюсків родини Порцелянкових (Surgaeidae); найбільше відомі серед них види роду Surgaea (рис. 75, в). Внутрішня частина їхніх черепашок тонка, як папір, а зовнішня, яка складає останній оберт, дуже товста. Якщо зняти з черепашки периостракум, під ним виявиться дуже гарний порцеляновий шар: він може бути різних відтінків з кольоровими плямами. Черепашки ципрей здавна використовували як прикраси і навіть як монети (Surgaea moneta).

Із великих морських молюсків слід згадати представників родини Strombidae. Види роду Strombus мають масивну черепашку, проте ці слимаки досить рухливі внаслідок особливої будови ноги. Опираючись на передній край ноги і на задній, на якому є загострена рогова кришечка, стромбуси можуть стрибати; крім того, загострену кришечку вони використовують як зброю, наносячи здобичі рани, через що вони дістали назву «чортового кігтя».

Види родини Tonnidae — хижаки, які полюють на голкошкірих. Слинні залози слимаків роду Tonna виробляють секрет, що містить 3—4%-ну сірчану кислоту, що дає змогу їм розчиняти навіть панцири морських їжаків. Великий (до 60 мм) хижий молюск Chironia tritonis нападає на морську зірку «терновий вінець» (Acanthaster planci), яка живиться кораловими поліпами. На початку 70-х років через зменшення чисельності хіроній мало не загинула екосистема Великого Бар'єрного рифу.

Серед мешканців морів трапляються зовсім нерухомі молюски, які належать до кількох родин. Серед них слід зупи-

нитися на родині Червоподібних слимаків (Vermetidae). Їхні черепашки за формою нагадують трубки сидячих поліхет. Верхня частина черепашки — звичайна турбоспіраль, а решта обертів ніби розтягнуті, через що черепашка набуває червоподібної форми (рис. 76). Кругле вустя закривається кришечкою. Повзаюча подошва ноги в них редукована. Живляться верметиди переважно детритом, втягуючи його разом із слизом, який виділяється педальною залозою. Типовим представником цієї родини є *Vermetus lumbricalis*, який мешкає в теплих морях.

Особливу групу становлять пелагічні кіленогі молюски (Heteropoda). До неї належать три родини: Atlantidae, Carinariidae та Pterotracheidae. Кіленогі — типові планктонні тварини із склоподібним прозорим тілом, через яке просвічує темний нутроцевий мішок. Свою назву вони дістали внаслідок своєї будови ноги: середня її частина сплюснена з боків і утворює кілеподібний плавець, за допомогою якого тварини плавають, а задня частина ноги витягується у вигляді хвоста. Кіленогі трапляються переважно в теплих морях. Усі вони — хижаки і живляться дрібними планктонними тваринами, в тому числі й мальками риб.

Представник родини Atlantidae — *Atlanta peronii* — невеличкий (близько 1 см) слимак із прозорою, закрученою в одній площині черепашкою (рис. 77, а). Передня частина

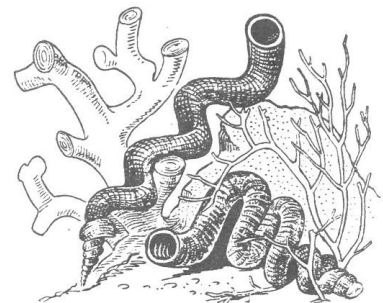


Рис. 76. *Vermetus lumbricalis* серед коралових та гідроїдних поліпів

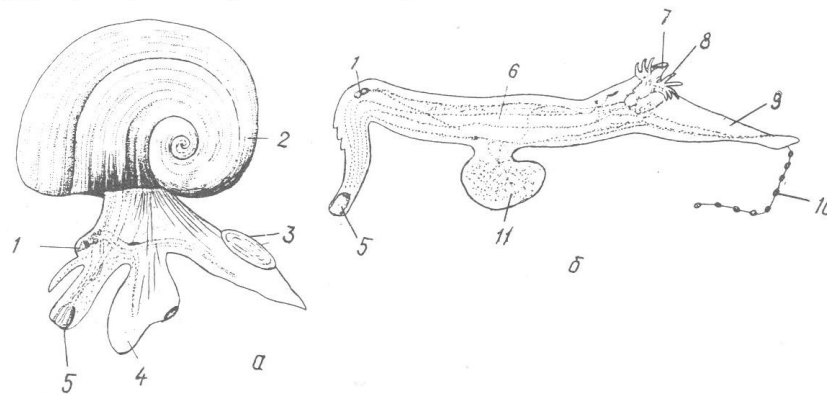


Рис. 77. Кіленогі молюски (Heteropoda):

а — *Atlanta peronii*; б — *Pterotrachea coronata*; 1 — очі; 2 — черепашка; 3 — кришечка; 4 — нога; 5 — глотка; 6 — кишкочник; 7 — анус; 8 — ктенідій; 9 — задня частина ноги; 10 — хвостовий придаток; 11 — передня частина ноги

ноги перетворилась на плавець; на середній частині міститься присосок, а на відокремленій задній частині — кришечка. Атланта живе у відкритому океані; за допомогою присоска вона може прикріплюватися до будь-якого плаваючого предмета або відриватися від нього і плавати самостійно.

У представників родини Carinariidae черепашка маленька і не прикриває все тіло, а у видів родини Pterotracheidae — її зовсім немає. Види роду Pterotrachea мають веретеноподібне тіло (рис. 77, б) з добре розвинутою мускулатурою. Вони швидко плавають не тільки за допомогою плавця, а й звиваючись усім тілом. У птеротрахеї добре розвинені органи зору і рівноваги, що важливо при такому рухливому способі життя. Очі дуже великі й складної будови.

До ряду Mesogastropoda належить також своєрідна група передньозябрових, яка носить назву без'язиких (Aglossa). У них немає ні щелеп, ані радули, а в деяких паразитичних форм редукується й черепашка. Найбільших змін зазнали представники родини Entoconchidae, які паразитують у порожнині тіла голотурій.

Представники деяких родин пристосувалися до життя в прісних водоймах, а деякі з них освоїли й суходіл. До таких належить родина Hydrobiidae, представники якої мешкають у солонуватих та прісних водоймах. Серед них в прісних водоймах України поширені дрібні (4—5 мм) *Hydrobia steini* та дещо більші за розміром (10—12 мм) *Vithynia tentaculata* і *V. leachi* (рис. 78, а); останній вид відомий як проміжний хазяїн котячого сисуна *Opisthorchis felineus*. Ці молюски мають високу баштоподібну черепашку з кришечкою. Вони живуть у проточних та замкнених водоймах. Бігінії часто утворюють великі скупчення на прибережному камінні, в мулі та на водяних рослинах. Як і в інших прісноводних молюсків, у них втрачена стадія планктонної личинки.

Дуже поширені в прісних водоймах України слимаки родини Живородкові (Viviparidae). У стоячих водоймах у великій кількості трапляється живородка болотяна (*Viviparus contectus*, рис. 78, б). Цей порівняно великий слимак (завишки до 60 мм) має спіральну закручену черепашку з кришечкою. Живородки роздільностатеві, запліднення в них внутрішнє. У самців праве щупальце виконує функцію копулятивного органа. Запліднені в тілі самиці яйця розвиваються в яйцепроводі, і з тіла матері виходять вже сформовані дрібні слимаки, на черепашці яких є торочкуваті конхіолінові вирости, яких немає в дорослих, через що їхня черепашка виглядає мохнатою. Згодом ці торочки відпадають.

У річках, озерах та ставках України мешкають також крихітні представники родини Valvatidae, наприклад *Valvata cristata* (рис. 78, в).

У прісних водоймах тропічної зони мешкають великі ампулярії (родина Ampullariidae), відомі акваріюмістам усіх країн. Їхня мантийна порожнина поділена перетинкою на праву

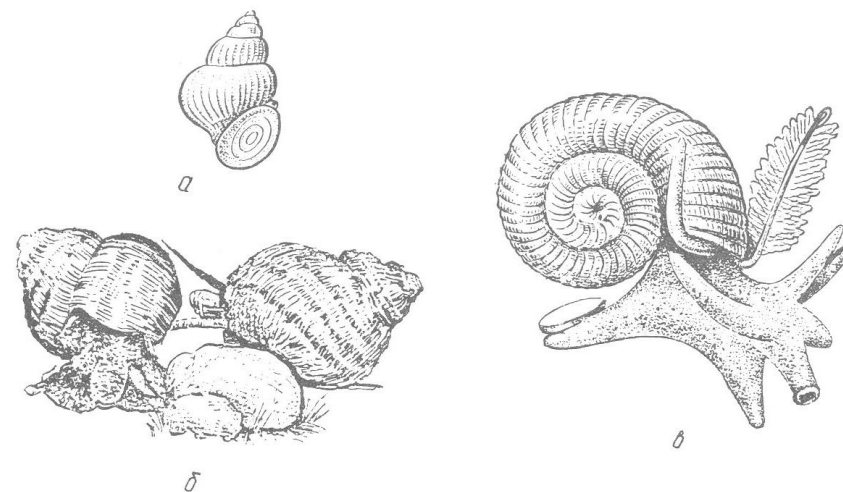


Рис. 78. Прісноводні Prosobranchia:

а — *Bithynia leachi*; б — *Viviparus contectus*; в — *Valvata cristata*

та ліву частини; в одній з них міститься зябра, яка слугує для водного дихання, друга частина функціонує як легеня. Знаходячись поблизу від поверхні води, ампулярія виставляє довгу трубку, яка утворюється згорнутим краєм мантиї, і дихає атмосферним повітрям; занурюючись глибше, вона переходить до зябрового дихання.

Ряд Стеногловові (Stenoglossa). До цього ряду належать мешканці морів. Переважна їх більшість — хижаки, деякі види живляться трупами тварин. У їхніх черепашках немає перламутрового шару. Передня частина голови витягнута в хоботок, здатний втягуватися у піхву. У деяких видів є додаткові слинні залози, секрет яких допомагає їм просвердлювати черепашки двостулкових молюсків, якими вони живляться. В усіх стеногловових лівий край мантиї витягується в жолобоподібний або трубчастий сифон, який лежить у сифональному вирості черепашки. При закопуванні цих молюсків у ґрунт сифон виставляється назовні. У більшості молюсків є рогова кришечка. У стеногловових — один ктенідій, одне передсердя та нирка. Усі стеногловові роздільностатеві, їхні личинки мають добре розвинений парус із довгими лопатями.

Сюди належить велика кількість родин, представники яких мають досить великі черепашки, добре відомі колекціонерам.

Великі спірально закручені черепашки мають представники родини Трубачів (Vuccinidae), серед них види родів *Vuccinum* (див. рис. 56, *a*) та *Neptunea* мешкають на невеликих глибинах у північній частині Атлантичного та Тихого океанів. Їстівний *Vuccinum* є об'єктом промислу в Англії, Шотландії, Ірландії.

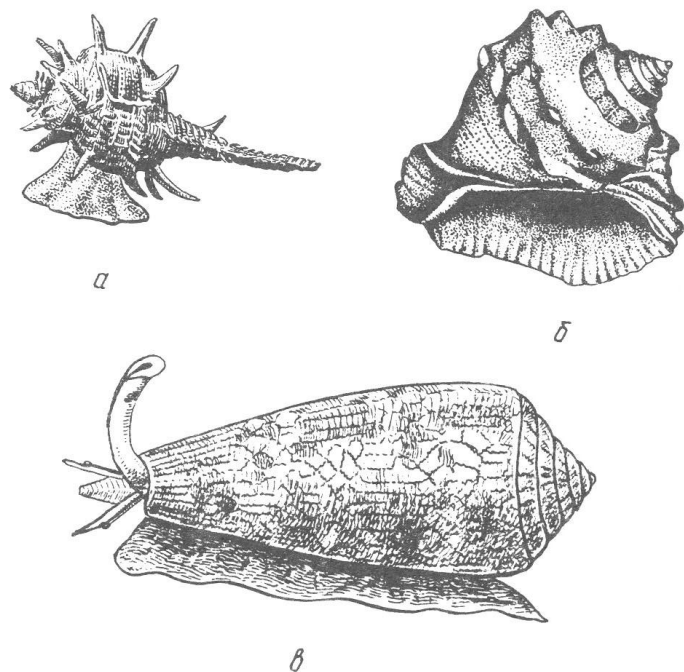


Рис. 79. Ряд *Stenoglossa*:

a — *Murex*; *b* — *Rapana thomasianna*; *c* — *Conus textile*

До родини *Muricidae* належать так звані пурпурні слимаки, черепашка яких вкрита ребрами та шипами, а нижній край вустя часто витягнутий у довгий сифональний виріст (рис. 79, *a*). Види роду *Murex* у стародавні часи добували для одержання цінного барвника — пурпуру, який виробляється їх гіпобранхіальною залозою. До цієї родини належить також рапана (*Rapana thomasianna*, рис. 79, *b*) — хижак, який спустошує устричні банки в Японському морі. У 1947 р. рапану вперше знайдено в Чорному морі, куди її яйцекладки було випадково завезено на днищах кораблів. За короткий строк вона розселилася по всьому Чорному морі й тепер шкодить устричним марікультурам.

Серед слимаків, які мають гарні черепашки, можна назвати представників родин *Olividae* — роди *Oliva* та *Harpa*; *Mitridae* — єпископська шапка (*Mitra episcopalis*); *Conidae* — рід *Conus* (рис. 79, *c*). Це переважно мешканці тропічних морів. Серед них конуси мають отруйні залози, секрет яких заповнює зуби радули. У людини отрута цих моллюсків викликає запалення шкіри; відомі випадки смерті від неї.

ПІДКЛАС ЗАДНЬОЗЯБРОВІ (OPISTHOBRANCHIA)

До цього підкласу належать виключно морські черевоні. Черепашка в більшості з них зазнає редуції. Мантийна порожнина невелика, міститься на правому боці тіла, або повністю редукується. Мантийний комплекс органів асиметричний. Ктенідій, осфрадій, передсердя та нирка непарні, а ктенідій та осфрадій часто зовсім зникають. Єдине передсердя міститься позаду шлуночка, а ктенідій — позаду серця, звідки походить назва задньозябрових. У багатьох із них черепашка обростає мантиєю. У деяких форм від черепашки залишається невеличка пластинка, в інших вона зникає повністю. Кришечка є лише в деяких видів.

Значних змін зазнає нога. У деяких форм вона редукується, в інших, навпаки, бічні сторони ноги розростаються в широкі крилоподібні лопаті, так звані пароподії, за допомогою яких вона плаває.

Ктенідій часто зникає, а в різних місцях тіла утворюються шкірні вирости — вторинні (адаптивні) зябра, які функціонують замість втрачених ктенідіїв. Зовнішня форма тіла набуває в задньозябрових білатеральної симетрії: вторинні зябра розташовуються симетрично, анус часто лежить на середній лінії спини. Проте внутрішня будова цих моллюсків виявляє риси асиметрії (положення мантийної порожнини, печінки, статевої системи, хіаSTONEВРІЯ, яка зберігається в деяких форм). У більшості задньозябрових добре розвинена радула, а в деяких рот озброєний кільцем шипиків або численними гачками. Задньозяброві — гермафродити, їхня статева система має складнішу будову, ніж у передньозябрових.

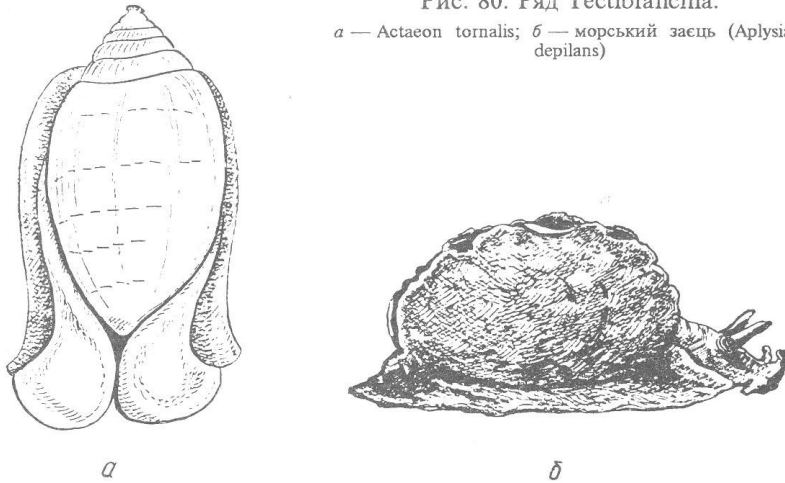
Представники підкласу дуже поширені в морях, причому більшість видів тяжіє до теплого та помірного поясів.

До підкласу *Opisthobranchia* належать ряди: Покритозяброві (*Tectibranchia*), Безпорожнинні (*Acoela*), Голозязброві (*Nudibranchia*), Крилоногі (*Pteropoda*) та Мішкоязичні (*Sacoglossa*).

Ряд Покритозяброві (*Tectibranchia*). Більшість покритозябрових має черепашку і мантийну порожнину на правому боці тіла.

У представників родини Actaeonidae черепашка велика, спірально закручена, баштоподібна, з кришечкою. Найбільше відомий *Actaeon tornalis* (рис. 80, а), який трапляється на Атлантичному узбережжі Європи та в Середземному морі.

Рис. 80. Ряд Testibranchia:
а — *Actaeon tornalis*; б — морський засць (*Aplysia depilans*)



Родина Aegeridae характеризується наявністю редукованої тонкої черепашки, яка не прикриває всього тіла, і великої ноги з широкими лопатями по боках, які загортаються на спину. До цієї родини належать найкрупніші з покритозябрових — морські зайці (рід *Aplysia*). Деякі особини досягають маси 400 г і більше. Численні види цього роду поширені в теплих морях. Черепашка в них тонка, рудиментарна. Бічні розростання ноги — параподії — загортаються на спину і закривають більшу її частину (рис. 80, б). Вузька середня частина ноги слугує для повзання. За допомогою хвилеподібних рухів параподій вони можуть плавати. Морські зайці мають яскраве забарвлення: вони темно-фіалкові або вохряно-жовті з білими плямами. Морські зайці рослиноїдні, живляться червоними та бурими водоростями, захоплюючи та відриваючи їх шматки зубцями радули. Великий мускулястий шлунок вкритий всередині твердими кутикулярними пластинками, за допомогою яких подрібнюється їжа.

Ряд Безпорожнинні (*Acoela*). Це невелика група тропічних задньозябрових; більшість з них має ковпачкоподібну або вухоподібну черепашку, але в деяких видів вона частково або повністю прикрита покривами спини, які містять вапнякові тільця. У ряду форм черепашка цілком редукована. Мантийна порожнина або дуже маленька, або її немає. Пірчастий ктенідій міститься на правому боці тіла між краєм мантиї та ногою.

У великого, до 19 см завдовжки, молоска, який зветься парасолькою (*Umbrella botanicum*), на спині міститься майже плоска округла черепашка з невеличкою загостреною верхівкою, решта поверхні тіла вкрита шкірою з бородавчастими виростами (рис. 81). У іншого представника цього ряду — плеуробранхуса (*Pleurobranchus testudinalis*), який зовні схожий на черепаху, черепашка цілком покрита мантиєю.

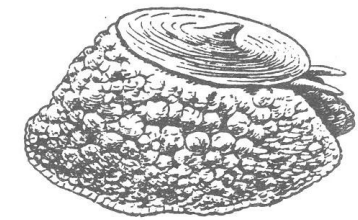


Рис. 81. Ряд Acoela: слимак-парасолька (*Umbrella botanicum*)

Ряд Голозяброві (*Nudibranchia*). У представників цього ряду черепашки немає, ктенідій зник і замінився адаптивними зябрами, розташованими симетрично навколо ануса або на спині. Тіло зовні білатерально-симетричне. У деяких форм зябер немає, і дихання відбувається всією поверхнею шкіри. Це переважно донні тварини, деякі з них можуть плавати.

До цього ряду належить близько 40 родин. В одних з них, як наприклад представників родини Dorididae, вторинні зябра утворюють віночок навколо ануса, розташованого на середній лінії спини ближче до заднього кінця тіла (рис. 82). Статевий та видільний отвори зміщені на правий бік.

В інших, наприклад представників родини Aeolidae, анальний отвір міститься на правому боці, а зябра лежать рядами по боках спини (див. рис. 56, в). Печінка в цих молосків складається з трьох розгалужених часток, гілки яких заходять всередину зябер. На верхівці кожної зябри міститься особливий мішечок, який сполучається з просвітом печінкового виросту і відкривається назовні маленьким отвором. У цих мішечках накопичуються жалкі клітини гідроїдних поліпів, яких ці тварини поїдають. У представників родини Dendronotidae зябра деревоподібно розгалужені. Деякі голозяброві мають яскраве забарвлення; в еолідід це забарвлення застережне, воно відлякує хижаків.

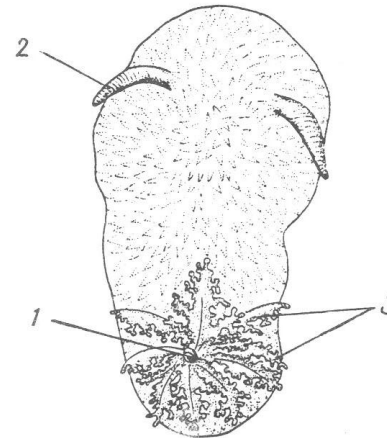
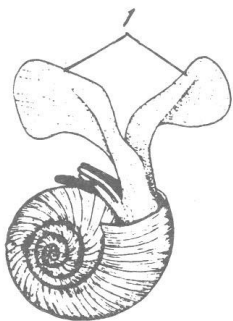


Рис. 82. Ряд Nudibranchia: *Acanthodoris pilosa*:
1 — анус; 2 — шупальця; 3 — адаптивні зябра

Голозязброві живуть на літоралі як холодних, так і тропічних морів, але найбільше різноманіття видів спостерігається в тропіках. Це переважно невеличкі тварини, найбільші з них — види роду *Tethys* (родина *Dendronotidae*) з Середземного моря, які досягають кількох сантиметрів у довжину. У Чорному морі живе понад 10 видів, в Азовському — один вид *Tenellia adspera*.



Ряд Крилоногі (Pteropoda). До цього ряду належать активно плаваючі задньозязброві. Характерною їхньою ознакою є сильний розвиток пари параподій, які виконують роль плавців. Черепашка є лише в представників підряду *Thecosomata*, які живляться мікропланктоном. Типовим

Рис. 83. Ряд Pteropoda: морський чортик (*Limacina helicina*):

1 — параподії

представником цієї групи є лімацина, або морський чортик (*Limacina helicina*, рис. 83), яка поширена в морях Арктики та Антарктиди. Вона має тонку прозору черепашку, спірально закручену на лівий бік, яка може закриватися кришечкою. Пристосуванням до живлення дрібними планктонними організмами є ділянки війчастого епітелію, які починаються на задніх краях параподій і тягнуться до рота; рухами війок планктонні організми підганяються до ротового отвору.

До підряду *Gymnosomata* належать види, які не мають черепашки і живляться більшими елементами планктону; вони мають добре розвинені радулу і щелепи з гострими зубцями. Личинки мають спочатку блюдцеподібну, а потім трубкоподібну черепашку, яка пізніше скидається. У холодних водах північної півкулі поширений морський ангел (*Sione limacina*, див. рис. 56, б). Це ненажерний хижак, основною їжею якого є згадувана вище *Limacina helicina*. Він має ловильний апарат у вигляді розташованих навколо рота шести ротових придатків, які вкриті залозами з клейким секретом, за допомогою якого утримується спіймана здобич.

У Чорному та Азовському морях крилоногих немає.

Ряд Мішкоязичні (Saccoglossa). До цього ряду належать всього близько 15 родів із невеликою кількістю видів. Одні з них мають тонку черепашку, інші — без черепашки. Для них характерно значне спрощення радули, передній кінець якої міститься в сліпому мішкоподібному заглибленні, звідки походить назва ряду. Більшість з них — мешканці теплих морів, лише окремі види трапляються на узбережжі Європи.

Становлять інтерес види роду *Berthelinia*, поширені в тропічних морях (рис. 84). Вони мають не суцільну, а двостулкову черепашку, стулки якої з'єднані лігаментом, як у двостулкових; є навіть два м'язи-замикачі. Незважаючи на зов-

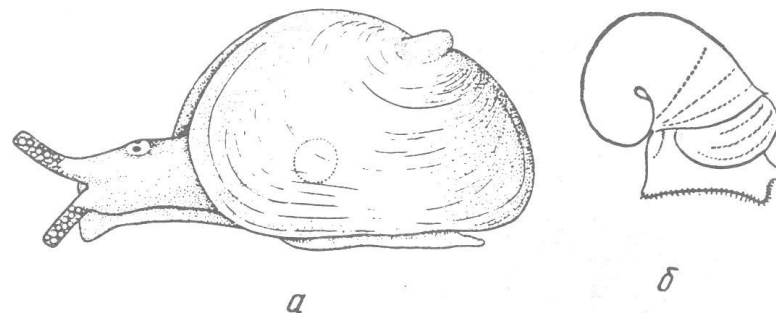


Рис. 84. Ряд Saccoglossa:

а — *Berthelinia limax* із двостулковою черепашкою; б — її личинка

нішню подібність з двостулковими, бертелінії — справжні червононогі: вони мають добре розвинені голову зі щупальцями, типову для червононогих будову ноги, одну зябру, радулу й інші органи, типові для червононогих. Личинка має ковпачкоподібну черепашку, яка згодом перетворюється на двостулкову, але на верхівці однієї із стулук зберігається спіральний ембріональний закруток.

ПІДКЛАС ЛЕГЕНЕВІ (PULMONATA)

Легеневі пристосувалися до життя на суходолі або в прісних водоймах, лише окремі види трапляються в дуже опріснених ділянках морів. Здебільшого вони мають спірально закручену черепашку, яка в деяких форм рудиментарна або обростає мантією. Мантійний комплекс органів асиметричний. Замість зябер органом дихання є легеня, яка утворилася з мантійної порожнини. Мантійний отвір лежить спереду на правому боці тіла. Передсердя й нирка непарні. У найпримітивніших форм нервова система з довгими конективами і хіаstoneврією; у вищих представників нервова система концентрується навколо глотки, і хіаstoneврія зникає. Легеневі молюски — гермафродити з внутрішнім заплідненням, розвиваються без планктонної личинки.

Підклас *Pulmonata* включає два ряди: Сидячооки (*Basommatophora*) та Стебельчастооки (*Stylommatophora*).

Ряд Сидячооки (Basommatophora). До цього ряду належать переважно прісноводні молюски, лише деякі види живуть на

суходолі. Характерною ознакою представників цього ряду є розташування очей біля основи головних щупалець.

Найпоширенішою в усіх країнах світу є родина ставковиків (*Limnaeidae*) — звичайних мешканців ставків, озер, стариць. Найбільш відомий серед них — звичайний ставковик (*Limnaea stagnalis*). Дуже поширені, у тому числі й в Україні, слимаки родин катушок (*Planorbidae*, рис. 85) та *Physidae*; менш численні — представники родини *Ancylidae*.

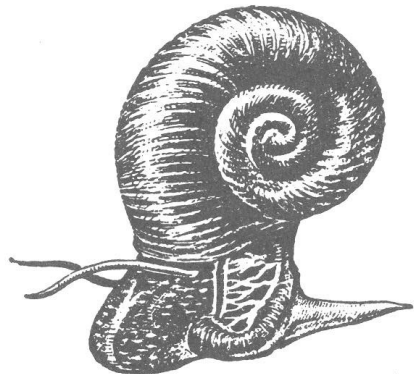


Рис. 85. Ряд *Vasommatophora*: катушка рогова (*Planorbis corneus*)

Ряд **Стебельчастооки (*Stylommatophora*)**. До цього ряду належать переважно наземні черевоногі. У них на голові містяться дві пари щупалець, на кінцях верхньої, довшої пари щупалець розташовані очі, щупальця нижньої пари — губні — більш короткі. У більшості видів черепашка добре розвинена і захищає тіло моллюска не тільки від механічних пошкоджень, а й від випаровування води. Широко-відомий великий (до 47 мм) виноградний слимак (див. рис. 57), який в країнах Східної Європи використовують у їжу.

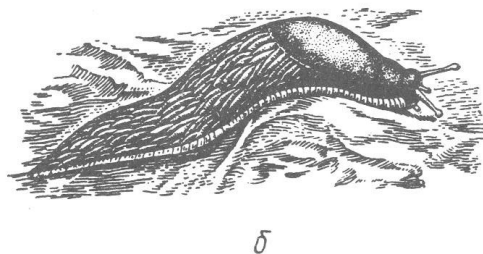
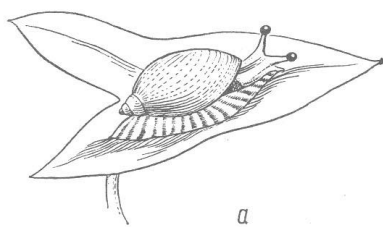


Рис. 86. Ряд *Stylommatophora*:

a — янтарка (*Succinea putris*); *b* — слизун *Arion ater*

У деяких видів черепашка редукована або її зовсім немає; цю групу легеневих називають слизунами (рис. 86). Це переважно рослиноїдні тварини, що мешкають в умовах підвищеної вологості; деякі з них шкодять культурним рослинам.

КЛАС ЛОПАТОНОГІ (*SCAPHOPODA*)

Цей клас об'єднує нечисленну групу морських донних моллюсків, які поширені у Світовому океані, особливо в його субтропічних та тропічних областях від літоралі до глибини 7000 м. Відомо близько 300 сучасних видів та 700 викопних; у Чорному морі живе один вид — *Dentalium novemcostatum*.

Лопатоногі — переважно дрібні моллюски, від 3 мм до 13 см, найбільший з них — слоновий морський зуб (*Dentalium elephantium*), який досягає 15 см у довжину, хоча відомий вимерлий *Antalis raymondi* був завдовжки майже 60 см.

Лопатоногі відрізняються суцільною вузькою трубчастою, відкритою на обох кінцях черепашкою (рис. 87), яка охоплює великий нутрощевий мішок; головою з численними щупальцями; довгою вузькою ногою. Вони мають глотку з радулою, печінку. Кишечник утворює анопедальний вигин. Кровоносна система редукована, серце без передсердь, ктенідіїв немає. Центральна нервова система розкидано-вузлового типу, органи чуття розвинені слабо. Розвиток з двома личинками — трохофорою та велігером.

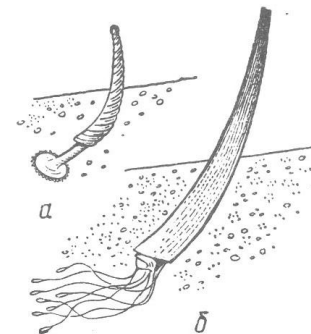


Рис. 87. Клас *Scaphopoda*: *a* — *Siphonodentalium lofotense*; *b* — *Dentalium vulgaris* (морський зуб)

Витягнуте вузьке тіло лопатоногих складається з голови, ноги та тулуба, або нутрощевого мішка. Воно повністю вкрите суцільною конічною черепашкою з отворами на обох кінцях. З ширшого переднього отвору висунується голова й нога; із заднього отвору виступає лише невеличкий придаток краю мантиї. Черепашка дещо зігнута і нагадує слоновий бивень. Вона складається з двох шарів — призматичного (остракум) та перламутрового (гіпостракум). Роговий шар не розвинений, тому черепашка здебільшого буває білою.

Невелика голова має вигляд вироста, на кінці якого міститься рот та два пучки численних довгих, тонких, потовщених на кінцях щупалець, які слугують для збирання їжі та як органи дотику. На ложкуподібних розширеннях щупалець розташовані залозисті клітини, що виділяють слиз, завдяки чому до щупалець прилипають дрібні організми, якими лопатоногі живляться. Нога циліндрична, на кінці має форму конуса з парою лопатей або довга червоподібна, на кінці із зубчастим диском, у центрі якого є ниткоподібний відросток (рис. 87). Нога добре пристосована до копання в ґрунті,

звідси назва класу — лопатоногі. При рухові в ґрунті вона сильно витягується, бічні лопаті складаються, і нога легко проникає в ґрунт. Потім бічні лопаті (або диск) розправляються і, подібно до якоря, закріплюють кінець ноги в ґрунті. При скороченні ноги тіло молюска підтягується вперед.

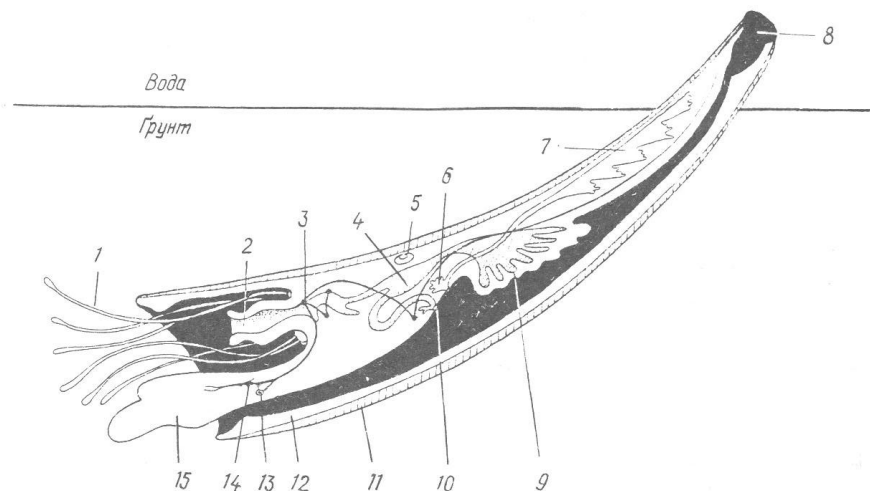


Рис. 88. Схема будови Dentalium:

1 — щупальця; 2 — рот; 3 — церебральний ганглій; 4 — шлунок; 5 — перикардій з серцем; 6 — нирка; 7 — гонада; 8 — верхній мантийний отвір; 9 — печінка; 10 — анус; 11 — черепашка; 12 — мантия; 13 — статоцист; 14 — педальний ганглій; 15 — нога

Мантия, яка вкриває нутрошевий мішок, зростається навколо нього в суцільну трубку. Мантийна порожнина довга, вона тягнеться вздовж черевної сторони тіла, сполучаючись із зовнішнім середовищем з обох кінців черепашки. У розширеній передній її частині містяться анус та отвори нирок, задня частина вузька й закінчується отвором на кінці черепашки (рис. 88). Вода втягується через задній отвір і, віддавши кисень тканинам, через той же отвір виводиться назовні, виносячи екскременти, екскрети та статеві продукти (у період розмноження). Циркуляція води в мантийній порожнині забезпечується роботою в'їчастого епітелію мантиї.

Травна система лопатоногих представлена всіма відділами, характерними для молюсків. Вони мають глотку з підковоподібною щелепою, радулу, стравохід, шлунок, дволопатову печінку, тонку та задню кишки. Кишечник утворює петлю (анопедальний вигин); анус міститься біля переднього кінця тіла. Лопатоногі живляться дрібними донними безхребетними — форамініферами, остракодами, молодими двостулковими тощо, вибираючи їх клейкими щупальцями з ґрунту.

Органами виділення є пара нирок, які не сполучаються з перикардієм, а мають лише отвори в мантийну порожнину. Вивідні протоки нирок виносять також статеві продукти (див. далі).

Кровоносна система редукована. Судин немає, проте є серце, оточене перикардієм; воно складається з одного шлуночка; кров тече виключно по лакунах та синусах.

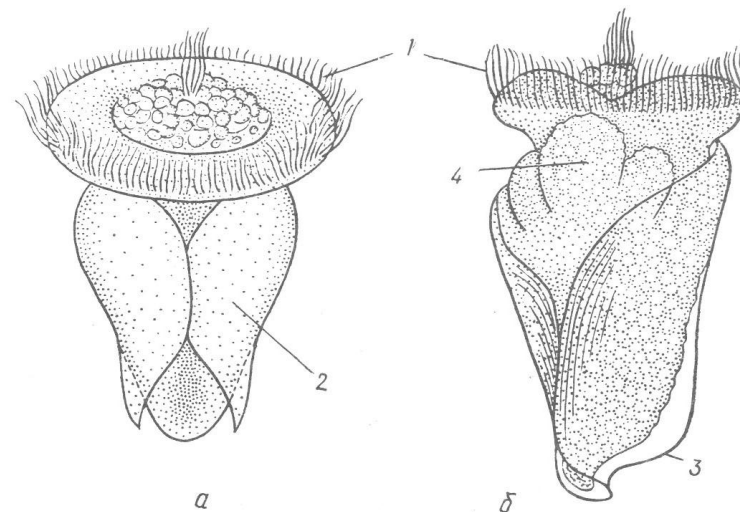


Рис. 89. Розвиток Dentalium:

а, б — ранній та пізній велигери; 1 — парус; 2 — мантия; 3 — черепашка; 4 — зачаток ноги

Ктенідії немає, і дихання здійснюється за допомогою тонких складок мантиї, розташованих на стінках мантийної порожнини.

Центральна нервова система складається з чотирьох пар гангліїв, з'єднаних конективами. Парні церебральні та плевральні ганглії лежать щільно поблизу один від одного, педальні та вісцеральні — відповідно в носі та біля ануса. Є також букальні ганглії, які іннервують глотку.

Органи чуття розвинені слабо. Очей немає; є пара органів рівноваги — статоцистів. Ротові щупальця виконують функцію органів дотику; орган хімічного чуття — субрадулярний орган, що міститься в глотці.

Лопатоногі роздільностатеві; гонада непарна, не має власних статевих проток; вона відкривається в праву нирку, і зрілі статеві продукти виводяться через її вивідну протоку. Запліднення зовнішнє.

Ембріональний розвиток проходить у типовій для молюсків формі; з яйця виходить личинка трохофора. Згодом на

спинній стороні личинки утворюється неглибоке вп'ячування — черепашкова залоза. Верхня півкуля трохофори стає плоскою, перетворюючись на дископодібний парус, а задня починає видовжуватися. По боках тіла з'являються дві поздовжні шкірні складки — зачатки мантиї, краї яких з'єднуються на черевній стороні (рис. 89). Слідом за мантиєю трубкаподібної форми набуває й черепашка, яка виділяється мантиєю і зростається на черевній стороні. Позаду рота утворюється зачаток ноги; ця личинка зветься велігером. Після кількох днів планктонного життя починається метаморфоз: парус і тим'яний орган редукуються, і личинка опускається на дно.

Лопатоногі заселяють переважно мілководдя; вони живуть у м'якому ґрунті, зариваючись у нього так, що на поверхні стирчить лише задній кінець черепашки.

КЛАС ГОЛОВОНОГІ (CERPHALOPODA)

Головноногі — виключно морські організми, найбільше поширені в тропічних та субтропічних водах, але мешкають і в помірних, і в полярних морях. Вони трапляються скрізь від поверхні до найбільших глибин. Серед них є бентосні (придонні), нектонні (ті, що активно плавають у товщі води) та планктонні форми. Головноногі можуть жити лише в океанах і морях із солоністю не нижчою, ніж 33 ‰, тому їх немає ні в Чорному, ні в Азовському морях. Тільки деякі прибережні види кальмарів-лолігінід, що мешкають біля берегів Центральної Америки, можуть витримувати тимчасове опріснення. Усього описано близько 650 видів головоногих, проте загальна їх кількість може бути більшою, оскільки ще не завершено дослідження глибоководної фауни, де в останні десятиріччя знаходять нові, ще не відомі науці види.

Головноногі — найбільш високоорганізована група моллюсків і одні з найбільш високорозвинених безхребетних. Це досить давня група моллюсків, відома з раннього палеозою. Фауна викопних головоногих значно багатша від сучасної — вона налічує близько 10 тис. видів.

За розмірами головоногі бувають досить різними, серед них є дуже дрібні форми, довжина мантиї яких менша за 1 см (деякі каракатиці), а є й велетні, такі, як велетенський кальмар *Architeuthis dix*, довжина якого разом зі щупальцями може сягати 18 м. Це виключно хижі, надзвичайно рухливі тварини.

Головноногі — білатеральносиметричні тварини із зовнішньою (підклас Nautiloidea) або внутрішньою (підклас Co-

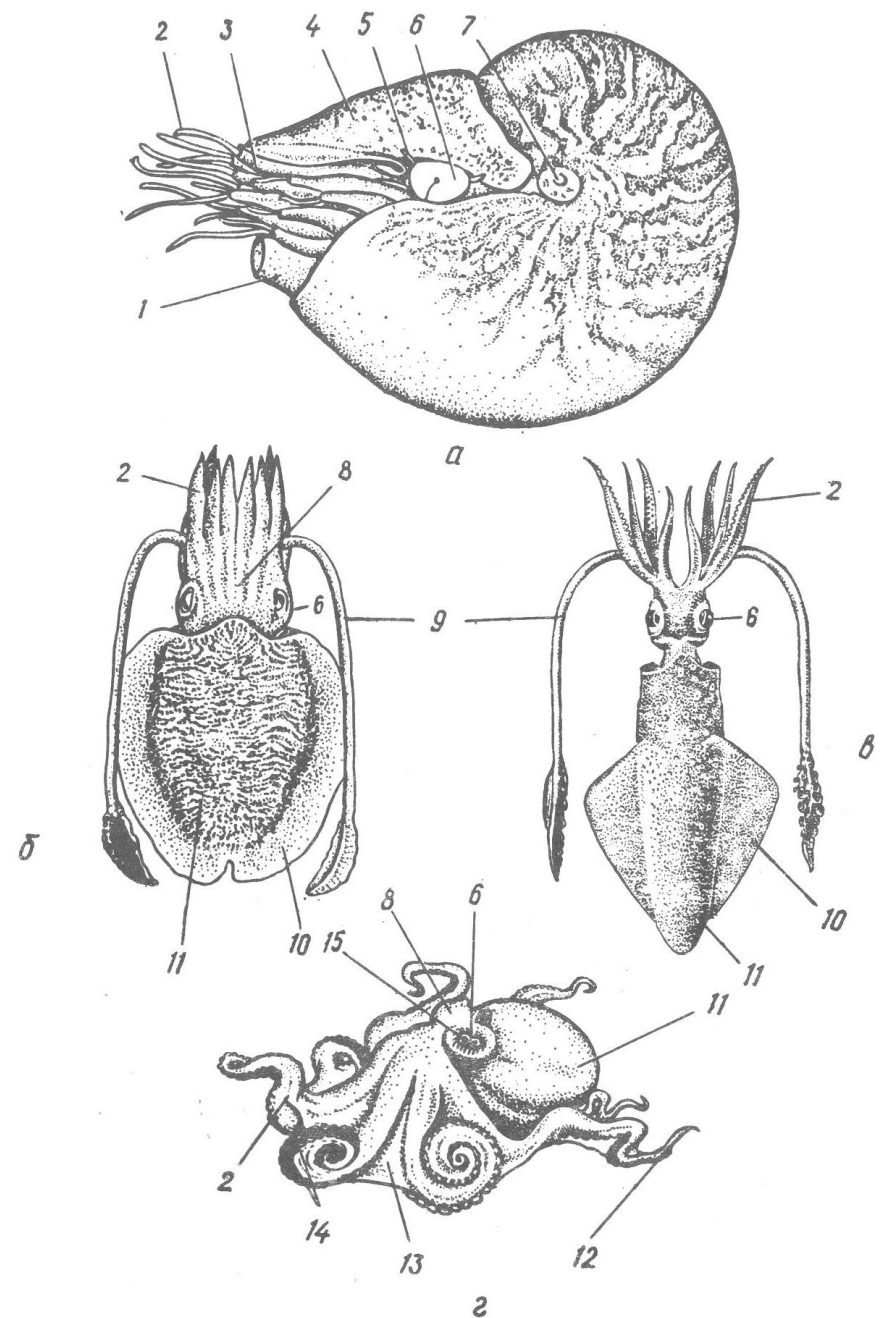


Рис. 90. Зовнішня будова представників класу Cephalopoda:

а — *Nautilus pompilius*; б — *Sepia officinalis*; в — *Loligo vulgaris*; г — *Octopus dofleini*; 1 — лійка; 2 — руки; 3 — чохла; 4 — каптур; 5 — очне щупальце; 6 — око; 7 — «пупок» черепашки; 8 — голова; 9 — ложечке щупальце; 10 — плавець; 11 — тулуб; 12 — гектокотиль; 13 — умбра; 14 — присоски; 15 — зіниця

leioidea) рудиментарною черепашкою. Тіло їх складається з голови та тулуба, покритого мантиєю. У каракатиць тулуб сплющений, у кальмарів — циліндричний, загострений на задньому кінці, у восьминогів — мішкоподібний (рис. 90).

Велика голова, як правило, добре відокремлена від тулуба і має очі, вінець кінцівок (рук, або ніг), що оточують ротовий отвір, та лійку. У колеоїдей 8 або 10 кінцівок: у кальмарів та каракатиць завжди 8 рук та пара щупалець; у восьминогів тільки 8 рук. Наутилоїдеї мають близько 90 рук.

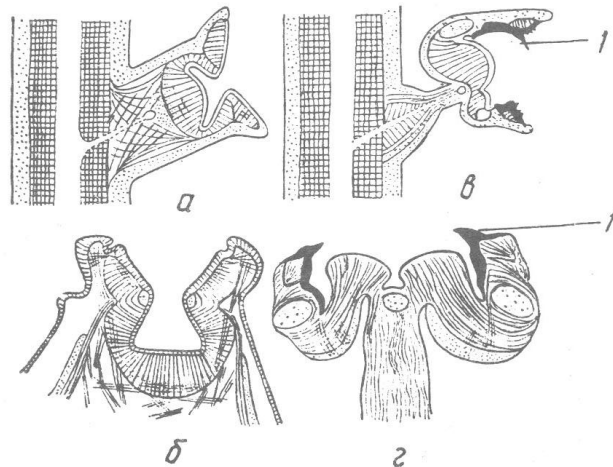


Рис. 91. Схема будови присосків:

а, б — восьминогів; в — кальмарів; г — каракатиць; 1 — зубці

Внутрішня поверхня рук головоногих (за винятком *Nautilus*) вкрита присосками, які розташовані одним—чотирма, рідко більше, поздовжніми рядами. Найкрупніші присоски розташовані посередині рук або ближче до їх основи, а найменші — на кінцях рук.

Кальмари та каракатиці, крім восьми рук, мають ще пару ловецьких щупалець, які складаються із стебла без присосків та розширеної булави з присосками (рис. 90).

У кальмарів та каракатиць присоски містяться на коротких ніжках і озброєні роговими кільцями з гладенькими або зазубреними краями; у деяких океанічних кальмарів вони перетворюються на міцні гачки, що нагадують кошачі кігті, які допомагають їм хапати й утримувати здобич (рис. 91). У вампіроморф та восьминогів присоски мають простішу будову: вони позбавлені ніжок, рогових кілець та гачків. У вампіроморф та плавцевих восьминогів між присосками розташовані коротенькі вусики, які тягнуться правильними рядами обабіч кожного ряду присосків і виконують функцію органів дотику.

На нижній стороні голови міститься лійка — конічна, звужена спереду трубка. Через неї викидається вода з мантийної порожнини при диханні та реактивному плаванні, виводяться назовні екскременти, сеча, чорнильна рідина, яйця. Бічні сторони лійки зростаються з мантиєю або з'єднуються з нею за допомогою замикальних хрящів.

Тулуб з усіх боків вкритий мантиєю. На спині мантия утворює покриви самого тулуба, а на черевній стороні між нею та стінкою тіла залишається мантийна порожнина, яка сполучається із зовнішнім середовищем щілиноподібним черевним отвором.

Для замикання черевної щілини в каракатиць та кальмарів є особливе пристосування у вигляді півмісяцевих ямок на основній частині лійки, відповідно до яких на внутрішній поверхні мантиї лежать два великих, укріплених хрящем, горбки (рис. 92). Ці утвори діють за принципом застібки-кнопки.

У мантийній порожнині міститься мантийний комплекс органів: анальний отвір, по боках якого розташовані видільні й статеві (один або два) отвори та пара (у наутилуса — дві пари) пірчастих ктенідіїв. Крім того, у самиць поблизу від статевого отвору до мантийної порожнини відкриваються протоки двох парних та однієї непарної нідаментальних залоз (див. далі).

Мантия нектонних (активно плаваючих) кальмарів та каракатиць має таку будову: зовні вона вкрита шкірою, під нею лежить зовнішня підшкірна оболонка — туніка з численними колагеновими волокнами і тонким шаром поздовжніх м'язів, потім власне мантия — м'язовий шар, глибше — тонка внутрішня туніка (також із волокнами та нечисленними поздовжніми м'язами) і тонка шкірна вистилка мантийної порожнини. Власне мантия має товщину 2—3 см у

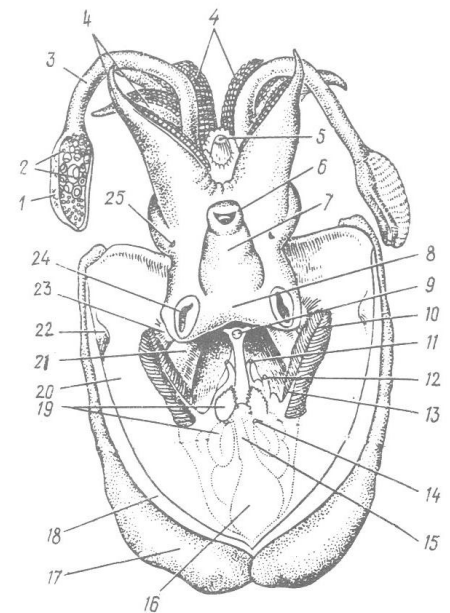


Рис. 92. *Sepia officinalis* з розтягтою мантийною порожниною:

1 — дистальне розширення ловецького щупальця; 2 — його присоски; 3 — ловецьке щупальце; 4 — руки; 5 — рот; 6 — передній отвір лійки; 7 — передній та 8 — задній відділи лійки; 9 — анальний отвір; 10 — ктенідій; 11 — видільний отвір; 12 — статевий отвір; 13 — зяброва вісь; 14 — отвір нідаментальної залози; 15 — протока чорнильного мішка; 16 — чорнильний мішок; 17 — плавець; 18 — товща мантиї; 19 — лопаті нідаментальної залози; 20 — мантия; 21 — м'яз, що відтягує лійку; 22 — горбок замикального апарату; 23 — мантийний ганглій, що просвічує крізь покриви; 24 — ямка замикального апарату; 25 — нюшна ямка

активних нектонних видів та близько 0,5—1 см у менш рухливих. Вона складається з шарів кільцевих та радіальних м'язів, які чергуються. До складу м'язових шарів входять також колагенові волокна. Поперемінне скорочення радіальних і кільцевих м'язів забезпечує розширення та скорочення мантиї, а еластичність колагенових волокон — відновлення форми мантиї після м'язового скорочення.

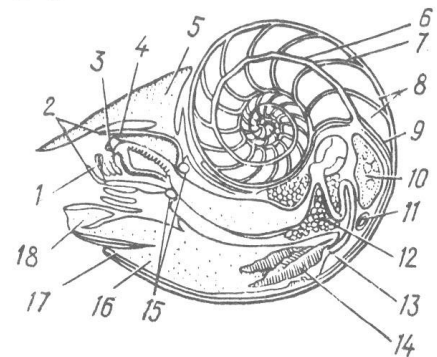


Рис. 93. Розріз через тіло самця *Nautilus pompilius*:

1 — нижня щелепа; 2 — руки; 3 — радула; 4 — верхня щелепа; 5 — каптур; 6 — сифон; 7 — септа; 8 — камери; 9 — задній край мантиї; 10 — яєчник; 11 — серце; 12 — травна залоза; 13 — анус; 14 — ктенідії; 15 — ганглії; 16 — мантийна порожнина; 17 — мантия; 18 — лійка

тягнеться по боках мантиї (у каракатиць-сепід та деяких кальмарів, наприклад *Sepioteuthis*), або бути ромбічними, серцеподібними, округлими тощо. У звичайних восьминогів плавців немає.

Черепашка у більшості головоногих рудиментарна або її зовсім немає і добре розвинена лише в кораблика (*Nautilus*, рис. 93). Вапнякова зовнішня черепашка наutilusа закручена в одній площині на спинну сторону і повернена закруткою вперед. Її порожнина поділена поперечними перетинками на ряд камер. Тіло тварини міститься лише в останній, найбільшій, камері, а решта камер заповнені газом і частково рідиною. Посередині кожної перетинки є по невеличкому отвору. Через ці отвори всі камери пронизує тонкий циліндричний відросток — *сифон*, який є виростом нутрощового мішка.

У решти головоногих залишається лише рудимент черепашки, яка обгортається мантиєю і стає внутрішньою. У каракатиць черепашка має вигляд великої видовженоокулярної вапнякової пластинки (рис. 94, а, б). Зрозуміти її будову можна, лише знаючи будову черепашки викопних *Sephalopoda* — белемнітів. В останніх черепашка була багатокамер-

ною, як у наutilusа. Вона складалася з прямого конуса — *фрагмокона*, поділеного поперечними перетинками (септами) на ряд камер (рис. 94, в). Септи пронизувались поздовжньою сифональною трубкою, в якій містився *сифон* — м'язистий відросток нутрощового мішка. Спинна стінка фрагмокона

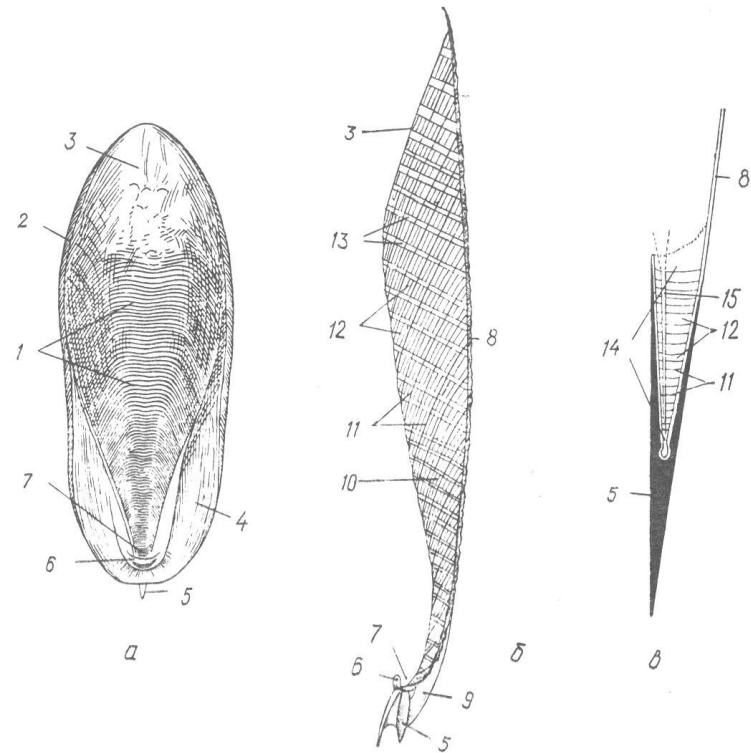


Рис. 94. Будова черепашок представників підкласу Coleoidea:

а — черепашка *Sepia officinalis* з черевної сторони; б — її медіальний розпил; в — схема поздовжнього розпилу черепашки белемніта; 1 — зближені перетинки спинної сторони фрагмокона; 2 — бічний край проостракума; 3 — поверхня наймолодшої септи; 4 — задній край проостракума; 5 — роstrум; 6 — рудимент черевної стінки; 7 — сифональна лійка; 8 — проостракум; 9 — потовщення зовнішньої конхіолінової пластинки; 10 — додаткові конхіолінової пластинки; 11 — септи; 12 — камери; 13 — опорні вапнякові стовпчики; 14 — фрагмокон; 15 — сифональна трубка

була витягнена вперед у вигляді тонкого листоподібного рогового виросту — *проостракума*. Крім того, фрагмокон був вкритий масивним вапняковим футляром у вигляді загостреного ззаду конуса — *роstrума*. Здебільшого від черепашок белемнітів залишаються саме ці кінцеві футляри, які у народі називають «чортовими пальцями».

Черепашка каракатиці, яка називається *сепіоном*, має всі ті самі основні елементи, що й черепашка белемнітів, але дуже видозмінена порівняно з нею. Проостракум представлений опуклою і широкою спинною пластинкою. До нього з

черевної сторони прилягають сильно зближені та скошені септи спинної частини фрагмокона, а черевна його частина майже повністю зникає. Проміжки між сусідніми септами відповідають камерам черепашки белемнітів; їх перетинають численні вапнякові стовпчики, перпендикулярні до площини перетинок. Отже, спинна частина фрагмокона каракатиці має вигляд товстої, пористої пластинки, а черевна його частина майже зовсім зникла, лише на задньому кінці зберігається редукована черевна стінка у вигляді невеличкої лієчки, порожнина якої є задньою ділянкою сифона, що збереглася. Сифональна трубка, порівняно з такою белемнітів, коротенька, лійкоподібно розширена. Дуже редукований рострум має форму невеличкого шипа на задньому кінці фрагмокона. Внутрішня черепашка каракатиць захищає внутрішні

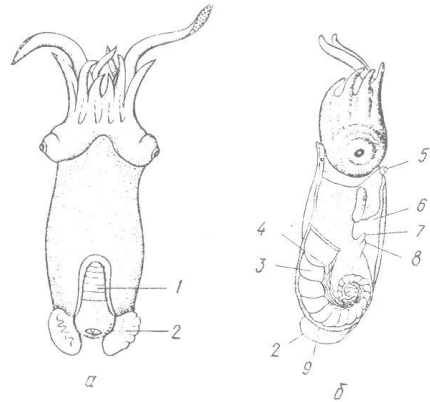


Рис. 95. *Spirula spirula* (ряд Sepiida) із спіральною багатокамерною черепашкою:

а — вигляд зі спинної сторони; б — сагітальний розріз; 1 — ділянка черепашки, вкрита мантиєю; 2 — плавець; 3 — черепашка; 4 — сифон; 5 — лійка; 6 — мантийна порожнина; 7 — анус; 8 — видільний отвір; 9 — орган свічення

органи і править за гідростатичний апарат; вона, крім того, є опорою для м'язів.

Серед сучасних колеоїдів лише глибоководний вид *Spirula spirula* має спірально закручену внутрішню черепашку, що складається з 25—35 камер, крізь які проходить сифон (рис. 95); вона є для спірули гідростатичним апаратом, який дає змогу їй жити на глибині 1750 м і підніматись у поверхневі шари води до 100—300 м.

У вампіроморф та кальмарів від черепашки залишається лише спинний роговий листок — *гладіус* («гладіаторський щит»). Це — вузька пероподібна, ланцетоподібна або голкоподібна рогова (але з домішкою хітину) пластинка, що лежить на спині під шкірою (рис. 96). У донних восьминогів-октоподид *гладіус* редукований до двох тонких хрящових паличок, а у вищих сепіолід та пелагічних восьминогів його зовсім немає. У більшості плавцевих восьминогів від черепашки залишається хрящова пластинка сідло- або підковоподібної форми, яка підтримує плавці.

Рудиментарна черепашка всіх колеоїдів вільно лежить всередині замкненого епітеліального мішка, епітелій стінок якого виділяє *гладіус*.

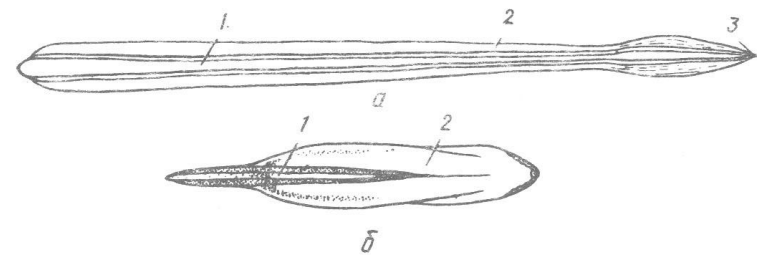


Рис. 96. *Гладіус* кальмарів:

а — *Todarodes pacificus*; б — *Loligo* sp.; 1 — стовбур; 2 — періо; 3 — кінцевий конус

Виключно своєрідну черепашку мають самиці пелагічного восьминога-аргонавта, або паперового кораблика (*Argonauta argo*). Це зовнішня, дуже тонкостінна, ніби пергаментна, спірально закручена на спину черепашка, яка не поділена на камери і ніде щільно не прилягає до тіла (рис. 97). Вона утворюється лише в самиць на 10—12-й день після народження. Її виділяє не спинна черепашкова залоза, як справжню черепашку, а епітелій однієї пари розширених спинних рук. Це вторинний утвір, що не має нічого спільного із справжніми черепашками і слугує для виношування яєць.

На відміну від інших моллюсків, у головоногих, крім черепашки, є ще добре розвинений внутрішній скелет, який складається з хряща, подібного за будовою до хряща хребетних. Найбільше він розвинений у *Coleoidea*. Це головна хрящова капсула, яка оточує центральну нервову систему; від неї відходять вирости, що оточують очі та статоцисти (рис. 98). Це утворення подібне до черепа хребетних. Є також опорні хрящі в основі щупалець, усередині плавців та в замикальному апараті мантиї — «кнопках». Хрящові утворення головоногих мають мезодермальне походження.

Шкіра головоногих складається з одношарового циліндричного епітелію, під яким залягає сполучна тканина. Шкірний епітелій містить багато слизових клітин. Слиз робить

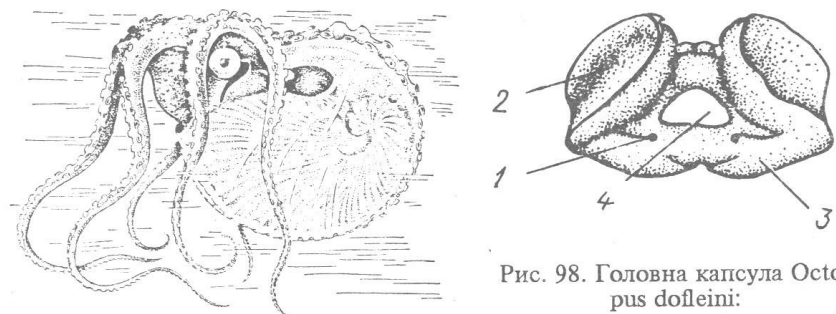


Рис. 97. Аргонавт (*Argonauta argo*, ряд Octopoda)

Рис. 98. Головна капсула *Octopus dofleini*:

1 — отвір для кровоносної судини; 2 — заглиблення для ока; 3 — капсула для статоциста; 4 — задній отвір капсули

тіло головоногих слизьким, що полегшує їм рух у воді. Сполучнотканинний шар містить м'язові волокна та пігментні клітини; під ним лежить зовнішня туніка.

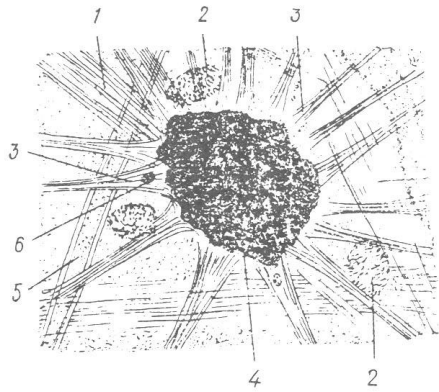


Рис. 99. Будова сполучнотканинного шару шкіри каракатиці :

1 — м'язові пучки; 2 — іридоцит; 3 — м'язові клітини хроматофора; 4 — хроматофор; 5 — шкірна кровосна судина; 6 — ядро м'язової клітини

Пігментні клітини бувають двох типів: *хроматофори* та *іридоцити*. Хроматофори — клітини, що містять пігмент. Це великі зірчасті клітини, до яких прикріплюються радіально розташовані навколо них м'язові клітини; до останніх підходять нервові закінчення (рис. 99). При скороченні м'язів хроматофори розтягуються, збільшуючись у десятки разів, а при їх розслабленні вони набувають початкових розмірів. Хроматофори містять чорні, коричневі, червоно-бурі, оранжеві та жовті пігменти. Іридоцити — це сплюснені овальні клітини, в яких містяться блискучі тільця — *іридосоми*, які відбивають та заломлюють світло, розкладаючи його на різні кольори спектра. Різні співвідношення пігментного забарвлення з ефектом, який створюють іридоцити, дає незліченну різноманітність відтінків, у які може забарвлюватися головоногий моллюск.

Зміна забарвлення регулюється головним мозком, а також сіткою нервових клітин, розташованих навколо хроматофорів. Зміна забарвлення пов'язана із сигналами, які надходять від органів зору. Якщо осліпити восьминога на одне око, він втрачає здатність змінювати забарвлення відповідної сторони тіла. Каракатиці та восьминоги за допомогою хроматофорів маскуються під колір та малюнок субстрату. Це маскування використовується як для захисту, так і для підстерігання здобичі: тварина, заховавшись між придонними предметами, робиться непомітною. Крім того, різкою зміною забарвлення моллюск відлякує ворогів.

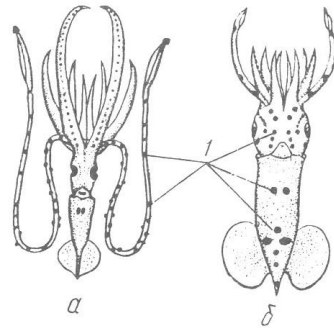


Рис. 100. Схема розташування фотофорів на тілі кальмарів:

a — Chiroteuthis calyx; б — Pterygioteuthis gemmata; 1 — фотофори

У шкірі головоногих є також особливі органи, що світяться — *фотофори*. Будова фотофорів дуже різноманітна. У найпростішому випадку це скупчення *фотоцитів*, пронизане кровосносними судинами та оточене оболонкою з вакуолізованих клітин. Такі фотофори можуть бути розкиданими по всій шкірі або зібраними в щільні групи. Бувають і значно складніші фотофори. Часто фотофор нагадує автомобільну фару напівсферичної форми. З усіх боків, крім поверхні, що світиться, він вкритий непроникним для світла пігментним шаром, а дно його, як дзеркальний рефлектор, вистелене блискучим шаром. Усередині лежить джерело світла — маса фотоцитів. Зверху «фару» прикриває прозора лінза, а поверх неї — діафрагма, яка складається з шару чорних хроматофорів. Насуваючи на лінзу діафрагму, тварина може регулювати інтенсивність свічення фотофора і навіть повністю його загасити.

Фотофори є в переважній більшості кальмарів, окремих видів каракатиць (*Sepia australis*) та восьминогів (*Octopus ornatus*, *Tremoctopus violaceus*), а також у спірули і вампіротейтиса. У головоногих розрізняють два типи свічення: симбіотичне (бактеріальне) та власне (внутрішньоклітинне). При симбіотичному свіченні світяться бактерії роду *Photobacterium*, які живуть у залозах, розташованих на чорнильному мішку. Ці органи є в деяких донних каракатиць та кальмарів. Бактерії можуть світитися всередині залози; крім того, слиз із бактеріями, що світяться, може викидатися через ліжку назовні.

Власне свічення зумовлене реакцією окислення люциферина атомарним киснем під дією фермента люциферази, яка проходить у цитоплазмі особливих клітин — фотоцитів. Таке свічення властиве переважно пелагічним головоногим.

Фотофори виконують різні функції. З їхньою допомогою тварини відлякують ворогів, а також упізнають одне одного. Крім того, фотофори, наприклад «ліхтарики» на кінцях довгих щупалець кальмара *Chiroteuthis* (рис. 100), можуть приваблювати здобич. В океанічних кальмарів головною функцією фотофорів, які містяться на черевній стороні тіла, вважають створення вентрального протисвічення. Кальмар, який не світиться, чітко вирізняється на фоні світлого неба, якщо дивитися на нього знизу вдень; якщо він буде тьмяно світитися, то може стати непомітним.

Мускулатура головоногих відрізняється особливо сильним розвитком (рис. 101). Уся мантия містить велику кількість м'язів, які залягають у вигляді суцільного шару. Найбільше розвинені поперечні м'язи. При скороченні вони притискують мантию до черевної стінки тулуба, сприяючи

виштовхуванню води через ліжку. Дуже добре розвинені кільцеві й поздовжні м'язи рук, а також м'язи присосків. Крім описаних м'язів, які нагадують мускулатуру шкірно-м'язового мішка, є й спеціалізовані, у вигляді могутніх пучків. Це м'язи, що скорочують голову, або рухають ліжку; вони віялоподібно відходять від черепашки до ліжки й голови.

Головоногі дуже рухливі тварини. Вчені підраховали, що великі за розміром кальмари можуть розвивати швидкість до 40—55 км/год.

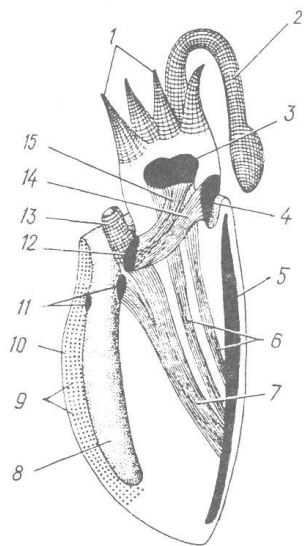


Рис. 101. Схема мускулатури каракатиці (сагітальний зріз):

1, 2 — м'язи рук та ловещого шупальця; 3 — головна капсула; 4 — потиличний хрящ; 5 — черепашка; 6 — ретрактори голови; 7 — м'язи, що втягують ліжку; 8 — мантийна порожнина; 9 — перерізані поперечні м'язи мантиї; 10 — товща мантиї; 11 — хрящі застібки-кнопки; 12 — хрящ ліжки; 13 — ліжка; 14 — шийний м'яз; 15 — м'яз, що підтримує ліжку

Целом у головоногих, на відміну від інших моллюсків, великий: у ньому містяться внутрішні органи. Як і в інших моллюсків, він складається зі статевого та перикардального відділів, але обидва відділи сполучаються між собою протокою, яка називається *водоносним каналом*. Найбільший целом, навіть без перетяжин між двома відділами, має пекельний кальмар-вампір (ряд *Vampyromorpha*). У *Nautilus* статевий целом утворює справжню порожнину тіла, в якій лежать гонада, шлунок та частина кишечника. Він переходить у сифон, який тягнеться всередині закрутки черепашки. Перикардальний целом, який містить серце, також

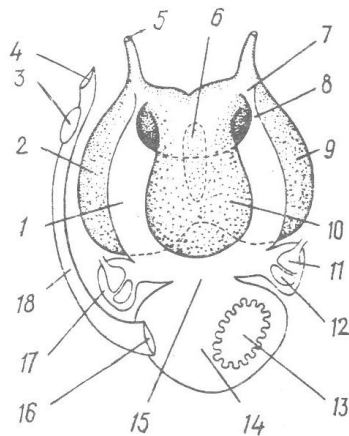


Рис. 102. Целом, видільна та статева системи самиці *Sepia officinalis* (вигляд зі спинної сторони):

1 — перикардальний відділ целома; 2 — лівий нирковий мішок; 3 — залоза яйцепроводу; 4 — статевий отвір; 5 — зовнішній отвір лівої нирки; 6 — проміжок між черевними нирковими мішками; 7 — реноперикардальний отвір; 8 — реноперикардальний канал; 9 — правий нирковий мішок; 10 — спинний нирковий мішок; 11 — зяброве серце; 12 — перикардальна залоза; 13 — яєчник; 14 — статевий відділ целома; 15 — сполучення перикардального та статевого відділів целома; 16 — отвір, що веде із статевого відділу целома до яйцепроводу; 17 — целомічний мішок зябрового серця; 18 — яйцепровід

великий; обидва відділи сполучаються протокою. У каракатиць та кальмарів у об'ємному статевому відділі целома (рис. 102) розташовані гонада та шлунок; у меншому, перикардальному, відділі лежать серце, зяброві серця та перикардальні залози. У восьминогів добре розвинена паренхіма, і целом дуже редукований; серце лежить не в перикардію, а в паренхімі. Розвинена лише статеві частина целома, яка представлена порожниною гонади.

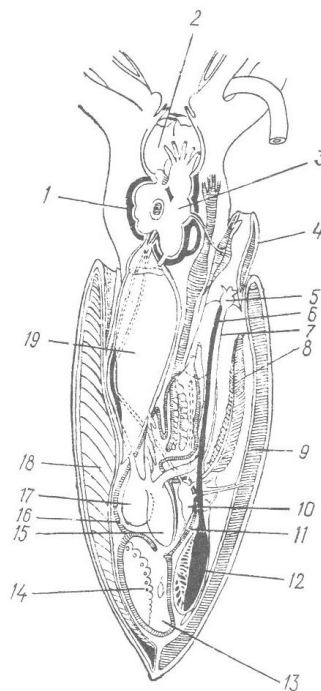


Рис. 103. Загальна схема розташування внутрішніх органів самиці каракатиці:

1 — хрящова капсула; 2 — глотка із дзьобом; 3 — мозок; 4 — ліжка; 5 — анус; 6 — протока чорнильного мішка; 7 — пряма кишка; 8 — ктенідій; 9 — мантия; 10 — шлуночок серця; 11 — задня аорта; 12 — чорнильний мішок; 13 — статевий відділ целома; 14 — яєчник; 15 — сліпий мішок шлунка (цекум); 16 — перикардальний відділ целома; 17 — шлунок; 18 — черепашка; 19 — травна залоза (печінка)

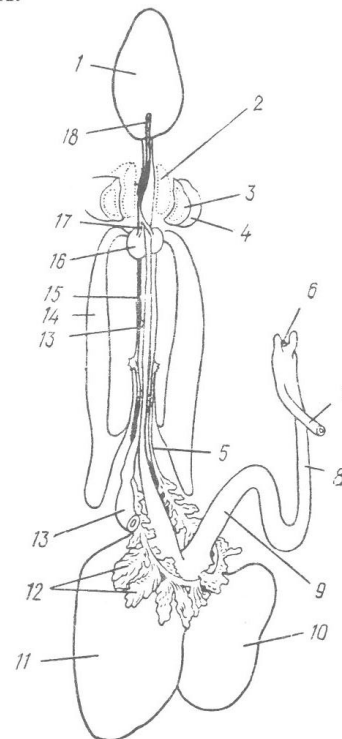


Рис. 104. Травна система каракатиці *Sepia officinalis*:

1 — глотка; 2 — розріз через нервові кільця; 3 — порожнина капсули статиста; 4 — розрізана головна капсула; 5 — печінкова протока; 6 — анус; 7 — протока чорнильного мішка; 8 — пряма кишка; 9 — тонка кишка; 10 — сліпий мішок шлунка (цекум); 11 — шлунок; 12 — підшлункова залоза; 13 — головна аорта; 14 — печінка; 15 — стравохід; 16 — задня слинна залоза; 17 — слинна протока; 18 — загальна слинна протока

Основні функції целома головоногих — захист серця, участь у процесах виділення і сольового обміну та у виведенні статевих продуктів. Особливу функцію виконує целом кранхїд, заповнений розчином хлориду амонію (див. с. 138).

Травна система головоногих досягає високого рівня диференціації (рис. 103, 104). Рот міститься на голові в центрі

вінця рук. Він веде в мускулясту глотку, яка має пару міцних рогових щелеп (верхню та нижню), схожих на дзьоб папуги (рис. 105). У глотці є язик з вузькою радулою. За допомогою щелеп молюски вбивають здобич та відривають від неї шматки; цілу здобич вони не ковтають. Зубці радули підхоплюють відкушені шматки їжі та переносять їх до глотки; у восьминогів радула використовується також для просвердлювання черепашок двостулкових моллюсків, які є складовою їхнього раціону.

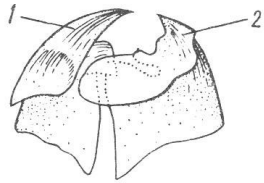


Рис. 105. Дзьоб кальмара:

1, 2 — нижня та верхня щелепи

У глотку впадають протоки двох пар слинних залоз. Секрет передніх залоз містить травні ферменти; задні, крім ферментів, часто виділяють отруту, яка паралізує або вбиває здобич (ракоподібних тощо). Від глотки відходить довгий стравохід — встелена кутикулою

трубка, яка проходить крізь мозок, тому головоногі змушені розкушувати їжу на дрібні шматки, а не ковтати її цілком. У наутилуса та безплавцевих восьминогів стравохід утворює бічний випин — воло, у наутилуса воло дуже велике, навіть більше за шлунок.

Стравохід відкривається в шлунок, який поділений на дві частини: *власне шлунок* та сліпий мішок шлунка — *цекум*. Власне шлунок встелений кутикулою та має мускулясті стінки. Внутрішня поверхня цекума вкрита війчастим епітелієм із великою кількістю слизових клітин. У цекумі відкриваються протоки травної залози (печінки).

Печінка велика, часто складається з двох часток. Печінкові протоки оточені численними залозистими придатками, які називаються *підшлунковою залозою*. У кальмарів та каракатиць це подвійний орган, який встелений двома шарами епітелію. До травної системи належить лише внутрішній шар епітелію, а зовнішній становить частину видільної системи. Тільки у восьминогів підшлункова залоза цілком належить до травної системи. Від шлунка відходить тонка кишка, яка відкривається анальним отвором у передній частині мантийної порожнини.

До ектодермального переднього відділу травної системи належать глотка із слинними залозами та стравохід; до ентодермального середнього — шлунок із цекумом, печінка з підшлунковою залозою та кишка з чорнильним мішком. Ембріологічні дослідження показали, що ектодермальної задньої кишки в головоногих немає.

Головоногі — виключно хижі тварини, які живляться живою здобиччю, лише *Nautilus* споживає й падаль. Секрет

слинних залоз містить ферменти, які розщеплюють вуглеводи та білки. Їжа, змочена слиною, потрапляє в шлунок, куди надходять також секрети печінки, підшлункової залози та сліпого мішка з травними ферментами. Мускулатура шлунка забезпечує постійне перемішування їжі й травних соків. У шлунку відбувається початкове травлення, далі напівперетравлена їжа у вигляді емульсії надходить у цекум, а з нього по печінкових протоках — у підшлункову залозу та печінку. У цекумі завершується травлення і починається всмоктування жирів, амінокислот та вуглеводів. Але основним органом всмоктування є печінка, де всмоктується 65—95 % продуктів травлення. Підшлунковою залозою також всмоктуються вуглеводи та амінокислоти. Крім того, в ній відбувається секреція та осморегуляція.

Печінка виконує дуже різноманітні функції. Вона виробляє травні ферменти, у ній відбувається всмоктування амінокислот, вона є місцем накопичення та зберігання запасних поживних речовин (жирів та каротиноїдів), а також бере участь в екскреції.

У кишці не відбувається ні травлення, ні всмоктування; основна її функція — постачання слизу, що огортає неперетравлені рештки їжі, які викидаються назовні.

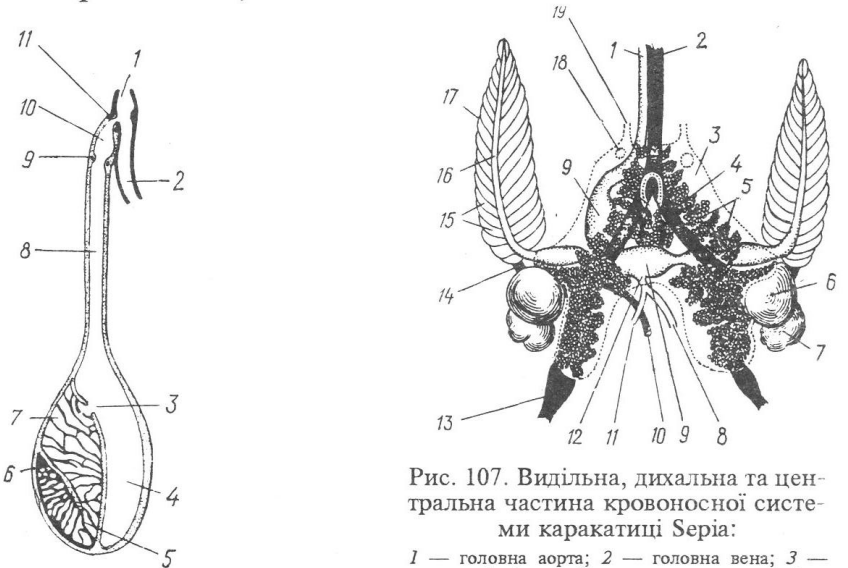


Рис. 106. Схема будови чорнильного мішка *Sepia*:

1 — анальний отвір; 2 — пряма кишка; 3 — отвір у перетинці; 4 — резервуар; 5 — залозисті складки; 6 — зона їх утворення; 7 — залозистий відділ; 8 — протока чорнильного мішка; 9 — внутрішній сфінктер; 10 — ампула; 11 — зовнішній сфінктер

Рис. 107. Видільна, дихальна та центральна частина кровоносної системи каракатиці *Sepia*:

1 — головна аорта; 2 — головна вена; 3 — нирковий мішок; 4 — порожниста вена; 5 — венозні придатки; 6 — зяброве серце; 7 — перикардальна залоза; 8 — анальна артерія; 9 — шлуночок серця; 10 — вена чорнильного мішка; 11 — задня артерія; 12 — черевна аорта; 13 — бічна черевна вена; 14 — зяброва артерія; 15 — зяброві пелюстки; 16 — зяброва вена; 17 — ктенії; 18 — отвір нирок у перикардій (реноперикардальний); 19 — зовнішній видільний отвір

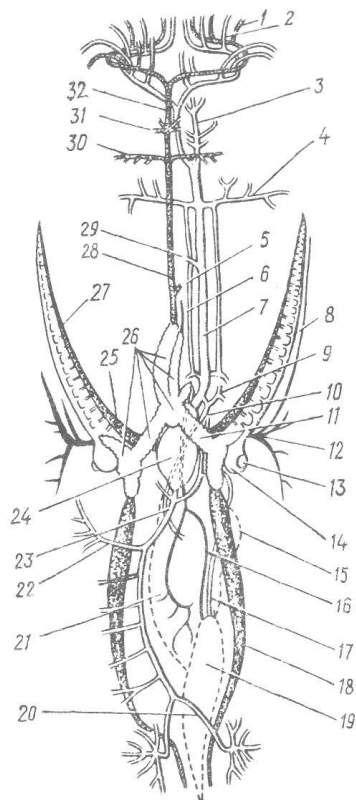


Рис. 108. Кровоносна система кальмара *Todarodes pacificus* (артерії світлі, вени темні):

1, 2 — вени та артерії рук; 3 — глоткова артерія; 4 — артерія переднього краю мантиї; 5 — печінкова вена; 6 — кишечна вена; 7 — передня аорта; 8 — зяброва артерія; 9, 10 — печінкова та шлункова артерії; 11 — порожниста артерія; 12 — мантийна вена; 13 — перикардальна залоза; 14 — зяброве серце; 15 — шлунок; 16, 17 — статеві вена та артерія; 18 — черевна вена; 19 — гонада; 20 — плавцева артерія; 21 — цекум; 22 — мантийна артерія; 23 — задня аорта; 24 — шлуночок серця; 25 — передсердя; 26 — ниркові венозні придатки; 27, 28 — зяброва та головна вени; 29 — печінкова артерія; 30, 31, 32 — вени лійки, мозку та рук відповідно

Із кишкою пов'язаний дуже своєрідний орган головоногих — чорний мішок, в якому утворюється та накопичується чорна рідина. Чорний мішок відкривається в кишку поблизу від анального отвору (рис. 106). Він складається з двох частин. Одна з них — чорний залоз, клітини якої виробляють гранули пігменту меланіну. Старі клітини поступово руйнуються, їх фарба розчиняється в рідині залози, і утворюється чорно, яке надходить у другу частину чорного

мішка — резервуар. При небезпеці тварина викидає через лічку частину вмісту резервуара.

Основна функція чорної рідини — дезорієнтація хижака, який нападає. Викинувши рідину, яка деякий час тримається форми, що нагадує самого моллюска, моллюск бліднішає, різко змінює траєкторію руху і зникає, а хижак хапає замість нього його чорну копію. Чорна рідина подразнює очі хижака і спричиняє тимчасову паралізуючу дію на органи нюху, що перешкоджає хижаку переслідувати здобич.

Чорний мішок мають усі кальмари, майже всі каракатиці та більшість безплавцевих восьминогів; немає його у наутилуса, вампіроморф, плавцевих восьминогів та, як вияток, деяких каракатиць. Види, позбавлені чорного мішка, мешкають переважно в глибинах океану.

Пігмент головоногих — один із найбільш стійких барвників. Із чорних мішків каракатиць здавна виготовляли високоякісну коричневу фарбу — *сенію*.

Органи виділення головоногих дуже різноманітні та тісно пов'язані з органами кровоносної та дихальної систем (рис. 107). Власне видільна система представлена однією парою (у

наутилуса — двома парами) ниркових мішків, які є видозміненими целомодуктами перикардального відділу целома. Кожна нирка одним кінцем відкривається в перикардій, а другим — у мантийну порожнину. Часто обидві нирки з'єднуються одна з одною поперечною перемичкою або за допомогою непарного мішка, як наприклад у каракатиць. У нирки вдаються ниркові венозні придатки — розростання великих венозних судин, які щільно прилягають до стінок нирок (рис. 108). Через ці придатки протікає венозна кров, з якої нирки вилучають екскрети.

Крім нирок, видільну функцію виконують також *перикардальні залози*, які лежать у відокремлених ділянках перикардального целома поряд із зябровими серцями (див. рис. 107). З крові зябрового серця речовини, що підлягають видаленню, проникають у порожнину перикардальної залози, потім у ниркові венозні придатки, де відбувається зворотне всмоктування солей, амінокислот, цукрів та інших важливих для організму речовин. Отже, основним органом виділення є ниркові придатки; вони виконують також функцію осморегуляції. У ниркових мішках нагромаджується сеча, основним компонентом якої є аміак.

Органами дихання головоногих є ктенідії. У наутилуса їх дві пари, в решти головоногих — одна. Ктенідії розташовані в мантийній порожнині симетрично по боках тулуба. Вони двопірчасті, кожен з них складається із зябрової осі та двох рядів складчастих зябрових пелюсток (див. рис. 107). Загострені вільні кінці ктенідіїв спрямовані вперед. По обидва боки зябрових пелюсток проходять кровоносні судини — приносна та виносна. Епітелій зябрових пелюсток не має війок, і циркуляція води в мантийній порожнині викликається ритмічними скороченнями м'язів мантиї.

Кровоносна система досягає в головоногих найбільшої досконалості.

Серце складається з одного шлуночка та двох (підклас *Coleoidea*) або чотирьох (підклас *Nautiloidea*) передсердь. Від шлуночка відходять дві аорти — передня та задня (див. рис. 107, 108). Передня, або головна, аорта спрямована вперед до голови і утворює відгалуження (артерії) до переднього відділу кишечника, слинних залоз, печінки; у голові вона розгалужується, утворюючи артерії, що тягнуться вздовж щупалець. Задня, або нутроцева, аорта постачає кров'ю задній відділ кишечника, органи нутроцевого мішка, мускулатуру мантиї, статеві органи. Артерії розгалужуються, утворюючи сітку капілярів, з яких беруть початок вени.

Венозні судини розвинені так само добре, як і артеріальні. Венозна система починається венами рук, які впадають у

великий кільцевий венозний синус, що збирає венозну кров з голови та рук. Від цього синуса бере початок велика головна вена, яка прямує до нутрощевого мішка і тут ділиться на дві порожнисті вени. Останні вбирають у себе ряд венозних стовбурів від нутрощів. Проходячи біля нирок, порожнисті вени та інші венозні стовбури вдаються туди гронаподібними розширеннями — нирковими придатками; вони слугують для очищення крові від екскретів (див. с. 125).

Порожністі вени впадають у зяброві серця — скоротливі мішечки, які лежать біля основи зябер. Лише в наутилуса їх немає. Зяброві серця проганяють венозну кров через судини зябер, де вона окислюється і по зябрових венах потрапляє до передсердь, а звідти — до шлуночка. Отже, уся кров, що потрапляє до шлуночка, спочатку проходить через нирки та зябра, і тому в головоногих, на відміну від інших молосків, серце містить лише артеріальну кров. Кровоносні судини, особливо артерії, мають мускулясті стінки і пульсують, допомагаючи трьом серцям прокачувати кров через капіляри, які особливо розвинені в кінцівках та задній частині мантиї.

Кровоносна система головоногих майже замкнена, оскільки в шкірі й м'язах артеріальні капіляри безпосередньо переходять у венозні. В інших місцях між артеріями та венами є синуси. У наутилуса капіляри є тільки в шкірі. Така

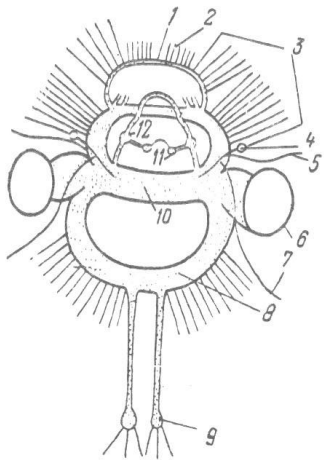


Рис. 109. Центральна нервова система Nautilus:

1 — передпедальне нервове кільце; 2, 3 — нерви відповідно пластинчастого органа та шупалець; 4 — статостист; 5 — нерви передніх очних шупалець; 6 — око; 7 — нерви задніх очних шупалець; 8 — плевровісцеральний тяж; 9 — черевний ганглії; 10 — церебральний тяж; 11, 12 — букальний та лабіальний ганглії

досконала система кровообігу є одним з факторів, що дає змогу деяким з головоногих досягати велетенських розмірів. Тільки при наявності системи капілярів можливе існування великих тварин, бо лише за цих умов забезпечується живлення та дихання масивних органів.

Нервова система головоногих розвинена по-різному: від дуже примітивної в Nautiloidea до найскладнішої і найдосконалішої серед усіх безхребетних у Coleoidea. У наутилуса центральна нервова система складається з трьох коротких нервових дуг — нервових тяжів, які суцільно вкриті нервовими клітинами і не мають диференційованих гангліїв (рис. 109). Усі вони лежать у голові навколо стравоходу. Церебральна дуга огинає стравохід зі спинної сторони, педальна та з'єд-

нана з нею плевровісцеральна — з черевної. Від цих дуг відходять нерви.

На відміну від наутилуса, центральна нервова система вищих головоногих досягає високої складності будови (рис. 110). Вона дуже концентрована. Церебральні, плевральні, педальні, вісцеральні та парієтальні ганглії тісно згруповані навколо стравоходу й оточені хрящовою головною капсулою. Над стравоходом лежить пара церебральних гангліїв, від яких відходять дуже товсті короткі зорові нерви, що відразу ж розширюються, утворюючи величезні *оптичні ганглії*. Спереду від церебральних гангліїв розташований невеликий *букальний ганглії*, зв'язаний з церебральними конективами (у восьминогів він зливається з церебральним). Він іннервує органи глотки та слинні залози. Під стравоходом містяться педальні, плевральні, парієтальні та вісцеральні ганглії. Кожен педальний ганглії чітко поділений на два нервові вузли: *брахіальний*, або ганглії шупалець, та *інфундибулярний*, або ганглії лійки. Мозок головоногих, особливо його надстравохідна частина, має складне внутрішнє розчленування, у ньому виділяють окремі зони, які відповідають за певні типи рухових реакцій, складні форми поведінки, пам'ять тощо. Мозок головоногих за об'ємом найбільший серед безхребетних.

Водночас у головоногих за рахунок периферійного нервового плетива з'являються нові, додаткові ганглії, яких немає в інших молосків. Найбільшими з них є: *ганглії шупалець*, які залягають уздовж брахіальних нервових стовбурів при основі кожного шупальця; *мантийні*, або *зірчасті*, ганглії, що іннервують мантию; *букальні* ганглії, які іннервують слинні залози та глотку. Крім того, дрібні ганглії розсіяні в товщі мускулатури рук та при основі присосків. Завдяки цьому відрізані руки головоногих зберігають здатність до досить складних та специфічних реакцій на зовнішні подразники.

У головоногих є органи внутрішньої секреції. Це *оптичні залози* (у наутилуса їх немає). Оптичні залози — маленькі округлі парні тільця, що лежать на оптичному нерві між оптичними частками та мозком. Вони складаються з секреторних та опорних клітин. Гормони оптичної залози стимулюють розвиток гонад та придаткових статевих залоз, управляють формуванням сперматофорів, визначають поведінку тварин, пов'язану з розмноженням та турботою про нащадків. Активність оптичних залоз контролюють певні центри мозку. Ці залози також беруть участь у захисті організму від чужорідних білків.

Нейросекреторні клітини є в різних місцях центральної та периферійної нервової системи. Нейрогормони виділяються

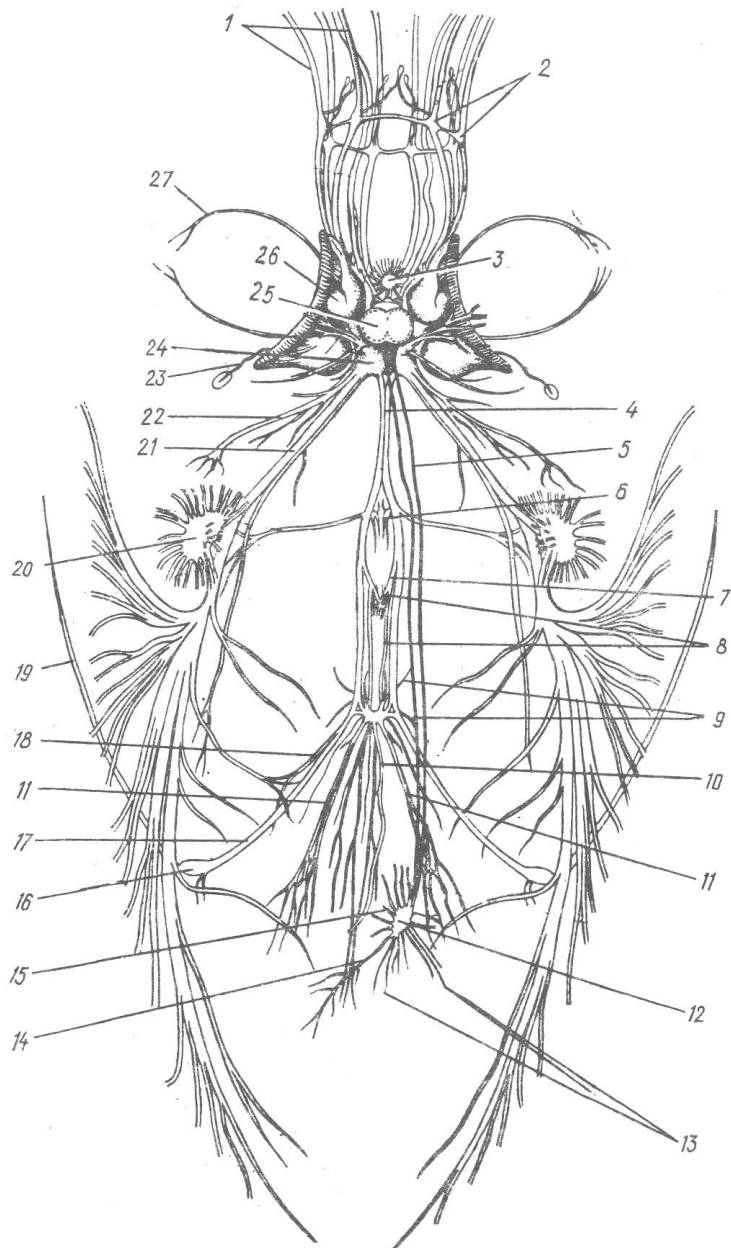


Рис. 110. Нервова система *Sepia officinalis*:

1, 2 — нерви та ганглії рук; 3 — верхній букальний ганглії; 4 — внутрішні нерви; 5 — симпатичний нерв; 6 — задній нерв головної вени; 7 — нерв чорнильного мішка; 8 — його гілки; 9 — ниркові нерви; 10 — серцевий нерв; 11 — нерв підмантичної золози; 12 — шлунковий ганглії; 13 — шлункові нерви; 14, 15 — нерви сліпого мішка шлунка та прямої кишки; 16, 17 — зяброві ганглії та нерви; 18 — нерв статевої протоки; 19 — зябровий нерв; 20, 21 — мантийні ганглії та нерви; 22 — нерв шийного м'яза; 23 — нюшний нерв; 24, 25 — плевральний та церебральний ганглії; 26 — оптичний ганглії; 27 — очний нерв

в кров і впливають на вегетативні функції організму (регулюють роботу серця, тиск крові тощо).

Органи чуття в головоногих розвинені дуже добре. У них є статоцисти, пара очей, позаочні фоторецептори, нюшні ямки, субрадулярний орган, якому приписують функцію органа смаку, а також окремі чутливі клітини на присосках рук та шкірі.

Пара статоцистів міститься в голові. Це зближені між собою пухирці, вкриті окремими хрящовими капсулами, пов'язані з головною хрящовою капсулою. Внутрішня поверхня статоциста має опуклості та горби, що вдаються в порожнину органа (рис. 111). У певних місцях горбків містяться чутливі нервові клітини. Статоліт великий, неправильної форми, він складається з органічної речовини і частково з вуглекислого кальцію. Видалення статоцистів викликає втрату молюском здатності до орієнтації в просторі.

Будова очей *Nautiloidea* та *Coleoidea* дуже розрізняється (рис. 112). Очі наутилуса побудовані за типом очного пухирця;

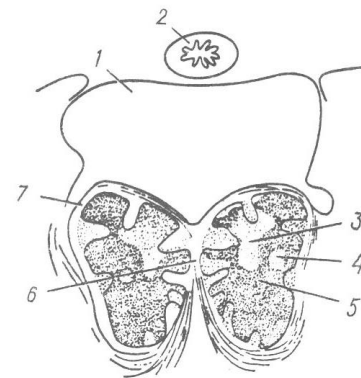


Рис. 111. Будова статоцистів *Sepia officinalis* (зріз через голову):

1 — підстравохідна частина мозку; 2 — стравохід; 3 — статоліт; 4 — горбки внутрішньої поверхні статоциста; 5 — слуховий гребінець; 6 — перегородка між статоцистами; 7 — капсула статоциста

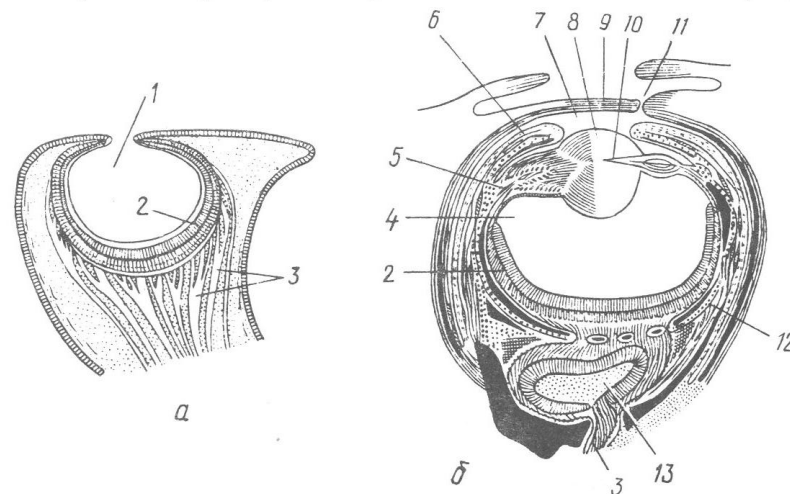


Рис. 112. Очі головоногих:

а, б — розріз ока *Nautilus* та *Sepia officinalis*; 1 — порожнина очної ямки, яка сполучається із зовнішнім середовищем; 2 — сітківка; 3 — зоровий нерв; 4 — склоподібне тіло; 5 — війковий м'яз; 6 — райдужка; 7 — передня камера ока; 8 — кристалик; 9 — рогівка; 10 — епітеліальне тіло; 11 — зовнішній отвір камери ока; 12 — склера (хрящова оболонка ока); 13 — оптичний ганглії

такі очі є у багатьох безхребетних (деяких медуз, кільчаків, двостулкових та червоногих молюсків).

Очі Coleoidea відрізняються складністю та досконалістю будови і нагадують очі хребетних. Вони досягають великих розмірів, займаючи у деяких видів більшу частину голови. Зовні око оточене хрящовою капсулою. Основу ока складає очний пухир. Його дно та бічні стінки утворюють сітківку, або ретину. Зовнішня стінка щільно прилягає до покривів, утворюючи внутрішнє епітеліальне тіло, а прилеглий до неї покривний епітелій утворює зовнішнє епітеліальне тіло. Епітеліальне тіло виділяє кришталік, причому зовнішнє тіло виділяє зовнішню його половину, а внутрішнє — внутрішню. Порожнина пухиря заповнена склоподібним тілом. Над передньою стінкою очного пухиря наростає кільцеподібна складка шкіри у вигляді купола — райдужка; її краї не зникаються в центрі, залишаючи отвір над кришталіком — зіницю. Над райдужкою утворюється друга, зовнішня складка шкіри, яка покриває зрачок та кришталік і перетворюється на передню прозору стінку ока — рогівку. Проте у більшості головоногих вона не повністю зникається над оком, зберігаючи маленький ексцентричний отвір, через який передня камера ока сполучається із зовнішнім середовищем. Крім того, у каракатиць та деяких восьминогів рогівку прикривають ще шкірні повіки. Сітківка ока складається з дуже довгих (іноді до 0,5 мм) клітин. Зорові клітини правильно чергуються з опорними, які містять темний пігмент. Сукупність нервових відростків, що відходять від зорових клітин, утворює товстий зоровий нерв, який веде в дуже великий зоровий ганглії. Велика кількість зорових клітин сітківки (у кальмара *Loligo* близько 165 тис.) свідчить про досконалість зору.

Очі головоногих здатні до акомодациї, яка здійснюється не зміною кривизни кришталіка (як у людини), а його наближенням або віддаленням від сітківки; для цього служить особливий війковий м'яз, прикріплений до екватора кришталіка. Крім того, у райдужці є м'язи, які розширюють або звужують зіницю залежно від інтенсивності освітлення.

Позаочні фоторецептори — загадкові органи головоногих. Вони є в усіх головоногих, крім наутилуса. Це скупчення пухирців, які містять світлочутливі клітини та пов'язані з нервовою системою. Вони можуть бути розташовані в різних частинах тіла. Наприклад, у восьминогів вони містяться на задній стороні зірчастого ганглію, у каракатиць — в голові на оптичних нервах, а в кальмара-вампіра — у м'язах спинної сторони мантиї. Вважають, що вони сприймають світло, яке проходить крізь стінку тіла, і дають тварині уявлення про

рівень освітлення в оточуючому середовищі; залежно від його інтенсивності головоногі регулюють силу власного світлення. Можливо, що за допомогою цих органів головоногі сприймають біоломінісценцію інших тварин. Крім того, головоногі сприймають світло також за допомогою численних світлочутливих клітин, розсіяних у їхній шкірі.

Хеморецепторів у головоногих є кілька типів. Органи нюху — це пара нюшних папіл (у кальмарів, каракатиць та пелагічних восьминогів) або нюшних ямок (у донних восьминогів), які містяться по боках голови між очима та мантийним отвором. У наутилуса органами нюху є *ринофори* — пара невеличких конічних горбків з вузькою порою, які містяться під очима.

Смакові рецептори розташовані переважно на обідках присосків рук та на губі. Це різноманітні війчасті рецепторні клітини. Кількість їх величезна: до кількох сотень на 1 мм². Головоногі мають дуже тонкий смак; їх чутливість до деяких хімічних речовин на 2—3 порядки вища, ніж у людини. На присосках містяться також численні механорецептори, особливо дотичні, які реагують на стиснення, розтягання та згинання. Тісна близькість смакових та дотичних рецепторів дає підставу говорити про наявність у головоногих особливого хемотактильного — «смакодотичного» — чуття. Особливо воно характерне для донних та глибоководних видів. У донних восьминогів добре розвинена хемотактильна пам'ять, у тому числі здатність знаходити дорогу до своєї домівки. Крім того, у порожнині глотки є так званий субрадулярний орган, який містить чутливі клітини і якому приписують функцію органа смаку. У наутилуса органами дотику й смаку є щупальця; на відміну від інших головоногих наутилус має пару осфрадіїв, які лежать в мантийній порожнині і використовуються для визначення хімічних властивостей води, що надходить до неї.

У головоногих є безліч внутрішніх та зовнішніх пропріоцепторів у шкірі, м'язах, товщі тканин присосків, поверхні зябер тощо. Вони надають тварині інформацію про відносне положення частин її тіла, роботу мускулатури.

Головоногим притаманні складні форми поведінки. Передусім вони виявляються в реакціях при нападі на здобич та втечі від ворогів. Не менш складна поведінка супроводить запліднення, відкладання та охорону (у восьминогів) самицями яєць. Головоногі, особливо донні восьминоги та каракатиці, мають пам'ять, досить легко навчаються. З іншого боку, наутилусам, пелагічним восьминогам та глибоководним океанічним кальмарам ці здібності притаманні значно меншою мірою.

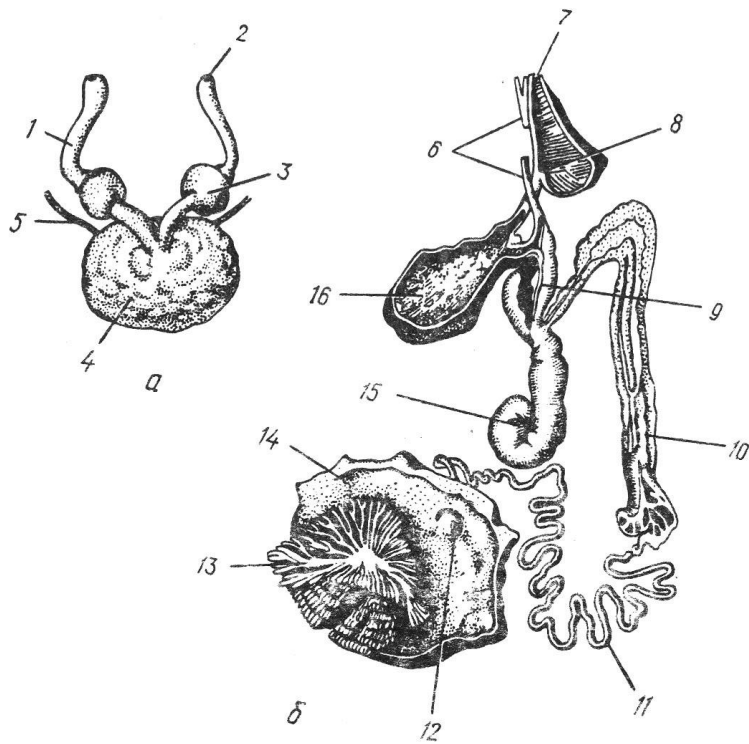


Рис. 113. Статеві системи восьминога *Octopus dofleini*:

a — жінка; *б* — чоловік; 1 — яйцепровід; 2 — жіночий статевий отвір; 3 — яйцепровідна залоза; 4 — яєчник (у целомічному мішку); 5 — зв'язка, яка підтримує яєчник; 6 — перерізаний м'яз; 7 — чоловічий статевий отвір; 8 — розширення статевого каналу; 9 — з'єднання сім'яного пухирця і простатичної залози зі сперматофорним мішечком; 10 — сім'яний пухирець; 11 — сім'япровід; 12 — отвір сім'япроводу; 13 — сім'яник (всередині целомічного мішка); 14 — стінки целомічного мішка; 15 — простатична залоза; 16 — сперматофорний мішок

Усі головоногі роздільностатеві тварини з чітко вираженим статевим диморфізмом. Самці відрізняються від самиць тим, що одне з їх щупалець перетворене на копулятивний орган (*гектокотильозане щупальце*). У деяких головоногих, наприклад у *Argonauta*, самець набагато менший за самицю.

Статеві залози непарні і містяться в статевій ділянці целома, у задній частині тіла. Статеві клітини потрапляють до порожнини целома, а звідти виходять через вивідні протоки. У *Nautilus*, вампіроморф та плавцевих восьминогів статеві протоки парні, в інших головоногих зберігається здебільшого лише ліва протока (рис. 113). Крім того, незалежно від статевих отворів, але поблизу від нього в мантийну порожнину відкриваються вивідні канали двох парних та однієї непарної *нідаментальних залоз*, секрет яких утворює зовнішні оболонки яєць. У багатьох головоногих є *сім'яприймачі* — пара ямок, які містяться на ротовому конусі.

Рис. 114. Сперматофор *Octopus dofleini*

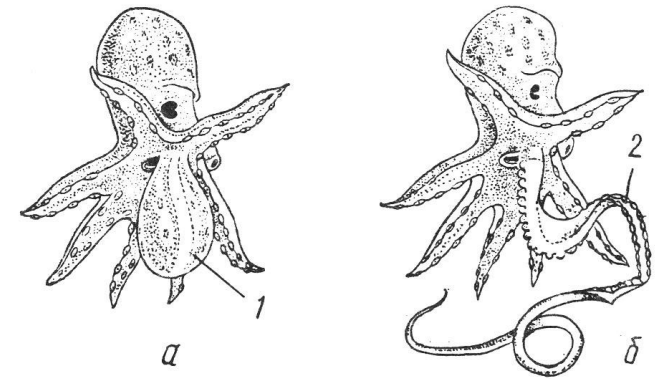
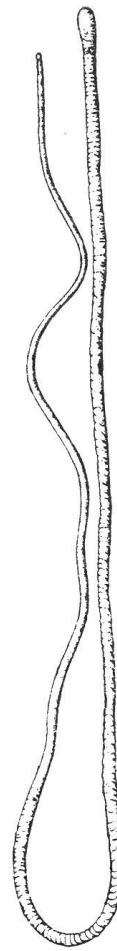


Рис. 115. Дві стадії розвитку гектокотіля *Argonauta argo*:
a — самець зі сперматофорним мішком (1); *б* — зі сформованим гектокотилем (2)

Чоловіча статеві протока здебільшого непарна і має складнішу будову. Сім'япровід відкривається в статевий целом лійкою; на початку він утворює розширення — *сперматофорний орган*, який має складну будову. До його складу входять залозистий сім'яний пухирець, простатична залоза, сліпий мішок та інші утвори. Далі сім'япровід продовжується широким сперматофорним мішком, який переходить у копулятивний орган (пеніс), що закінчується статевим отвором.

Запліднення самиць відбувається за допомогою сперматофорів. Стінки сім'яного пухирця та простатичної залози виділяють речовину, яка оточує сперму, утворюючи сперматофор складної будови (рис. 114). Він має видовжену форму, його стінки складаються з хітиної речовини. Сперматофори накопичуються в сперматофорному мішку. Вони мають особливі пристосування для своєчасного звільнення сперми, яка в них знаходиться. Під дією морської води зрілі сперматофори лопаються і викидають сперму, яка міститься в них.

Роль копулятивного органа виконує одна із рук самця, яка більш-менш відрізняється від інших і називається *гектокотилем* (рис. 115). Цією рукою самець підхоплює сперматофори, які виходять через лійку назовні, і переносить їх у мантийну порожнину самиці (у восьминогів) або прикріплює до сім'яприймачів самиці, які містяться на її ротовому конусі (у *Nautilus*, *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo* та деяких інших кальмарів).

Надзвичайне пристосування до запліднення є в дрібних пелагічних восьминогів — аргонавтів, тремоктопусів, оцитое. Дуже великий гектокотиль у самців розвивається в особливому шкірястому мішку, де він спочатку згорнутий у спіраль. Коли щупальце повністю сформувалося, мішок розривається, і воно розправляється (рис. 115), а його порожнина заповнюється сперматофорами. Щупальце відривається від тіла самця і відпливає на пошуки самиці свого виду. Знайшовши самицю, гектокотиль заповзає в її мантийну порожнину. Там сперматофори, які він приносить, лопаються, і сперматозоїди запліднюють яйця. Втрачений гектокотиль згодом регенерує.

Спочатку дослідники, знаходячи гектокотилі в мантийній порожнині самиць, вважали їх паразитами, і Кюв'є дав їм родову назву *Nectocotilus*.

Запліднення яєць проходить здебільшого під час їх відкладання або в мантийній порожнині самиці, або коли вони викидаються через лійку та проходять повз рот, де містяться сім'яприймачі зі спермою. Лише в аргонавтів яйця запліднюються ще в яйцепроводі. У деяких видів, наприклад восьминога *Ocythoe*, яйця затримуються в яйцепроводі до виходу з них молоді, тобто має місце живородіння. Здебільшого ж яйця, оточені оболонками, виводяться назовні і прикріплюються поодиночці чи групами до різних підводних предметів або містяться всередині драглистих мішків, які вільно плавають у воді.

Яйця головоногих великі і містять багато жовтка. Через це ембріональний розвиток головоногих набуває особливостей, які відрізняють його від розвитку інших моллюсків. Сліди спірального дробіння яйця зникають, і воно стає *дискоїдальним*.

Жовток заповнює майже все яйце, лише на анімальному полюсі лежить дископодібне потовщення цитоплазми, яке містить ядро. Дробіння охоплює лише анімальний полюс: тут утворюється спочатку одношаровий, а пізніше двошаровий зародковий диск (рис. 116, *a*). Для переробки жовтка виникає особливий провізорний орган — *жовтковий мішок*, стінки якого складаються з ектодерми та жовткової ентодерми з кровоносними лакунами та м'язовими елементами між ними. Поживні речовини із жовткового мішка транспортуються до зародка.

З двошарового зародкового диска формується тіло зародка. На його анімальному полюсі з'являється ектодермальне потовщення з невеличким впинанням посередині — зачатком черепашкової залози; край цього потовщення стає мантиєю. Пізніше у всіх колеоїдей черепашкова залоза перетво-

рюється на замкнений мішечок, який зовні огортає мантия. Так виникає внутрішня черепашка, а в *Argonauta* черепашкова залоза зовсім зникає. На спинній стороні зародка утворюються зачатки очей у вигляді потовщення ектодерми, а між ними — рот. На черевній стороні закладаються зябра, зачаток лійки, статоцисти, а на межі власне зародка і жовткового мішка — руки. Зародок розташований так, що головним кінцем він обернений до жовткового мішка і ніби охоплює його зачатками рук (рис. 116, *b*, *в*). Пізніше зародок збільшується, а жовтковий мішок зменшується і втягується всередину зародка.

З яйцевих оболонок виходить маленький, майже повністю сформований моллюск (*Octopus*, *Nautilus*, *Sepia*). Проте у багатьох видів молодь суттєво відрізняється від дорослих моллюсків формою тіла та наявністю личинкових органів, яких немає в дорослих, тому таких молодих особин називають личинками. Іноді личинок вже відомих видів описували як самостійні види або навіть роди. Наприклад, личинки кальмарів родини хіротейтид (*доратопсис*) мають дуже довгу шию та «морду», личинки кальмарів родини кранхіїд — стебельчасті очі, а личинки пекельного вампіра — дві пари плавців, тоді як дорослі — одну пару (див. рис. 119). Часто личинки ведуть планктонний спосіб життя і трапляються на менших глибинах, ніж дорослі.

Головоногі мають високорозвинену здатність до регенерації пошкоджених або втрачених частин тіла. Рани на їх тілі заживають дуже швидко. Втрачені (наприклад, відкушені хижакom) руки та щупальця швидко повністю відновлюються. У багатьох видів океанічних кальмарів та восьминогів спостерігається автотомія — довільне відкидання кінцівок. Здебільшого це відбувається при небезпеці. У аргонавтів та деяких інших груп гектокотилізоване щупальце із сперматофором відривається та заповзає у мантийну порожнину самиці.

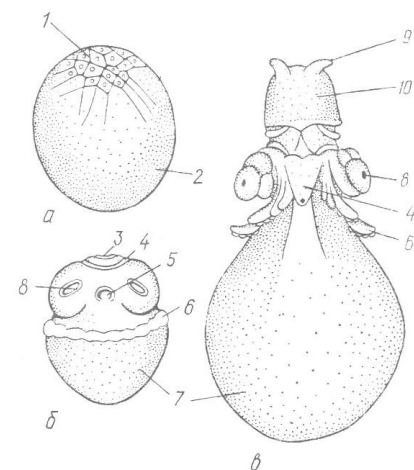


Рис. 116. Ембріональний розвиток кальмара *Loligo vulgaris*:

a — дробіння яйцеклітини; *b* — утворення зачатків органів; *в* — завершення формування моллюска; 1 — зародковий диск; 2 — жовток; 3 — черепашкова залоза; 4 — зачаток лійки; 5 — рот; 6 — зачатки рук; 7 — жовтковий мішок; 8, 9 — зачатки очей та плавців; 10 — мантия

Способи руху головоногих дуже різноманітні, відповідно різні й біологічні механізми, що забезпечують той чи інший рух. Найдосконалішим є *реактивний рух*, який забезпечується роботою мантиї та лійки. Мантийна порожнина головоногих дуже велика. У кальмарів її об'єм становить біля половини об'єму тіла. Набираючи в неї воду через мантийну щілину, моллюск із силою виштовхує її потім через лійку. Щоб вода при цьому не протікала назад через щілину, він герметично замикає її за допомогою застібок-«кнопок», про які вже згадувалося.

Коли моллюск скорочує мускулатуру черевної стінки мантиї, сильний струмінь води викидається з лійки; реактивна сила, яка виникає при цьому, штовхає тіло тварини в протилежний бік. Реактивні поштовхи повторюються з великою частотою, що забезпечує високу швидкість руху.

Лійка в нормальному положенні напрямлена отвором уперед, отже, при реактивному русі моллюск рухається вперед заднім кінцем. Проте мускулатура лійки дає змогу їй повертатися отвором у різні боки, навіть на 180° , спрямовуючи його назад, що забезпечує тварині можливість рухатись у різних напрямках, у тому числі й головою вперед.

Деякі невеликі за розмірами кальмари розвивають таку швидкість, що можуть вистрибувати з води і пролітати над поверхнею моря по 50—60 м. Часто вони залітають на верхні палуби океанських лайнерів, які знаходяться на висоті 5—8 м над рівнем моря. Планеруючий політ підтримується за допомогою широких плавців. У такий спосіб кальмари рятуються від хижих риб та дельфінів у поверхневих шарах води.

Своєрідну будову має реактивний двигун наутилуса. Його мантия майже позбавлена м'язів, і функцію ємкості, в яку набирається вода, виконує не мантийна порожнина, а велика, добре розвинена лійка. Вона складається з двох трикутних м'язистих лопатей, які при русі згортаються в трубку, налягаючи одна на одну. При скороченні мускулястих стінок із лійки викидається струмінь води, який створює реактивний рух.

Реактивний рух створюється не тільки роботою комплексу мантия—лійка, але й руками. У деяких головоногих, особливо глибоководних пелагічних восьминогів, усі руки з'єднані шкірною перетинкою, яка утворює «парасольку». Її краї розростаються так широко, що досягають кінчиків рук. Парасолька восьминогів нагадує дзвін медуз, і діє вона за тим же принципом: при розкритті дзвона вода заповнює простір між руками, а при його скороченні виштовхується назовні, і тварина рухається в протилежний бік (заднім кінцем уперед). Порівняно з реактивним двигуном кальмарів та каракатиць

цей механізм менш досконалий і не дає змогу восьминогам швидко рухатись.

Реактивний рух — не єдиний спосіб пересування головоногих. Вони плавають також за допомогою плавців, які є в кальмарів, каракатиць, вампіроморф та плаваючих восьминогів. Решта восьминогів живе постійно на дні і плавців не має. Плавці забезпечують повільне плавання та ширяння тварин у воді. Взагалі, нектонні кальмари та каракатиці мають щільне мускулясте тіло, яке важче за воду, і щоб не потонути, вони повинні весь час рухатися.

Основним способом руху донних восьминогів є повзання по дну за допомогою рук. Вони навіть можуть крокувати по дну, спираючись на кінчики рук.

Поряд із активно-рухливими тваринами серед головоногих є також планктонні організми. Одні з них мають драглисте тіло і більше схожі на медуз, ніж на головоногих; інші мають тонку, майже прозору мантию, позбавлену м'язів. Ці тварини живуть, як правило, на глибині 100 і більше метрів і ширяють у воді. Вони мають нейтральну плавучість, тобто їхня питома маса наближається до питомої маси води.

У головоногих існує два способи досягнення нейтральної плавучості: за допомогою черепашки, камери якої можуть заповнюватися газом (*Nautilus*, *Sepia*, *Spirula*), та шляхом зменшення питомої маси тканин тіла (глибоководні кальмари та деякі інші). Перший механізм нейтральної плавучості дуже ефективно діє у наутилуса. Як уже зазначалося, камери його черепашки пронизує сифон — відросток нутрощевого мішка, в який заходять цілом та кровоносні судини. Стінка сифона — напівпроникна мембрана, яка пропускає лише одновалентні іони та гази.

У положенні нейтральної плавучості камери черепашки або повністю заповнені газом, або води в них дуже мало. Якщо необхідно зануритися на глибину, тобто загрузити черепашку, у камери додається вода з крові, а для того, щоб сплисти, з води вилучаються іони Na^+ та Cl^- , вода опріснюється, і черепашка полегшується. Отже, сифон — це спеціалізований орган для регуляції плавучості.

У планктонних кальмарів нейтральна плавучість досягається іншим способом. Здебільшого в товщі тканин їх мантиї, голови та рук містяться численні мікроскопічні вакуолі, заповнені розчином хлориду амонію (NH_4Cl). Утворюється губчаста тканина, яка замінює собою мускульну. Розчин хлориду амонію ізотонічний щодо морської води, тому питома маса планктонних кальмарів наближається до питомої маси води. Таких кальмарів називають аміачними; до них належать переважно глибоководні види. Найдосконаліше

приспосовання такого типу мають океанічні кальмари родини *Squididae* — «кальмари-батискафи». У них розчин хлориду амонію заповнює цілом, його об'єм може досягати 2/3 об'єму мантийної порожнини.

З відомих 25 родин кальмарів нейтральна плавучість властива представникам 12 родин. Ам'ячні кальмари — переважно дрібні тварини, але серед них є й крупні, наприклад велетенські кальмари *Architeuthis* та *Mesonychoteuthis*.

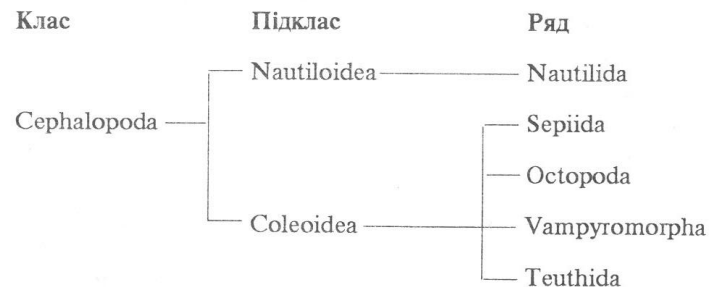
Головоногі відіграють дуже важливу роль у житті океану. Будучи хижаками, вони поїдають величезну кількість ракоподібних, молюсків, риб та інших організмів і, у свою чергу, самі є їжею для багатьох морських хребетних — риб, птахів, ластоногих та китів.

Людина здавна використовувала головоногих в їжу, а в останні десятиріччя промисел головоногих різко посилюється, що пов'язано з виснаженням рибних ресурсів та необхідністю пошуків додаткових джерел білкової їжі. За поживними якостями головоногі перевершують інших молюсків та навіть деяких риб. В Японії це один із найпопулярніших продуктів харчування. У наш час існує промисловий вилов близько 30 видів головоногих. Це передусім кальмари омастрефіди, лолігініди, деякі каракатиці та звичайні восьминоги. Із гарних черепашок наутилусів роблять прикраси; з чорнильної рідини сепій виготовляють фарбу та чорнило.

Головоногих використовують також у медицині та парфюмерії. Новітніми дослідженнями доведено, що головоногі є джерелом важливих та перспективних біологічно активних препаратів (протишокових, обезболюючих, антипаразитарних речовин, сильнодіючих токсинів тощо).

Головоногі викликають інтерес вчених як модельні об'єкти досліджень: для нейрофізіологів кальмари — один із важливих об'єктів для дослідження проведення нервових імпульсів; психологи цікавляться головоногими як безхребетними з високорозвиненою психікою («примати моря»).

Сучасні *Cephalopoda* поділяються на два підкласи: Наутилоїдеї (*Nautiloidea*) та Колеоїдеї (*Coleoidea*).



Наутилоїдеї — це найбільш примітивна та стародавня група головоногих, для якої характерні наявність зовнішньої багатокамерної черепашки, двох пар зябер, чотирьох передсердь, чотирьох нирок та великої кількості рук. Нервова система у вигляді дуг, не ганглізована, очі дуже примітивної будови.

У сучасній фауні головоногих цей підклас представлений лише одним рядом Наутилуси (*Nautilida*) з кількома видами, хоча відомо багато рядів та видів вимерлих наутилоїдеї (див. далі).

Ряд Наутилуси, або Перлисті кораблики (*Nautilida*). До цього ряду належить єдиний сучасний рід *Nautilus* з шістьма видами. Найбільш відомий *Nautilus pompilius* (див. рис. 90, а). Наутилуси мешкають у теплих морях біля берегів Філіппінських островів, Нової Гвінеї, Австралії, Індонезії та в Бенгальській затоці.

Черепашка в них має розмір 20—25 см у діаметрі, спіралью закручена і поділена поперечними перетинками на ряд камер. Тіло тварини міститься в останній, найбільшій, камері, інші заповнені газом та частково водою і слугують моллюску гідростатичним апаратом (див. с. 137). Зовнішня поверхня черепашки — білого кольору, з рудими поперечними смугами, внутрішня вистелена перламутром. Велика голова зверху прикрита масивною лопаттю — *каптуром* (капшоном), який при небезпеці закриває вуста черепашки.

Навколо рота містяться численні (близько 90) руки, зібрані у два віночки — зовнішній та внутрішній. Вони не мають присосків, їх дистальні кінці можуть втягуватися в розширені основні частини. Лійка складається з двох лопатей, які згорнуті в трубку. Рот має пару рогових щелеп, якими моллюск може роздрібнювати тверду їжу, в глотці є радула. У мантийній порожнині є пара осфрадіїв. Чорнильної залози немає.

Наутилуси — повільні тварини; вони тримаються переважно в товщі води, занурюючись на глибину до 500—700 м, але можуть спливати і в поверхневі шари. Полюють наутилуси вночі на невеличких раків та іншу не дуже рухливу здобич, але не гребують і падаллю. Для розмноження вони виходять на мілководдя коралових островів, де самиці відкладають дуже великі (до 4 см) яйця, прикріплюючи їх поодиноці до підводних предметів. З яєць вилуплюються дрібні наутилуси з добре розвиненою черепашкою, яка вже має кілька камер. Росте черепашка по вільному краю, утворюючи нові камери, в які поступово переміщується тіло моллюска.

До цього підкласу належить переважна більшість сучасних головоногих. Колеоїдеї поширені в усіх морях і океанах з повною солоністю. Вони мають внутрішню рудиментарну черепашку; у деяких восьминогів її зовсім немає. Кінцівок вісім або десять, вони розташовані навколо рота одним колом і мають присоски. У самців багатьох видів одна або дві руки перетворюються на гектокотиль. Лійка має вигляд замкненої трубки.

Колеоїдеї мають одну пару зябер, два передсердя, два зябрових серця, дві нирки, чорнильний мішок, концентровану нервову систему, складний мозок, оточений хрящовим черепом. Очі складної будови, що нагадують очі хребетних. Осфрадіїв немає.

Підклас Coleoidea включає чотири ряди: Каракатиці (Sepiida), Восьминоги (Octopoda), Вампіроморфи (Vampyromorpha) та Кальмари (Teuthida).

Ряд Каракатиці (Sepiida). Тіло каракатиць здебільшого широке, сплющене. На голові у каракатиць є десять кінцівок, з яких вісім рук та два щупальця (див. рис. 90, б), що можуть втягуватись у спеціальні сумки біля їх основи. Присоски на руках та щупальцях стебельчасті, на них ніколи не буває гачків. Плавці у вигляді вузької смужки, або широкі овальні, тягнуться вздовж усієї мантиї або розташовані по боках тіла. Черепашка (сепіон) внутрішня, у вигляді вапнякової пластини, вапнякової спіралі (у спірули) або тонкої рогової пластинки чи зовсім відсутня. Цей ряд поділяється на два підряди: Спірули (Spirulina) та Каракатиці (Sepiina).

Підряд Spirulina включає єдиний вид Spirula spirula, який відрізняється від інших сучасних головоногих тим, що має спіральну закручену внутрішню черепашку, яка лежить у задній половині мантиї (див. рис. 95). Це — маленька тварина з мантиєю завдовжки до 4,5 см. Спірула поширена в тропічних водах усіх океанів; вона живе біля дна на глибинах 500—1000 м, вночі підіймаючись до 100—300 м. На задньому кінці тіла між маленькими плавцями спірула має фотофор, який може закриватись, як повікою, шкірною складкою.

Типові представники підряду Sepiina належать до родини Справжніх каракатиць (Sepiidae). Більше 100 видів каракатиць населяють мілководдя тропічних та субтропічних морів Старого Світу. Біля берегів Америки каракатиць немає.

Каракатиці живуть на літоралі, рідше — субліторалі: на пісках, мулі, черепашнику, серед морських трав та коралів, зрідка на каміннях та скелях. Постійних схованок у них

немає. Вдень вони нерухомо лежать на дні, замаскувавшись або закидавши спинну сторону ґрунтом, вночі полюють на креветок, крабів, інших головоногих, рибу. Органів свічення вони не мають.

Найбільш відома звичайна сепія (Sepia officinalis) (див. рис. 90, б), яка живе в Середземному морі. Трапляються досить крупні каракатиці, наприклад одна з найчисленніших каракатиць північної частини Індійського океану — сепія фараона (S. pharaonis) досягає довжини 40 см і маси до 5 кг; проте найбільшою вважають широкооруку сепію (S. latimanus), яка мешкає в західній частині Тихого океану. Довжина її мантиї сягає 60 см, загальна довжина тіла 1,5 м, маса 10 кг.

Крім справжніх каракатиць, до ряду Sepiida належать ще кілька родин. Три з них — Sepiolidae, Sepiadariidae та Idiosepiidae — відрізняються від справжніх каракатиць тим, що не мають вапнякової черепашки; у деяких, наприклад Rossia (родина Sepiolidae), замість неї є хітиноїдна пір'їнка, а більшість не має ніяких залишків черепашки. Це дрібні тварини, які досягають кількох сантиметрів у довжину, мають велику голову та коротке округле тіло з великими опуклими напівкруглими плавцями (рис. 117). На чорнильному мішку в багатьох видів є органи свічення.

Ряд Кальмари (Teuthida). Цей ряд об'єднує найбільших, найрухливіших та найхижіших головоногих. Кальмари поширені в усіх морях нашої планети з повною солоністю — від холодних полярних вод до тропічних коралових лагун, від поверхні до абісальних глибин.

Вони мають переважно циліндричне або конічне тіло (див. рис. 90, в) з парою стрілоподібних або ромбічних плавців, з 10 кінцівками, з яких вісім рук та пара щупалець, озброєних хітиновими кільцями, іноді з гачками. Щупальця не втягуються. Рудимент черепашки представлений гладіусом перо- або стрілоподібної форми.

Ряд Кальмари поділяється на два підряди: Неритичні кальмари (Myopsida) та Океанічні кальмари (Oegopsida).

Неритичні кальмари, або закритооки, відрізняються від океанічних, відкритооких, будовою ока. Передня камера ока цілком затягнута прозорою рогівкою та пов'язана із зовнішнім середовищем лише крихітним отвором — слізною



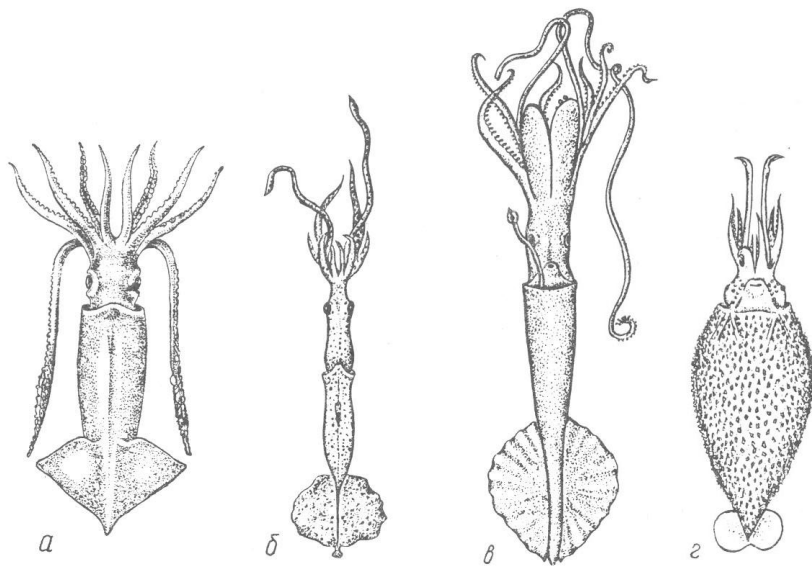


Рис. 118. Ряд Teuthida:

a — *Todarodes* (родина Ommastrephidae); *б* — молода особина велетенського кальмара *Architeuthis dux* (родина Architeuthidae); *в* — *Chiropsis mega* (родина Chiroteuthidae); *г* — *Cranchia scabra* (родина Cranchiidae)

порою. Мантия в них завжди мускуляста, присоски на кінцях ніколи не перетворюються на гачки; завжди є щупальця. Фотофорів майже не буває або вони малочисленні та простої будови.

Неритичні кальмари поширені в теплих та помірних водах і їх немає в арктичних районах (неритичний означає мілководний). Вони мешкають у водах шельфа (частина підводної околиці материків, що прилягає до берегів) і рідко опускаються глибше 500 метрів. Найбільш поширені представники родини Loliginidae, які населяють прибережні води помірних та теплих зон океану. Лолігініди тримаються біля дна, але можуть підніматись у товщу води та поверхневі шари. Більшість з них утворюють зграї. Це досить активні тварини, весь час знаходяться в русі, плавають за допомогою плавців та лійки. Живляться дрібною зграйною рибою, креветками, мізидами, еуфаузїдами, кальмарами. Полюють вони переважно вночі. На дно опускаються лише для відкладання яєць. Часто мігрують на великі відстані. Найбільш відомий вид — *Loligo vulgaris* (див. рис. 90, *в*).

Океанічні кальмари — мешканці відкритих морських просторів. Вони належать до найшвидкісніших плавців. Рятуючись від ворогів, вони можуть вистрибувати з води і проноситись над хвилями десятки метрів. Найбільш типовими й поширеними є кальмари родини Ommastrephidae,

наприклад рід *Todarodes* (рис. 118, *а*). Океанічні кальмари все життя проводять у відкритому океані, здійснюючи вертикальні міграції: вдень занурюються на велику глибину (до 1000 м), а вночі піднімаються на поверхню, де активно полюють. Більшість з них мають фотофори. Океанічні кальмари здійснюють також сезонні міграції, долаючи великі відстані.

Розміри океанічних кальмарів бувають різними — від кількох сантиметрів до кількох метрів. Серед останніх є велетенські кальмари, наприклад, *Architeuthis dux* — найбільший серед моллюсків. Проте, на відміну від омастрефід, ці кальмари — погані плавці, їхня мантия товста, але слабо мускуляста. Це пов'язано з тим, що вони мають нейтральну плавучість (див. с. 137). Живуть вони на великих глибинах, майже не піднімаючись у поверхневі шари. Цим пояснюється той факт, що до рук вчених майже не потрапляють цілі, непошкоджені екземпляри цього виду, а попадають лише поранені особини або напівперетравлені в шлунку кашалотів. Молодь архітеутисів (рис. 118, *б*) значно менших розмірів (10—12 см) мешкає на менших глибинах.

Серед океанічних кальмарів трапляється багато планктонних видів, які перейшли до пасивного переміщення. Це малоактивні тварини, які зависають у воді, і їхня питома маса наближається до маси води. У деяких видів родини Gonatidae нейтральна плавучість досягається за рахунок накопичення жиру у велетенській печінці, в інших гонатид — у результаті надмірного обводнення тканин. Але в більшості планктонних кальмарів нейтральна плавучість пов'язана з накопиченням у тілі хлориду амонію — це так звані «аміачні кальмари». Поверхня мантиї в деяких видів вкрита маленькими хрящовими горбками (рис. 118, *г*). Незважаючи на слабку рухливість цих тварин, хапальний апарат у них розвинений дуже добре: у багатьох видів щупальця міцні, мускулясті, на руках та щупальцях є великі гострі гачки. Ці тварини мають добре розвинені фотофори.

Ряд Вампіроморфи (Vampyromorpha). До цього ряду належить лише один вид — пекельний вампір (*Vampyroteuthis infernalis*), який мешкає у відкритому океані на глибинах 700—1500 м, але його молодь трапляється на глибинах 300—500 м.

Вампіроморфи поєднують риси восьминогів та кальмарів. Вампір — це тварина середніх розмірів, завдовжки до 37 см при довжині мантиї 11—13 см, оксамитово-чорного кольору. Ширококонічна мантия зрощена з головою на потилиці так, що шийного перехвату майже немає (рис. 119). На задньому кінці мантиї є пара веслоподібних плавців. Вісім коротких рук з'єднані перетинкою — *умбрелою*, яка нагадує парасольку.

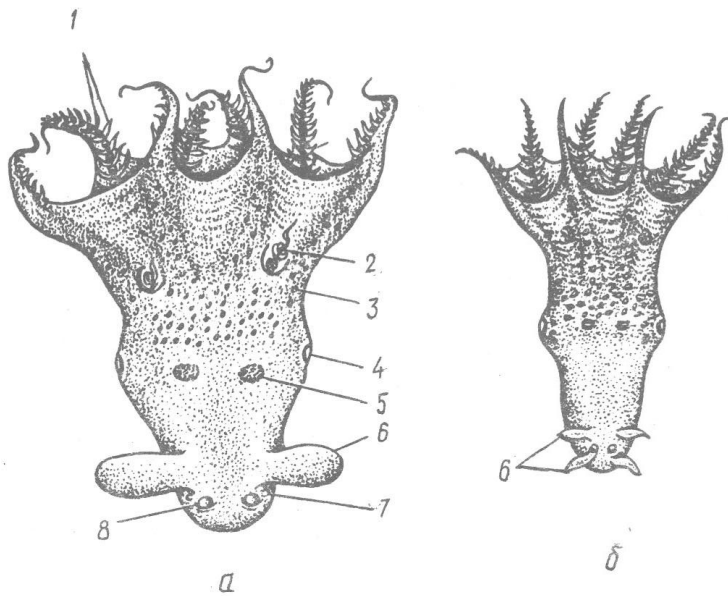


Рис. 119. Ряд Vampyromorpha: *Vampyroteuthis infernalis*:

a — самця; *б* — личинка; 1 — вусики; 2 — філамент; 3 — мікроскопічні фотофори; 4 — око; 5 — скупчення фотофорів на голові; 6 — плавець; 7 — рудимент задньої пари плавців; 8 — складний фотофор

Руки мають один ряд присосків без рогових кілець та гачків. По обидва боки від присосків тягнуться два ряди коротких вусиків. На спинній стороні тіла між основами спинних рук є пара довгих, ниткоподібних чутливих відростків — *філаментів*, які можуть повністю втягуватись у спеціальні кишені. Це органи дальнього дотику, призначені для пошуку їжі; вважають, що вони гомологічні щупальцям кальмарів. Очі у вампірів «відкриті», як у кальмарів. Як і в кальмарів, є глadius. Чорнильного мішка немає.

Поверхня мантиї вкрита дрібними фотофорами; два великі складні фотофори, що зовні схожі на очі, містяться позаду плавців. Тканини вампіра мають драглисту консистенцію, у численних вакуолях накопичується жир. Плавають вампіри повільно, б'ючи плавцями як веслами, але при втечі включають реактивний двигун — лійку, допомагаючи їй скороченнями умбрели. Живляться планктонними організмами середнього розміру, на велику здобич не нападають.

Яйця відкладають поодиноці у воду. Вампіри розвиваються з метаморфозом. З яйця виходить личинка, яка має пару плавців позаду великих фотофорів. Під час росту личинки ці плавці вкорочуються, а попереду фотофорів утворюється друга пара плавців, тому якийсь час вампіри мають чотири плавці (рис. 119, б). Потім личинкові плавці редукуються, і залишається одна пара — перед фотофорами.

Ряд Восьминоги (Octopoda). Ці моллюски найбільш відомі серед головоногих. Вони мешкають як у холодних морях, так і в тропічних водах серед коралових рифів, як на мілководді, так і в глибинах океану.

До цього ряду належать головоногі з вісьмома руками та коротким, мішкоподібним тілом (рис. 90, з). Руки часто бувають з'єднані шкірястою перетинкою — умбрелою; у деяких форм вона доходить навіть до кінчиків рук; за допомогою умбрели восьминоги можуть рухатись, як медузи. Присоски на щупальцях не мають стебелець і плоским дном приростають безпосередньо до внутрішньої поверхні рук. Присоски не мають хітиноїдних кілець, кігтів або гачків. У більшості восьминогів немає плавців, лише в глибоководних восьминогів підряду Cirrata є одна пара плавців. Передній край мантиї на потилиці зрощений з головою. Замикальний апарат мантиї не розвинений. Внутрішньої черепашки немає або від неї залишаються дві хрящові палички чи хрящова сідлоподібна пластинка, яка підтримує плавці (у плавцевих восьминогів). Майже всі восьминоги мають чорнильний мішок.

Тіло восьминогів може бути щільним, мускулястим у прибережних видів або м'яким, драглистим, навіть желеподібним у глибоководних видів. У самців більшості видів одна з рук перетворюється на гектокотиль.

Яйця восьминогів мають стебельця. Донні форми відкладають яйця на дно, самиці охороняють та доглядають їх, яйця пелагічних восьминогів або розвиваються всередині тіла самиці (яйцеживородіння), або самиця носить їх на собі (див. далі), або вони відкладаються у воду, сплетені стебельцями разом. Розвиток прямиий або зі стадією пелагічної личинки. Личинки схожі на дорослих особин.

Ряд Octopoda поділяється на два підряди: Безплавцеві, або Справжні восьминоги (Incirrata), та Плавцеві восьминоги (Cirrata).

У справжніх восьминогів (підряд Incirrata) плавців немає; рудимент черепашки має вигляд двох хрящових паличок під шкірою спини або її зовсім немає. Добре розвинені великі очі із замкнутою рогівкою.

Вони живуть біля дна, ховаючись у печерах, серед каміння. Якщо придатних укриттів немає, восьминоги будують собі схованки з каміння, черепашок, панцирів крабів та іншого матеріалу. Живляться восьминоги крабами, лангустами, моллюсками, рибою. Їхня слина отруйна; вибризкуючи її, восьминог паралізує здобич і потім з'їдає, відгризаючи від неї шматки. Отрута деяких видів небезпечна і для людини. У восьминогів спостерігається часткове позакишкове травлен-

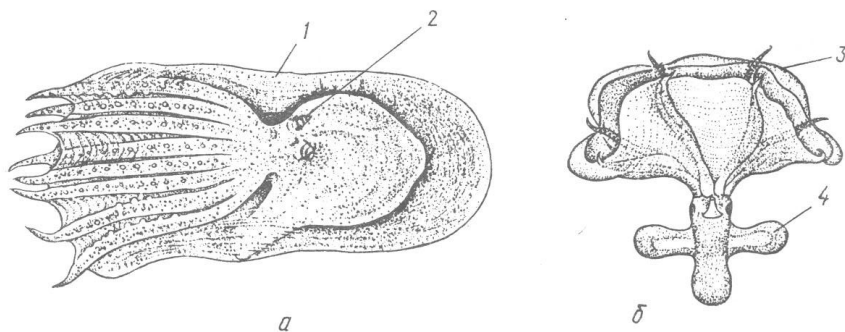


Рис. 120. Глибоководні восьминоги:

а — *Amphitretus pelagicus* у драглистому чохла; б — *Cirroteuthis muelleri*; 1 — чохол; 2 — телескопічні очі; 3 — умбрела; 4 — плавці

ня: їх слина розм'якшує і частково перетравлює тканини ракоподібних. За допомогою твердої радули вони просвердлюють отвори в черепашках молюсків.

Багатьом восьминогам притаманна турбота про нащадків. Вони стережуть свої яйця, захищають їх від ворогів та попадання на них сміття, поливають свіжою водою. Деякі види утворюють своєрідні виводкові сумки із сплєтених разом рук; протягом усього періоду виношування яєць вони не їдять. Але найбільш своєрідним є пристосування для виношування яєць у аргонавта (*Argonauta argo*), або паперового кораблика, самиці якого утворюють своєрідну зовнішню черепашку для виношування яєць (див. с. 117, рис. 97).

Типовим та найбільш відомим з усіх восьминогів є звичайний восьминіг (*Octopus vulgaris*), поширений на невеликих глибинах у помірних та тропічних водах. Довжина його мантиї досягає 20—30 см. Серед великих восьминогів найбільше дослідженим, завдяки спостереженням аквалангістів, є велетенський восьминіг *Octopus dofleini* (див. рис. 90, з), який водиться в Тихому океані від берегів Японії до Каліфорнії. Він досягає довжини 3—5 м (разом з руками) та маси 25 кг, проте трапляються й значно більші екземпляри.

У поверхневих водах теплих морів живуть пелагічні восьминоги, серед яких найбільш відомий аргонавт, про якого вже згадувалося. У самців аргонавта під час розмноження довгий гектокотиль зі спермою відривається від тіла і заповзає в мантийну порожнину самиці.

Серед справжніх восьминогів є й глибоководні форми, що ведуть планктонний спосіб життя. Представником цієї групи є *Amphitretus pelagicus* (рис. 120, а). Його безбарвне напівпрозоре тіло оточене драглистим чохлам. На голові розташовані телескопічні очі, напрямлені вгору. Ці малорухливі тварини живляться глибоководним планктоном.

Плавцєві восьминоги (підряд Cirrata) мають желеподібне драглисте тіло. Мантия мішкоподібна, посередині чи ближче до заднього її кінця є пара весло- або язикоподібних плавців, які підтримуються сідло- або V-подібним хрящем (видозмінений гладіус). Умбрела, як правило, дуже глибока, досягає кінчиків рук; разом із плавцями вона слугує основним двигуном. Мантийно-лійковий двигун застосовується лише при втечі від небезпеки. Фотофорів у плавцєвих восьминогів немає.

Плавцєві восьминоги — переважно тварини середніх розмірів, але є й великі; найбільший серед них — *Chirroteuthis* (рис. 120, б) — досягає довжини 1,2—1,5 м. Мешкають плавцєві восьминоги на великих глибинах у всіх океанах; завдяки зйомкам із підводних човнів роблять висновки, що ці тварини можуть опускатися на глибину до 5 км.

ВИКОПНІ МОЛЮСКИ

У кембрійський період виникли всі основні класи молюсків (*Polyplacophora*, *Bivalvia*, *Monoplacophora*, *Gastropoda*, *Cephalopoda*); в ордовиці з'явилися *Scaphopoda*. Отже, молюски відразу ж у процесі виникнення зазнали широкої адаптивної радіації, пристосувавшись до різних умов довкілля. До наших днів дожили представники майже усіх крупних таксонів цих класів.

Клас *Cephalopoda* впродовж своєї геологічної історії дав найбільшу різноманітність форм. Із семи підкласів лише два дожили до наших днів, проте це не означає, що головоногі — вимираюча група. Протягом зміни ер та періодів одні групи цефалопод замінювалися іншими, однак у цілому ці молюски завжди процвітали і знаходились, як і зараз, у стані біологічного прогресу.

З кембрійського періоду відомі лише представники підкласу *Nautiloidea*, кілька видів яких живе й досі. Черепашка в них була спіральною, прямою, рогоподібною тощо (рис. 121, а). До підкласу належать кілька рядів, з яких лише *Nautilida*, що виник у девоні, дожив до наших днів. Наутілоїдеї ніколи не досягали значної видової різноманітності, і лише в девоні та в мезозойську еру спостерігалось підвищення їх питомої ваги серед інших цефалопод.

До підкласу *Orthoceratoidea* належить невелика кількість викопних видів (ордовик-тріас), досить поширених у силурійських та девонських відкладах. Черепашка в них пряма (рис. 121, б), завдовжки від кількох сантиметрів до 1 м, з лінзоподібно вигнутими перетинками; сифон містився в центрі.

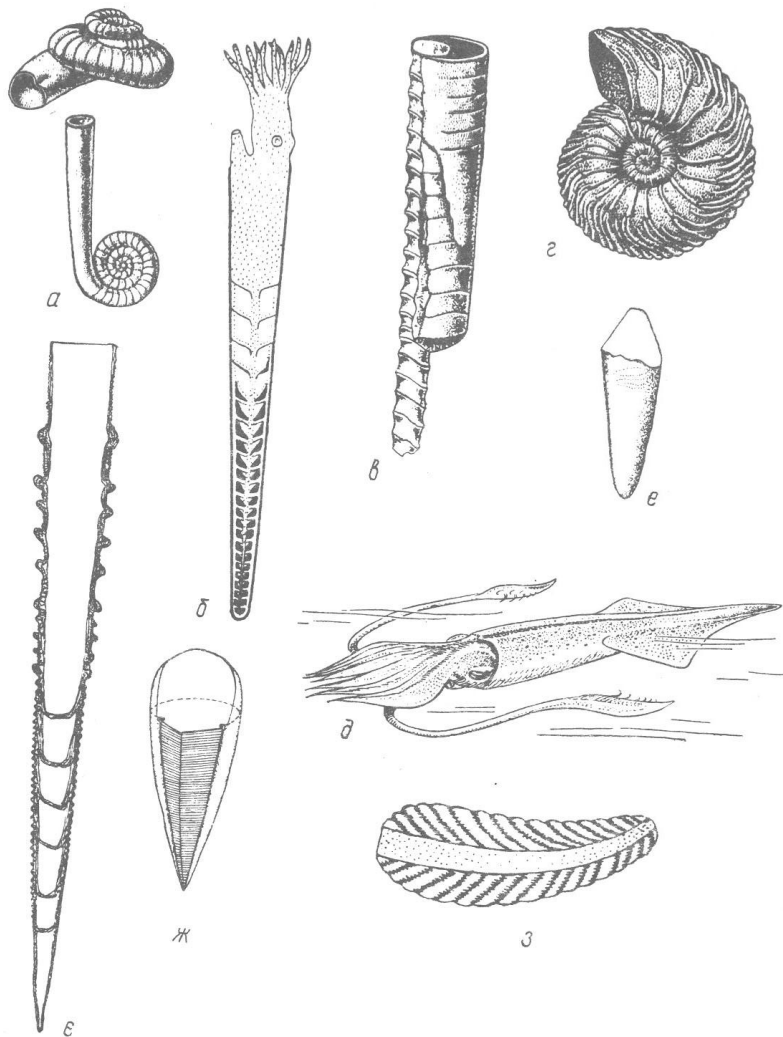


Рис. 121. Виявні молюски:

a—e — клас Cephalopoda, підкласи: *a* — Nautiloidea; *б* — Orthoceratoidea; *в* — Endoceratoidea; *г* — Ammonoidea; *д* — Coleoidea (реконструкція белемніти); *е* — клас Xenosconchia; *ж* — клас Tentaculita; *з* — клас Stenothecoidea

До підкласу *Endoceratoidea* належать види, які жили тільки в ордовіку. Пряма (до 4 м завдовжки) черепашка була сплюснена в дорзовентральному напрямі (рис. 121, *в*). Перетинки ввігнуті, а перетинкова лінія пряма. Сифон містився з боку черепашки і був дуже широкий (до 0,3 діаметра черепашки). Крім того, у центрі сифона містились вапнякові лійки (*ендокони*) з отворами на верхівці, які утворювали канал — *ендосифон*. Вважають, що ендокони врівноважували задню час-

тину тіла відносно передньої, і тварина, таким чином, пересувалась горизонтально.

До підкласу *Actinoceratoidea* (ордовик-карбон) належить незначне число видів із прямою черепашкою. Молоски мали центральний сифон, септальні трубки та перетинки були зв'язані між собою складною системою каналців, які відходили від ендосифона.

До підкласу *Vactritoidea* (девон-перм) належали молоски з прямою або зігнутою черепашкою; сифон містився на черевній стороні. Перша камера, де було тіло тварини, мала напівсферичну форму.

Підклас *Амоніти (Ammonoidea)* — найчисельніший з викопних головоногих. Черепашка звичайно складалася з кількох закрутків, розташованих у більшості видів в одній площині, а в деяких — сильно видозмінювалась впродовж онтогенезу й мала різноманітну форму. Тіло містилося в передній камері, яка, на відміну від наутилоїдей, була більш-менш видовженою; отже, тіло тварини було червоподібним. Сифон містився на черевній, інколи — на спинній стороні тіла. Вустя черепашки затулялося вапняковою кришечкою. Діаметр черепашки коливався від 1—2 см до 2—3 м. До підкласу належить понад 10 рядів та кілька тисяч видів; щорічно описується багато нових таксонів амонітоїдей.

Амоніти відомі, починаючи з девонського періоду; їх історія чітко поділяється на чотири етапи. На кожному з них домінували певні ряди, які вимирали і замінювались іншими. Такі зміни фаун мали місце на межах девону та карбону, пермі та тріасу, тріасу та юри. Наприкінці крейди амоніти повністю вимерли.

Найпоширенішими в сучасних морях є представники підкласу *Coleoidea*. Вони відомі, починаючи з девону, коли виник ряд *Белемніти (Belemnitida)*, який проіснував до початку палеогену. Завдяки окремим відбиткам загалом відома будова м'якого тіла цих тварин: вони мали 10 рук з гачечками замість присосків, великі очі, хвостовий плавець, чорнильний мішок; зовні нагадували кальмарів (рис. 121, *б*). Вони мали велику конусоподібну черепашку, яка добре зберігається у викопному стані. Залишки черепашок белемнітів, так звані «чортові пальці», часто знаходять на піщаних берегах річок та в глинистих урвищах в Україні.

У відкладах різних геологічних епох знайдено черепашки, які, на думку багатьох вчених, належать особливим групам молосків, які не дожили до нашого часу. Розглянемо деякі з них.

Клас *Ксеноконхії (Xenosconchia)* об'єднує види, поширені в морях карбону; вимерли на початку пермського періоду. У

них була конічна черепашка з вустям на розширеному кінці, не поділена на камери. Поблизу верхівки на внутрішній поверхні черепашки розташовувався валок, до якого, можливо, прикріплювались м'язи. Довжина черепашки не перевищувала 10 см.

Клас Тентакуліти (Tentaculita) об'єднує морські організми, що існували з силура по девон. Від них залишились черепашки вузькоконічної форми завдовжки від 2—3 до 30 мм. Зовнішня поверхня черепашки часто мала складну скульптуру у вигляді поперечних кільцевих реберців та западин. У деяких видів черепашка не була поділена на камери; ймовірно, це були бентосні форми. У більшості в дистальній частині черепашки містився ряд послідовних камер, поділених перетинками; отворів між камерами чи сифонів немає. Вважають, що ці камери були заповнені газом, і такі види вели планктонний спосіб життя.

Хіоліти (Hyolitha) — загадкова група морських тварин, що з'явилися у кембрії, були дуже поширені в ордовіцький та силурійський періоди і вимерли в кінці палеозойської ери. Від них залишились двобічносиметричні конічні черепашки завдовжки до 15 см. Нижня сторона черепашки пласка, її передній край напівкруглий і виступає вперед. Верхня сторона виступає, часто має поздовжні зморшки; у деяких ця сторона черепашки має дві стінки, між якими розташовані поперечні реберця. Вустя затулялось вапняковою пластинкою, на внутрішній стороні якої помітні місця прикріплення м'язів. Вважають, що це були бентосні організми. Систематичне положення хіолітів неясне; більшість вчених вважає, що це окремий таксон (клас) молюсків, інші виділяють їх в особливий тип або зближують із кільчастими червами.

Стенотекоїди (Stenothecoida) були досить поширені в першій половині кембрію та вимерли в кінці цього періоду. Більшість вчених вважає, що це окремий клас молюсків, який завдяки наявності двостулкової черепашки нагадує *Bivalvia*. Кожна стулка мала двобічну симетрію, подібно *Brachiopoda* (див. далі), проте ця симетрія часто порушувалася (наприклад, поздовжня борозна могла бути зміщена з центру тощо). Одна зі стулків була завжди менша від іншої. Вздовж кожної стулки посередині йде смуга, так званий «кіль», з боків якого часто бувають інші скульптурні утвори (борозенки, валки тощо). Невідомо, чи стулки вкривали тіло з боків, як у *Bivalvia*, чи одна з них була верхньою, а друга — нижньою (як у *Brachiopoda*). Це були бентосні організми, які, ймовірно, жили шляхом фільтрації.

ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТІЛКИ (СНАЕТОГНАТНА)

Щетинкощелепні — морські тварини, що у переважній більшості ведуть пелагічний спосіб життя. Вони мають видовжене білатеральносиметричне, часто прозоре тіло, поділене на *головний, тулубний та хвостовий* відділи. На передньому кінці черевної сторони голови міститься рот, оточений потужним ловецьким апаратом. По боках та на кінці тіла розташовані *плавці* (рис. 122).

Тіло вкрите тонкою кутикулою та одношаровим епітелієм, який в деяких місцях потовщується внаслідок утворення багатшарових ділянок. Дорослі тварини мають первинну порожнину тіла, але під час ембріонального розвитку закладається целом.

Кишечник має вигляд прямої трубки, що на межі між тулубним та хвостовим відділами закінчується анальним отвором.

Спеціальних видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Нервова система складається з мозку (надглоткового ганглію), кількох невеликих гангліїв у різних ділянках тіла, потужного черевного ганглію та досить довгих конектив, що їх з'єднують.

Щетинкощелепні — гермафродити; розвиток у них проходить без метаморфозу.

До типу Chaetognatha належить один клас з тією самою назвою.

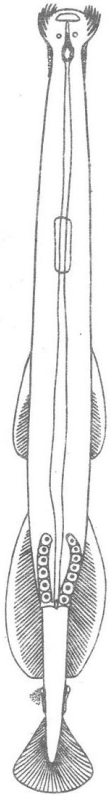


Рис. 122.
Sagitta europa

КЛАС ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТІЛКИ (СНАЕТОГНАТНА)

Щетинкощелепні — винятково морські хижаки, які погано переносять опріснення, лише поодинокі види пристосувались до пониженої солоності води. Описано близько 150 видів, з яких три види знайдено в Чорному морі (*Sagitta europa* — ендемік цього моря) і один — в Азовському. Основна маса видів живе в товщі води, на різних глибинах, перебуваючи в постійному русі. У деяких видів є пристосування для ширяння у воді — широкі крилоподібні плавці (рід *Krohnitta*), зменшення маси тіла за рахунок редуції зубчиків,

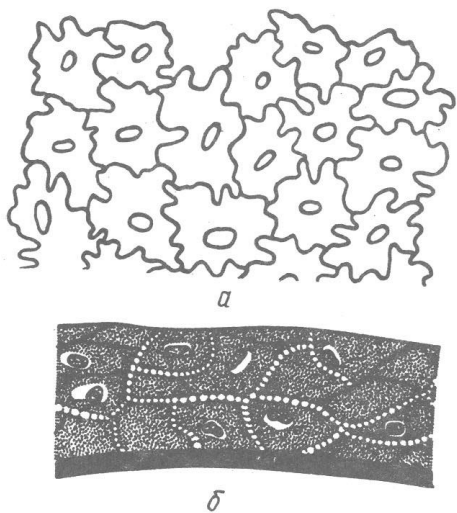


Рис. 123. Покриви щетинкощелепних:
а — «пластирний епітелій»; б — багаторядовий епітелій у шийній ділянці

коричневі, жовто-зелені стрілки трапляються лише серед видів, що ведуть придонний спосіб життя.

Усе тіло щетинкощелепних вкрите тонкою кутикулою, під якою міститься одношаровий, так званий *пластирний епітелій* (рис. 123). Особливість його будови полягає в тому, що краї клітин хвилеподібні й з'єднані так, що опуклість однієї клітини входить у заглиблення сусідньої. Таке зубчасте зчеплення надає епітелію розтяжність та гнучкість — якості, що необхідні при швидких дорзовентральних вигинах тіла під час полювання, оскільки вони перешкоджають розриву покривів.

Окремі ділянки, зокрема між головним та тулубним відділами над мозком (комірцева зона), тулубної та хвостової частин тіла, вкриті, крім шару покривного епітелію, ще одним шаром більш пухких клітин, які часто розростаються в багаторядний шар. Функція цих клітин захисна, наприклад товстий шар епітелію в комірцевій зоні править за демпфер (глушник) для пом'якшення удару об здобич.

Похідними покривів є ряд структур, зокрема щетинки та зубці ловецького апарату, так званий капор та плавці. Щетинки та зубці мають схожу будову — це хітинізовані утвори, зовні вкриті кутикулою, всередині яких проходить канал, наповнений пульпою. Щетинки, як правило, довші й серпоподібно вигнуті, їх внутрішній край часто зубчастий; до основної частини щетинок прикріплені м'язи, що рухають їх під

щетинок, м'язової тканини, які поряд зі збільшенням об'єму тіла знижують його питому вагу (рід *Flaccisagitta*) тощо. Усього дев'ять видів родини *Spadellidae* живуть біля дна як на мілководді, де вони маневрують між водоростями та камінням, так і на більших глибинах (до 1000 м).

Розміри морських стрілок коливаються від 0,5 до 9 см. Найдрібніші види — придонні, найбільші — північні нектонні форми.

Як правило, щетинкощелепні безбарвні, і тому їх важко помітити у воді. Червонуваті, оранжево-

час захоплення здобичі. Зубці, як правило, більш короткі і менш зігнуті, ніж щетинки. Щетинок завжди два ряди, зубців — здебільшого два ряди (рис. 124).

Капор — унікальний орган, який є тільки в морських стрілок. Це шкірна складка голови, яка може миттєво від-

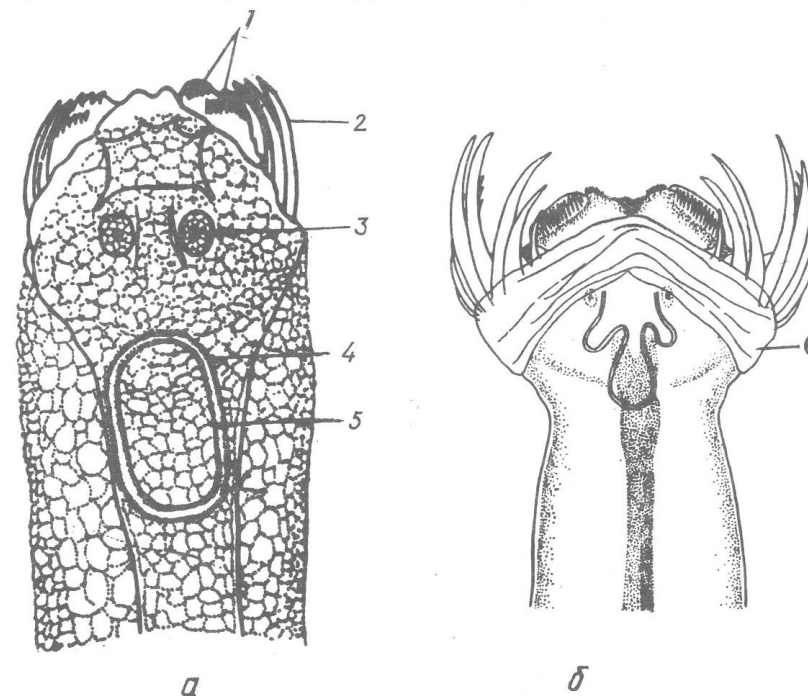


Рис. 124. Передній кінець тіла щетинкощелепних зі спинної сторони:
а — *Pterosagitta draco*; б — *Flaccisagitta inflata* (вигляд через покриви); 1 — передній та задній ряди зубців; 2 — щетинки; 3 — очі; 4, 5 — зовнішнє та внутрішнє кільця миготливої петлі; 6 — капор

кидатись, відкриваючи ловецький апарат, і так само швидко його закривати. При будь-яких переміщеннях капор закриває ловецький апарат, чим збільшується обтічність тіла, у момент захоплення здобичі капор різким рухом відкидається назад, а щетинки та зубчики пронизують жертву. Рух капора відбувається за допомогою двох антагоністичних м'язів.

По боках тіла розташовані одна або дві пари бічних плавців, які виконують переважно функцію керма, а на кінці тіла міститься хвостовий плавець — основний локомоторний орган. У променях плавців знайдено особливу речовину — еластоїдин, що характерний ще для круглоротих та риб.

Під покривним епітелієм розташована базальна мембрана — пружна пластинка, що зумовлює форму тіла; вона слугує антагоністом відносно поздовжньої мускулатури при згинанні тіла в дорзовентральному напрямі, а також його скеле-

том — до базальної мембрани прикріплюються різні групи м'язів.

М'язова система добре розвинена: у головному відділі знаходяться численні спеціалізовані пучки м'язів, які рухають капор, щетинки, зубці тощо. У тулубному та хвостовому відділах м'язи згруповані в чотири поздовжні тяжі, які різною мірою розвинені в нектонних, придонних та видів, що здатні до ширяння. Усі м'язи мають поперечно-смугасту будову.

У дорослих щетинкощелепних є об'ємна порожнина тіла, не вистелена перитонеальним епітелієм, хоча в процесі ембріонального розвитку закладається пара целомічних мішків, які швидко втрачають просвіт, а з клітин їх стінок походять м'язи та інші мезодермальні органи. Через втрату перитонеального епітелію морських стрілок часто відносять до тварин із первинною порожниною, але це питання ще остаточно не вирішене.

Порожнина в дорослих особин розділена двома мезодермальними перетинками на три відділи; крім того, в тулубному відділі є поздовжня перетинка, на якій підвішений кишечник.

Травна система починається ротовою лійкою — заглибленням перед ротовим отвором, у покривах якого є численні секреторні клітини, виділення яких використовується для змащення здобичі, що полегшує її заковтування. Ротовий отвір веде в розширену мускулясту глотку, яка потім звужується і переходить на рівні тулубно-головної перетинки в ентодермальну частину кишечника. На самому її початку в деяких видів є парні кишечнеподібні вирости, які, ймовірно, захищають кишечник від розриву при заковтуванні великої за об'ємом здобичі. Перед тулубно-хвостовою перетинкою середня кишка переходить у коротку задню кишку, що відкривається анальним отвором далеко від заднього кінця тіла (рис. 125).

Полюють морські стрілки переважно вночі. Поїдають здебільшого рачків, але нападають і на личинок риб та власну молодь.

Рис. 125. Внутрішня будова щетинкощелепних:

1 — кишечник; 2 — черевний ганглії; 3 — яєчник; 4 — анус; 5 — сім'яник; 6 — тулубно-хвостова перетинка; 7 — сім'яний мішечок; 8 — хвостовий плавець

Іноді розмір здобичі значно перевищує розмір власного тіла стрілки, і тоді здобич заковтується поступово.

Видільної та кровоносної систем немає, газообмін відбувається через поверхню тіла.

Нервова система розвинена добре. Вона складається з непарного церебрального (головного) ганглію, або мозку,

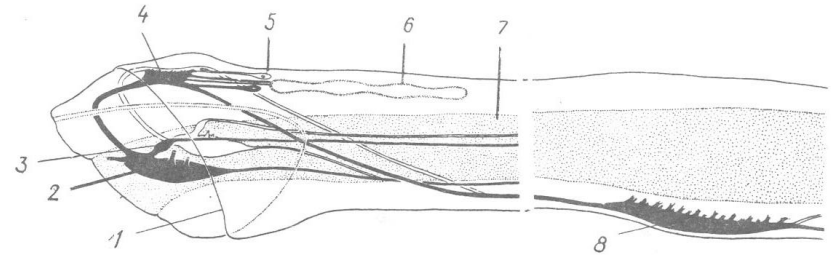


Рис. 126. Центральна нервова система Sagitta:

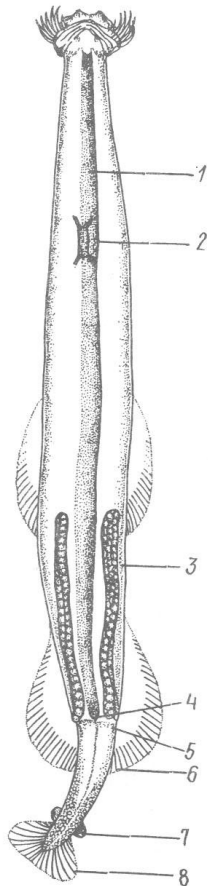
1 — край напіввзрізаної капа; 2 — вестибулярний ганглії; 3 — глотковий ганглії; 4 — церебральний ганглії; 5 — око; 6 — миготлива петля; 7 — шлунок; 8 — черевний ганглії

розташованого на дорзальній стороні голови, пари вестибулярних гангліїв, розташованих поблизу мозку, пари дрібніших глоткових гангліїв і непарного великого черевного ганглію, який міститься в тулубному відділі (рис. 126); усі ганглії з'єднані конективами. Від гангліїв відходять нервові волокна до всіх органів.

Органи чуття представлені очима і так званою *миготливою петлею*. Очі розташовані на спинній стороні голови позаду мозку, вони складаються з п'яти пігментованих бокалів, розташованих у такий спосіб, що стрілки сприймають зображення не тільки зі спинної, але й з черевної та бічних сторін. Оскільки їх тіло прозоре, поле зору в них становить 360°.

Миготлива петля має вигляд двох валків, що замкнені у вигляді зовнішнього та внутрішнього кілець. Петля розташована звичайно позаду очей (див. рис. 124) і тільки в небагатьох родів — перед ними. Зовнішній валок у всіх щетинкощелепних вкритий віброуючими війками, тонка будова внутрішнього кільця різна в представників різних родів і в частини з них бере участь у процесі запліднення, про що йдеться далі. Основна функція миготливої петлі у всіх щетинкощелепних сенсорно-моторна, подібна до функцій бічної лінії в риб. Цим органом морські стрілки сприймають коливання води — сигнал, що йде від об'єктів живлення або особин того самого виду в період розмноження.

Щетинкощелепні — гермафродити і мають досить складну статеву систему. Жіночий статевий апарат міститься в задній частині тулубного відділу і складається з пари яєчни-



ків, розташованих по боках кишечника. До них прилягають сім'яні каналці, що виконують функцію сім'яприймачів; вони відкриваються назовні на бічних стінках тіла, біля статевих сосочків. Кінець каналця, що обернений до яєчника, замкнений сліпо; існує думка, що зв'язок з яєчником з'являється лише в період розмноження.

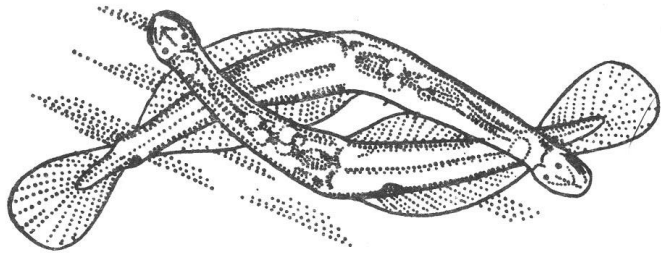


Рис. 127. Копуляція в *Spadella cephaloptera*

Чоловічий статевий апарат міститься в хвостовому відділі. До нього належать пара сім'яників, розташованих позаду тулубно-хвостової перетинки по боках тіла, та сім'яні мішечки, що виступають по боках тіла (див. рис. 125). Форма та місце їх знаходження варіюють у різних видів. Сперматозоїди на різних стадіях зрілості виходять у порожнину тіла, звідки після дозрівання по вивідній протоці надходять у сім'яні мішечки, де з'єднуються клейким секретом в сперматофор. Подальша доля сперматофора не однакова у представників різних груп, але у всіх щетинкощелепних запліднення внутрішнє. У нектонних форм (найкраще цей процес вивчено для стрілок родини *Sagittidae*) сперматофор (внаслідок різкого руху хвостового відділу) звільняється з сім'яного мішечка через розрив його стінки і потрапляє на хвостовий плавець, який обгортає сперматофор. Відсутність м'язів у плавцях наводить на думку про те, що обгортання відбувається через виділення з сперматофору клейкої речовини.

Обмін сперматофорами між двома стрілками відбувається при паруванні, коли вони розміщуються так, що хвостові плавці однієї особини торкаються задніх бічних плавців іншої. При цьому сперматофор однієї стрілки перекладається на бічний плавець іншої, після чого край цього плавця також загинається навколо нього. Звідси сперматозоїди потрапляють до сім'яприймачів.

У видів родини *Spadellidae*, що ведуть придонний спосіб життя (наприклад, у *Spadella cephaloptera*), у русі сперматозоїдів беруть участь клітини внутрішнього кільця миготливої петлі. Вони виділяють секрет, що надходить у кільцеву борозенку між зовнішнім та внутрішнім кільцями і далі сті-

кає по середній лінії тіла до рівня тулубно-хвостової перетинки. Тут потік роздвоюється і прямує до отворів сім'яприймачів, де збирається у великій кількості, заходячи і в середину останніх. Під час копуляції дві особини з'єднуються між собою, як показано на рис. 127. Вони швидко рухаються подібно ножицям, і при цьому сперматофор однієї особини

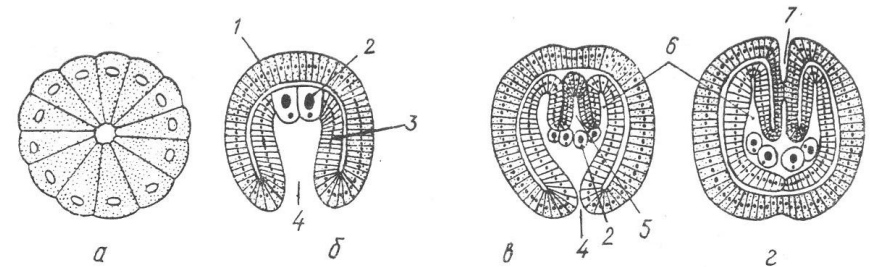


Рис. 128. Ембріональний розвиток щетинкощелепних:

a — бластула; *b* — гастрюла; *в-г* — закладка целома та вторинного рота; 1 — ектодерма; 2 — первинні статеві клітини; 3 — ентодерма; 4 — бластопор; 5 — первинна кишка; 6 — бічні випинання первинної кишки (зачаток целома); 7 — вторинний рот

потрапляє на спинну сторону тулуба другої нижче миготливої петлі. Сперматофор руйнується в хвостовій частині, сперматозоїди виходять з нього і потрапляють на потік секрету, який несе їх до отворів сім'яприймачів. Якщо сперматофор потрапляє в інше місце тулуба, у тому числі і в середину петлі, він гине. У всіх щетинкощелепних можливе самозапліднення. Запліднені яйця активно проходять через епітелій яєчника і далі, прориваючи стінку тіла, виходять біля статевого сосочка назовні.

Яйця відкладаються по одному, або склеюються клейким секретом, що виділяється клітинами статевого сосочка в грона; в обох випадках вони прикріплюються до підводних предметів за допомогою того самого клейкого секрету. У холодноводних видів родини *Eukrohniidae* розвиток яєць відбувається в спеціальній сумці.

Дробіння яєць повне, рівномірне і починається як спіральне, потім втрачає правильність. Гастрюляція проходить шляхом інвагінації. Бластопор у гастрюли замикається, і значно пізніше на цьому місці виникає анус, а вторинний рот утворюється на протилежному (передньому) кінці зародка (рис. 128). Целом утворюється ентероцельно, шляхом вросання в ентодермальний зачаток первинного кишечника двох поздовжніх перетинок, які поділяють його порожнину на центральну частину — ентодермальну (власне кишечник) та дві бічні — мезодермальні з порожнинами всередині кожної (целоми). Згодом целом заростає, а клітинний матеріал його стінок (мезодерма) використовується на побудову мускулатури й інших похідних мезодерми.

Через два дні після початку розвитку з яєць виходять молоді особини, схожі на дорослих. Вони живляться виключно дрібною їжею — бактеріями, одноклітинними водоростями тощо, поки в них не з'являться щетинки та зубчики ловецького апарату.

Морські стрілки відіграють суттєву роль у харчових ланцюгах морів та океанів. У період масового розмноження вони можуть бути конкурентами молоді планктоноїдних зграйних риб, проте дорослі щетинкощелепні в певні періоди становлять домінуючу їжу таких цінних промислових риб, як лосоєві, оселедцеві та тріскові.

Щетинкощелепні вражають поєднанням у собі просто збудованого тіла та високоспеціалізованих тканин. У них немає дихальної, кровоносної і видільної систем та статевих проток; травна система у них представлена прямою кишкою без будь-яких додаткових залоз. Водночас стрілки мають поперечно-смугасту мускулатуру, подібну до мускулатури комах, багатошаровий покривний епітелій, схожий на такий у хребетних. В їхніх плавцях є еластоїдин, властивий риbam та круглоротим; вони мають високорозвинену нервову систему.

Морські стрілки досить давня група — їх відбитки відомі з нижнього кембрію.

ТИП ФОРОНІДИ (PHORONIDA)

До цього типу належить невелика група (описано близько 20 видів, яких відносять до одного класу) морських донних тварин, що живуть всередині трубок з органічної речовини, яку вони виділяють, зміцнених сторонніми частинками.

Тіло форонід витягнуте, червоподібне, його передній кінець несе віночок війчастих щупалець, що розташовані на *лофофорі*. Вторинна порожнина тіла (целом) розділена діафрагмою на два відділи. Є шкірно-м'язовий мішок. Кишечник наскрізний петлеподібний, ротовий та анальний отвори зближені; анус міститься поза віночком щупалець. Є пара целомодуктів, які відкриваються в целом. Кровоносна система добре розвинена, органів дихання немає. Нервова система досить примітивна, представлена шкірним плетивом зі згущеннями. Спеціальних органів чуття немає.

Переважає більшість форонід — гермафродити. Розвиток з метаморфозом, характерна личинка — *актинотроха*.

Фороніди — невеликі і середніх розмірів тварини (найдрібніший *Phoronis ovalis* — завдовжки 0,6 см, найбільший — *Phoronopsis californica* — до 37 см), що живуть у трубках з органічної речовини, часто інкрустованих піщинками, їх довжина завжди більша довжини тіла. Їхне червоподібне тіло (рис. 129) на передньому кінці має підковоподібний виріст — *лофофор* з двома рядами щупалець, який іноді, збільшуючись, спіральньо закручується; задній кінець колбоподібно потовщений (цю частину називають *ампулою*). Кількість щупалець залежить передусім від розмірів тварини, в найбільших особин їх багато сотень.

Фороніди ніколи не залишають своїх трубок, в яких вони вільно пересуваються, і лише виставляють назовні передній кінець тіла зі щупальцевим апаратом. Тіло форонід прозоре, червоне, оранжеве або зелене, рідше безбарвне.

Стінки тіла утворені шкірно-м'язовим мішком, який складається з шару епідерміса, вкритого тоненькою кутикулою, базальної мембрани, тонкого зовнішнього шару кільцевих та сильно розвиненого внутрішнього шару поздовжніх м'язів. Зсередини шкірно-м'язовий мішок підстиляє шар перитонеального епітелію. Передня частина тіла найбільш мускулиста та скоротлива. Усі м'язи в форонід гладенькі.

Серед епідермальних клітин розкидані чутливі клітини, пов'язані з нервовим плетивом, та залозисті клітини, серед яких є й такі, що секретують речовину, з якої збудована трубка.

Загальна порожнина тіла (целом) поділена діафрагмою на два відділи: щупальцевого апарату та тулуба. Від підковоподібного целомічного каналу *лофофора* йдуть відгалуження в усі щупальця, доходячи до кінця кожного з них.

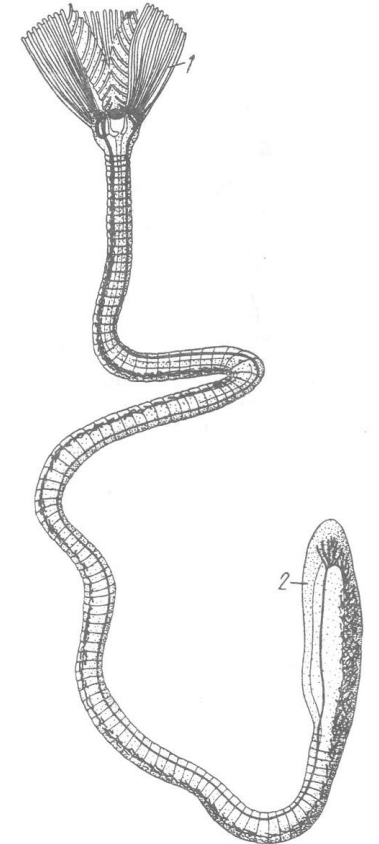


Рис. 129. *Phoronis hipprosteria*, вийнятий з трубки:

1 — щупальця; 2 — ампула

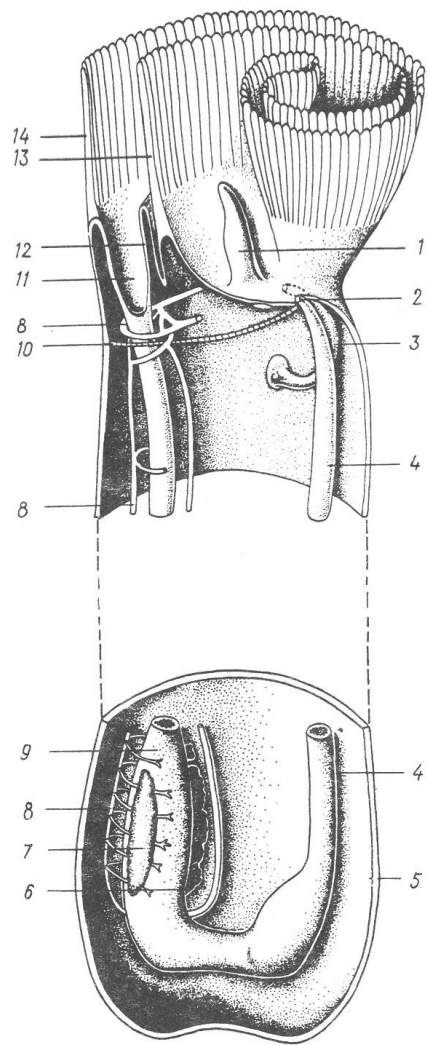


Рис. 130. Схема внутрішньої будови форонід:

1 — виріст лофофора; 2 — анальний отвір; 3 — целомодукт; 4 — кишечник; 5 — ампула; 6 — яєчник; 7 — сім'яник; 8 — кровоносна судина; 9 — шлунок; 10 — діафрагма; 11 — ротовий отвір; 12 — епістом; 13, 14 — внутрішній та зовнішній ряди щупалець

Щілиноподібний ротовий отвір міститься всередині щупальної корони в основі лофофора і прикритий зверху шкірястою складкою — *епістомом*. Рот веде у вкриту війками ротову порожнину і далі в стравохід, який переходить в ентодермальний шлунок; останній перегинається і продовжується в тонкий відділ середньої кишки, яка піднімається до переднього кінця тіла і відкривається анальним отвором

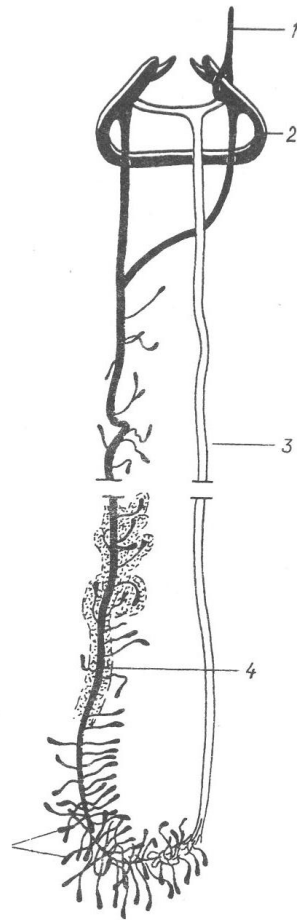


Рис. 131. Схема будови кровоносної системи форонід:

1 — щупальцева судина; 2 — судина лофофора; 3, 4 — поздовжня висхідна та низхідна судини; 5 — відгалуження судин до стінки шлунка

поза віночком щупалець (рис. 130). Ектодермальної задньої кишки у форонід немає.

Вздовж спинної стінки шлунка проходить стрічка війчастих клітин. Їжа (дрібні планктонні організми), що відфільтровується щупальцевим апаратом із води, склеюється тут у шнур, який безперервно обертається завдяки руху війок. Травлення починається в порожнині шлунка і закінчується внутрішньоклітинно в його стінках. Кишечник зовні вкритий перитонеальним епітелієм і підвішений до стінок тіла мезентеріями.

Видільна система представлена двома V-подібними целомодуктами, кожний з яких відкривається в целом однією або двома війчастими ліяками, а назовні — однією порою. Пори розташовані по боках анального отвору.

Кровоносна система (рис. 131) добре розвинена і майже замкнена. До її складу входять судини та капіляри, і лише навколо шлунка є кровоносний синус. Спина судина несе кров до переднього кінця тіла, де вона переходить у підковоподібну (венозну) судину лофофора; від останньої відходять приносні судини в кожне із щупалець. Тут кров насичується киснем і по виносних судинах потрапляє до іншої (артеріальної), теж підковоподібної судини, від якої йде друга поздовжня, бічна судина, що щільно прилягає до низхідної петлі кишечника і несе артеріальну кров до тулуба. Від бічної судини відходять численні капілярні відгалуження, частина яких відкривається в кровоносний синус у стінці шлунка. На задньому кінці тіла обидві поздовжні судини переходять одна в одну.

Серця у форонід немає, циркуляція крові досягається ритмічними скороченнями стінок поздовжніх судин, а також судин щупалець та капілярів, які скорочуються автономно. У кров'яній рідині є гемоглобін та інші близькі до нього дихальні пігменти.

Нервова система форонід досить примітивна. Її основу становить дифузне нервове плетиво, що залягає в епітелії над базальною мембраною; воно має кілька згущень: преоральне нервове поле, нервове кільце вздовж лофофора, від якого відходять нерви, що іннервують щупальця, та поздовжній нервовий тяж, який тягнеться до заднього кінця тіла, але в ампулу не заходить. З нервовим плетивом пов'язані чутливі клітини епідермісу, особливо численні в щупальцевому апараті.

Усі відомі фороніди, за винятком кількох видів, гермафродити. Гонadi (яєчник та сім'яник) розташовані в задній потовщеній частині тіла. Статеві продукти надходять у целомічну рідину і звідти через целомодукти назовні. Заплід-

нення зовнішнє. Запліднені яйця відразу ж розносяться течіями або деякий час затримуються між щупальцями.

Дробіння у форонід повне і майже рівномірне. В одних видів воно проходить за спіральним типом, в інших — за радіальним. Рот утворюється з передньої частини бластопора, анус — на місці задньої його частини. Мезодерма виникає шляхом міграції окремих клітин з ентодерми в порожнину гастрული.

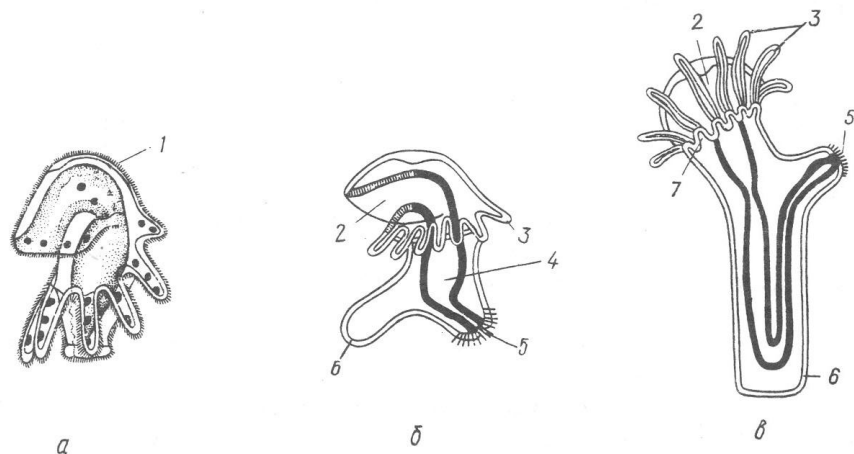


Рис. 132. Розвиток форонід:

a — актинотроха; *б* — вивертання черевної кишені актинотрохи; *в* — метаморфоз актинотрохи; 1 — каптур; 2 — рот; 3 — личинкові щупальця; 4 — кишечник; 5 — анус; 6 — черевна кишеня; 7 — зачаток дефінітивних щупалець

З яйця виходить планктонна личинка мікроскопічних розмірів (1—5 мм завдовжки) — *актинотроха* (рис. 132). Її верхня частина з тім'яною пластинкою сильно розростається, утворюючи каптур, під яким міститься рот та личинковий лофофор зі щупальцями; нижня частина видовжена. По краю каптура проходить віночок війок. Актинотроха має наскрізний кишечник, пару протонефрідів та первинну порожнину тіла, в якій плавають мезодермальні клітини. На черевній стороні личинки під лофофором утворюється мішкоподібне впинання ектодерми — *черевна кишеня*, яка збільшується в міру росту личинки. Актинотроха протягом 2—3 тижнів плаває в товщі води, живлячись одноклітинними організмами та часточками детриту, після чого опускається на дно і знаходить придатний до прикріплення субстрат. Подальший метаморфоз завершується за 15—20 хвилин. Черевна кишеня актинотрохи вивертається назовні і набуває вигляду довгого циліндричного придатка, який стирчить під прямим кутом до решти тіла. Цей виріст росте, у нього втягується петля кишечника, і він стає тулубом тварини, а

верхня частина личинки з ротом і анусом залишається на передньому кінці, тому рот і анус виявляються зближеними.

Метаморфоз актинотрохи носить у деякій мірі «катастрофічний» характер: уся верхня частина личинки (каптур із тім'яною пластинкою, личинкові щупальця) відкидається; дефінітивні щупальця лофофора утворюються заново, личинкові протонефрідії перетворюються на целомодукти. Целом

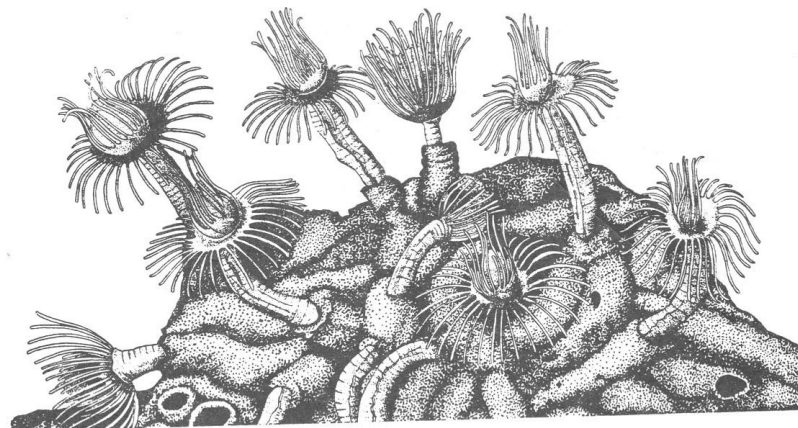


Рис. 133. Угруповання *Phoronis hippostrepia*

утворюється шляхом осідання мезодермальних клітин на внутрішній стінці тулуба та на поверхні кишечника; септа між двома відділами целома утворюється пізніше.

У форонід дуже поширене явище автотомії переднього кінця тіла з наступним його поновленням. Зі здатністю до регенерації пов'язане й нестатеве розмноження форонід. Так, у *Phoronis kowalewskii* молода особина, яка оселюється на відповідному субстраті, шляхом багаторазового поперечного поділу (архетомія) дає початок поселенню, яке густо вкриває субстрат. У *Phoronis ovalis* при поперечному поділі дорослої особини, яка живе в трубці, формуються дві особини. Та, що утворилась з передньої частини, виділяє поперечну перетинку і відділяється від іншої особини, яка робить поряд з перетинкою отвір у трубці і надбудовує над ним власну вивідну трубку. У результаті таких поділів виникає переплетення трубок, що нагадує справжню колонію.

Більшість форонід мешкає на дні прибережної смуги на глибині до 50 м тропічної та помірної зон усіх океанів і морів. У Чорному морі поки що знайдено один вид *Phoronis euxini-sola* та актинотроху ще одного виду.

Оселюються фороніди здебільшого на черепашках мертвих моллюсків, пробуравлюючи їх. Інколи вони мешкають на

піщаному та мулястому ґрунті, роблячи в ньому вертикальні ходи. Живуть фороніди, як правило, невеликими угрупованнями (рис. 133).

Геологічна історія форонід невідома. Проте деякі палеонтологи, опираючись на непрямі докази, вважають форонід давньою групою, що з'явилась в кембрії-девоні.

ТИП МОХОВАТКИ (BRYOZOA)

До цього типу належить велика група водяних бентосних тварин мікроскопічних розмірів (від 0,3 до 5 мм), що ведуть колоніальний спосіб життя. Усього відомо близько 4 тис. нині існуючих та 15 тис. видів, що вимерли. Більшість моховаток — мешканці Світового океану, значно менше видів живе в прісній воді.

Форма колоній надзвичайно різноманітна, більшість з них дерево- або кущоподібні, але є й листоподібні та такі, що стелються по субстрату або обростають різні предмети. Розміри колоній звичайно невеликі — до кількох сантиметрів, але трапляються і значно довші — до метра й більше.

Основу колоній складають так звані *годуючі особини*, або *зооїди*. Крім них у морських моховаток є кілька типів видозмінених зооїдів, що мають інші функції.

Стінки тіла окремих зооїдів складаються з хітинової кутикули, шару епідермісу, тією чи іншою мірою розвинених шарів кільцевих і поздовжніх м'язів та перитонеального епітелію. У багатьох морських форм кутикула просякнута карбонатом кальцію.

Стінки передньої частини тіла, або *поліпїда*, вкриті дуже тонкою еластичною кутикулою, завдяки чому поліпід легко втягується в задню частину тіла, або *цистид*. На передньому кінці поліпїда розташований щупальцевий апарат, який має у різних видів різну будову.

Порожнина тіла (целом) поділена септою з перитонеального епітелію на два відділи — невеликий кільцевий канал, що дає відгалуження в щупальцевий апарат, та велику порожнину зооїда, яка в прісноводних моховаток сполучається із загальною целомічною порожниною всієї колонії. Целомічна рідина містить протеїни та вільні клітини — целомоцити.

М'язова система моховаток, крім м'язів стінок тіла, включає значну кількість пучків спеціалізованих м'язів, серед яких найбільшими є м'язи, що забезпечують швидке втягання поліпїда в цистид.

Травна система петлеподібна; ротовий отвір розташований всередині віночка щупалець і веде в глотку; далі міс-

титься стравохід, що сполучається з ентодермальним шлунком досить складної будови; від шлунка вгору до переднього кінця тіла відходить тонка ентодермальна середня кишка, яка закінчується прямою кишкою з анусом, що відкривається поза щупальцями.

Спеціальні органи виділення у вигляді двох целомодуктів є лише в прісноводних моховаток. Основна частина екскретів у моховаток виводиться амебоцитами, що плавають у целомічній рідині. Наповнені продуктами розпаду амебоцити виходять назовні через епідерміс щупалець та стінки кишечника.

Кровоносної системи немає; дихання відбувається через поверхню тіла, переважно через тонкі покриви щупалець.

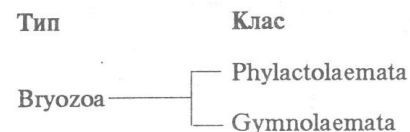
Нервова система складається з надглоткового ганглію, розташованого між ротовим та анальним отворами, від якого відходять нерви до щупалець, стінок тіла та внутрішніх органів. Координація діяльності всіх зооїдів колонії зумовлена наявністю загальноколоніального нервового плексуса.

У переважній більшості моховатки гермафродити. Будова статеві системи дуже проста. Статеві клітини формуються з особливих клітин мезодермального походження, розташованих під перитонеальним епітелієм. Запліднення внутрішнє, рухливі сперматозоїди активно рухаються від однієї колонії до іншої і вільно проникають у целом зооїдів зі зрілими яйцеклітинами.

Дробіння яєць повне і в багатьох випадках рівномірне, але не носить впорядкованого характеру. З яєць виходить личинка, що має різну будову в представників різних класів.

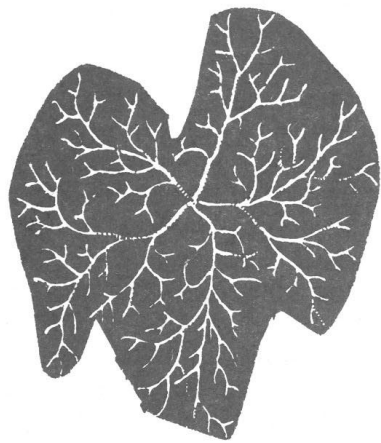
Крім статевих моховаток розмножуються і нестатевим шляхом, зокрема брунькуванням, завдяки чому і відбувається ріст колоній.

До типу Bryozoa належать два класи: Покритороті (Phylactolaemata) та Голороті (Gymnolaemata).

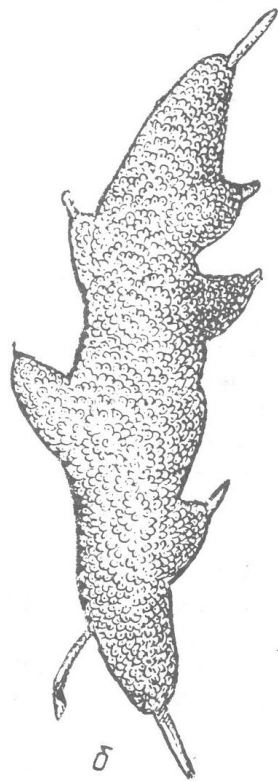


КЛАС ПОКРИТОРОТІ (PHYLACTOLAEMATA)

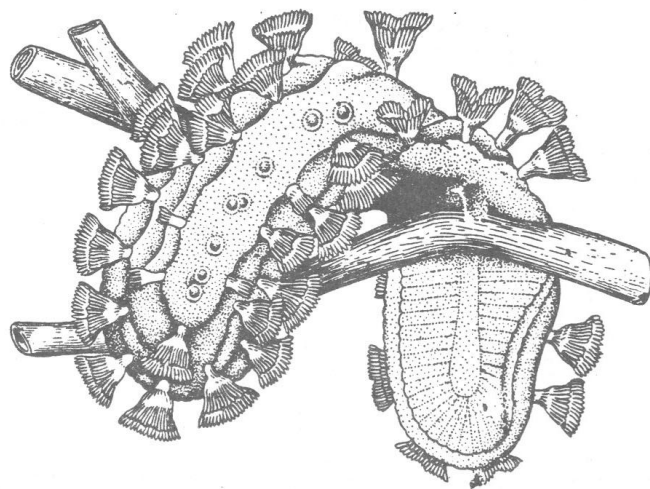
Покритороті — невелика частина (близько 50 видів) виключно прісноводних моховаток, які поширені по всій Земній кулі. Вони утворюють мономорфні колонії різноманітної будови (рис. 134), що ведуть, як правило, прикріпленій



a



b



c

спосіб життя, і лише небагато з них здатні повільно рухатись, як наприклад, дуже поширена *Cristatella mucedo*. Виняток становлять два види роду *Monobryozoon*, які ведуть поодинокий спосіб життя.

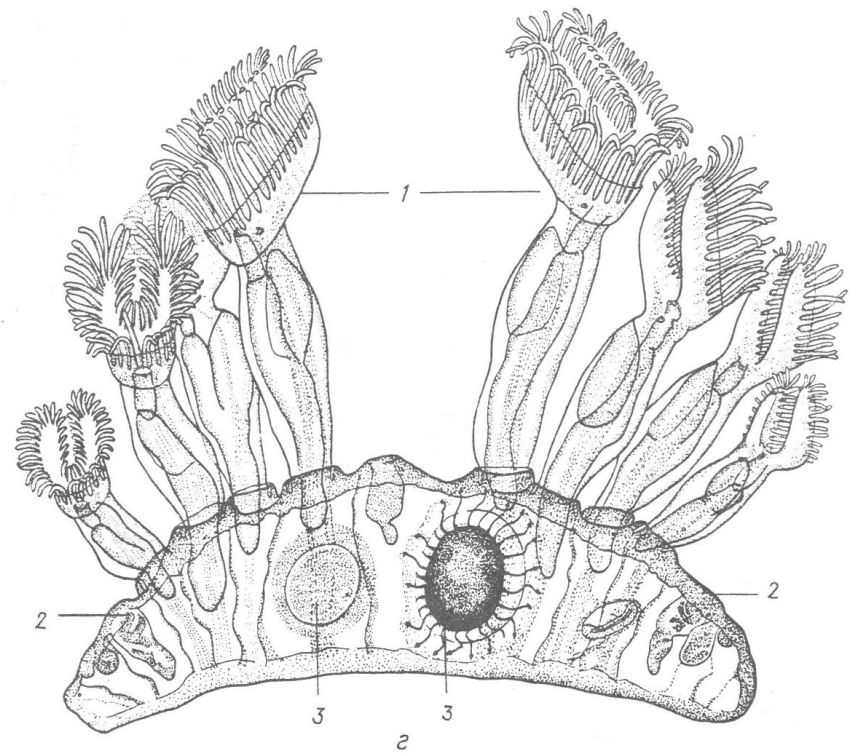


Рис. 134. Покритороті моховатки:

a — *Fredericella sultana*; б — *Austratella indica*; в — загальний вигляд колонії *Cristatella mucedo*; г — її поперечний розріз; 1 — поліпід; 2 — зона брунькування; 3 — статобласт

Для колоній покриторотих характерний високий ступінь злиття цистидів. Перегородки, або септи, між ними, що складаються з двох шарів перитонеального епітелію, часто неповні, або їх зовсім немає; якщо ж вони є, то пронизані численними порами.

В епідермісі зовнішньої стінки колонії, вкритої тонкою хітиною кутикулою, часто містяться численні залозисті клітини, які виділяють драглисту речовину, що вкриває суцільним шаром всю колонію, за винятком поліпідів. На межі між передньою частиною поліпіда, що висувається назовні, і цистидом епідерміс утворює складку, яка при втягуванні поліпіда замикає отвір. Під епідермісом міститься тонкий шар кільцевих та поздовжніх м'язів, вистелений перитонеальним епітелієм. Скорочення шкірної мускулатури нижньої стінки колонії разом із драглистими виділеннями сприяють руху тих колоній, які не прикріплюються до субстрату.

На передньому кінці кожного поліпіда міститься підковоподібний виріст тіла — *лофофор*, що має численні (20—

80) щупальця, вкриті по внутрішній стороні миготливим епітелієм. Біля своєї основи приблизно на 1/3 щупальця з'єднані між собою міжщупальцевою перетинкою.

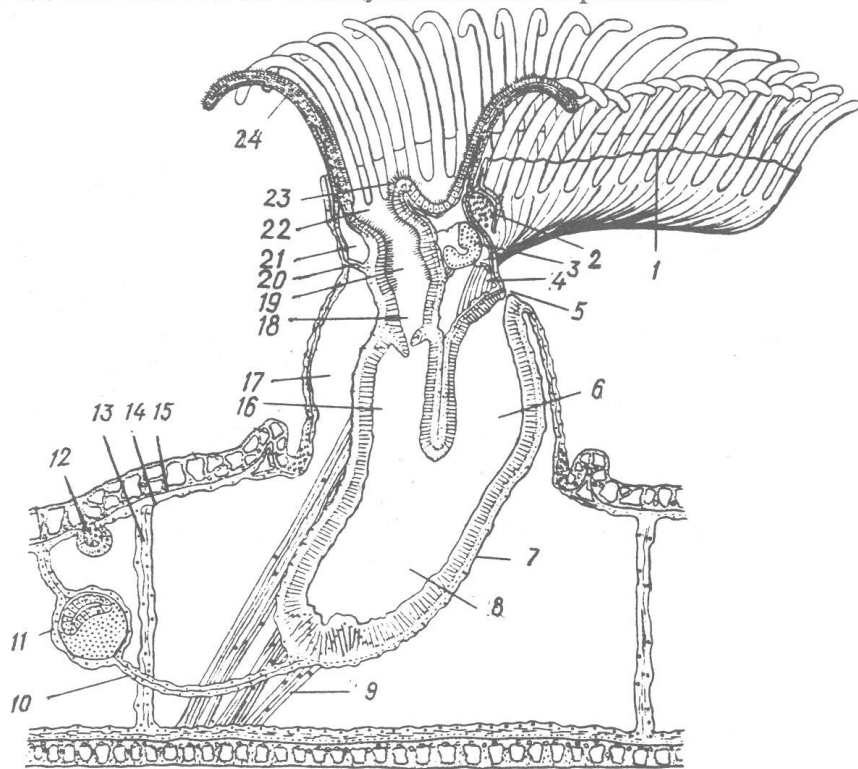


Рис. 135. Схема будови зооїда покриторотих (поперечний зріз):

1 — міжщупальцева перетинка; 2 — целомодукт; 3 — ганглії; 4 — м'язи, що йдуть вздовж лофофора; 5 — анальний отвір; 6 — пілорична частина шлунка; 7, 8, 9 — кільцеві м'язи, сліпий мішок та ретрактор шлунка; 10 — канатик; 11 — статобласт, що формується; 12 — молода брунька; 13 — септа; 14 — перитонеальний епітелій; 15 — м'язи стінки колонії; 16 — кардіальна частина шлунка; 17 — тулубний відділ целома; 18 — стравохід; 19 — глотка; 20 — діафрагма; 21 — лофофоральний відділ целома; 22 — рот; 23 — епістом; 24 — щупальця

Загальна порожнина колонії, як уже згадувалось в характеристиці типу, безпосередньо переходить у порожнину кожного із зооїдів. Недалеко від лофофора розташована септа, що відділяє від загального целома його передній відділ, який утворює кільцевий канал і заходить у лофофор та щупальця. У септі є пора, через яку обидві ділянки целома з'єднуються між собою.

Серед спеціалізованих м'язів найбільшим є м'яз-ретрактор поліпіда, що тягнеться від нижньої стінки колонії до переднього кінця поліпіда, де він продовжується в м'язи, що проходять з нижньої сторони лофофора. При його скороченні поліпід разом зі щупальцями втягується в цистид, їх

випинання відбувається під тиском целомічної рідини, який збільшується внаслідок скорочення стінок тіла колонії. М'яз-ретрактор при цьому розслаблюється.

Травна система (рис. 135) починається ротом, що розташований в основі лофофора між щупальцями і прикритий зверху невеликим порожнистим виростом — епістомом (звідси і назва класу). Рот веде в глотку, вистелену епітелієм, яка переходить у стравохід, відділений від шлунка кільцевим м'язом, що залягає в кільцевій складці перитонеального епітелію. Шлунок починається кардіальною низхідною частиною, що переходить у сліпий мішок, від якого до переднього кінця тіла направлена вузька, так звана пілорична, частина середньої кишки. Закінчується травний тракт невеликою ектодермальною задньою кишкою, що відкривається анусом. У стінках кишечника є шар кільцевих м'язів. Їжа (мікроскопічні діатомові водорості, радіолярії, коловертки, частинки детриту), що надходить у глотку, обертається завдяки рухам війок; подальше її переміщення зумовлене перистальтичними рухами стінок кишечника. Перетравлення їжі відбувається в шлунку, причому воно виключно порожнинне.

Зовні весь кишечник вкритий перитонеальним епітелієм. Від дна сліпого мішка шлунка відходить продовження цього епітелію у вигляді тонкої брижжі, або канатика, що тягнеться через порожнину тіла назад, з'єднуючись з перитонеальним епітелієм стінки тіла зооїда.

Видільна система покриторотих представлена двома війчастими каналами (целомодуктами), розташованими в лофофоральному відділі целома між ротовим та анальним отворами. Кожен канал починається в тулубному целомі лійкоподібним розширенням і далі переходить у лофофоральний целом, де обидва канали зливаються в непарний вивідний канал. Через лійки з целомічної рідини в целомодукти проникають амебоцити, заповнені екскретами. Постійного видільного отвору немає, і тому амебоцити, що заповнюють вивідний канал, виводяться час від часу назовні через тимчасову пору. Крім целомодуктів, амебоцити з екскретами виводяться з організму через епітелій щупалець та стінки кишечника і далі з неперетравленими частинками їжі через анус назовні.

Кровоносної та дихальної систем немає. Газообмін відбувається через щупальця та пори, що пронизують верхню стінку; транспорт поживних речовин — через целомічну рідину. Періодичне втягування та випинання поліпіда і перистальтичні рухи кишечника женуть целомічну рідину до всіх частин зооїда і всієї колонії.

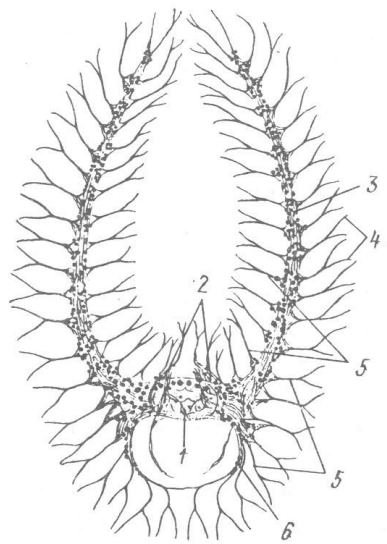


Рис. 136. Схема будови частини нервової системи голоротих:
1 — надглотковий ганглії; 2 — нерви епістома; 3 — нервовий тяж лофофора; 4 — нерви щупалець; 5 — радіальні нервові тяжі; 6 — надглоткове нервово кільце

з'єднані між собою відростками.

Формування гонад тісно пов'язане з перитонеальним епітелієм. Сім'яники в більшості видів розвиваються в товщі канатика, або зрідка в стінках септ, що розділяють порожнини окремих особин; яєчники — на дорзальній стінці колонії.

Запліднення внутрішнє, має місце й самозапліднення. Увесь розвиток до формування личинки проходить у материнському організмі в так званих *оєціях*, що є випинаннями черевної стінки цистида.

Дробіння яєць повне, частково рівномірне, але невпорядковане. Після формування двошарового зародка у нього утворюється спеціальний виріст ектодерми — плацента, через яку він дістає поживні речовини від материнського організму. Сформована личинка руйнує стінку оєція і потрапляє в порожнину тіла зооїда. Шляхи виходу личинки назовні не вивчено, можливо це відбувається через отвори поліпідів, що відмирають.

Більша частина личинки вкрита війчастим епітелієм, частина епітелію, що не має війок, є зачатком ектодерми майбутньої стінки колонії. Над цим зачатком всередині личинки формуються поліпід майбутньої колонії (рис. 137). Наприклад, у *Plumatella* їх два, а в *Cristatella* — чотири. Вільноплаваюча личинка існує недовго — від кількох хвилин до

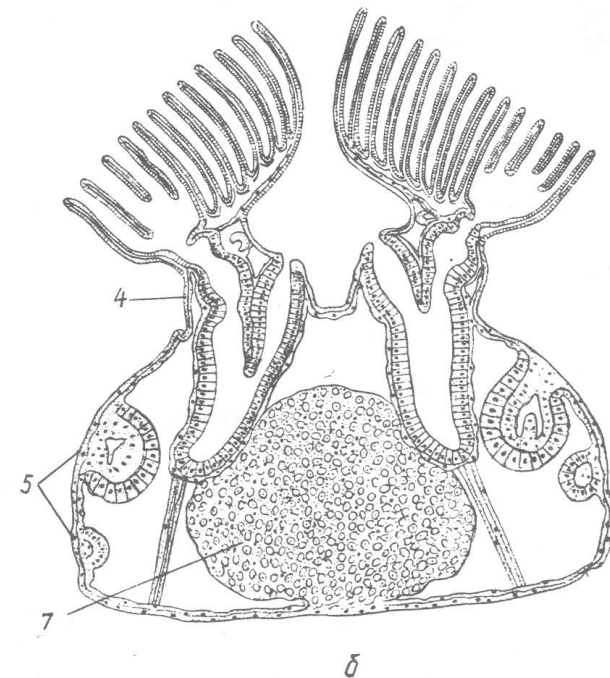
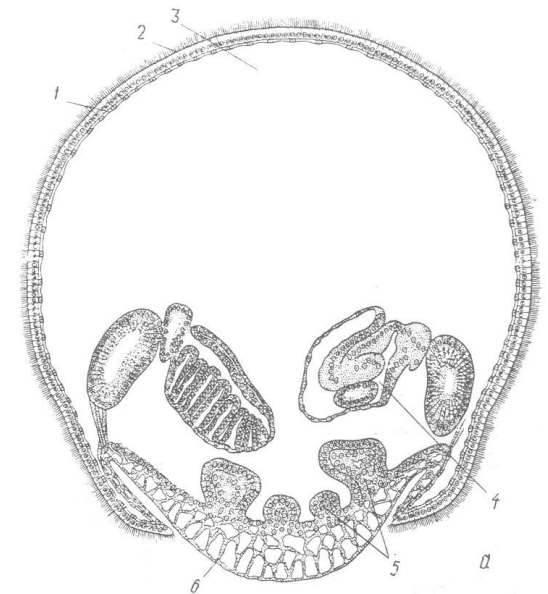


Рис. 137. Личинка (а) та молода колонія (б) *Crisatella mucedo*:

1 — шар мезодермальних клітин; 2 — личинкова війчаста ектодерма; 3 — внутрішня порожнина; 4 — сформований поліпід; 5 — молоді бруньки; 6 — ектодермальний епітелій з численними драглистими включеннями; 7 — залишки епітелію личинки

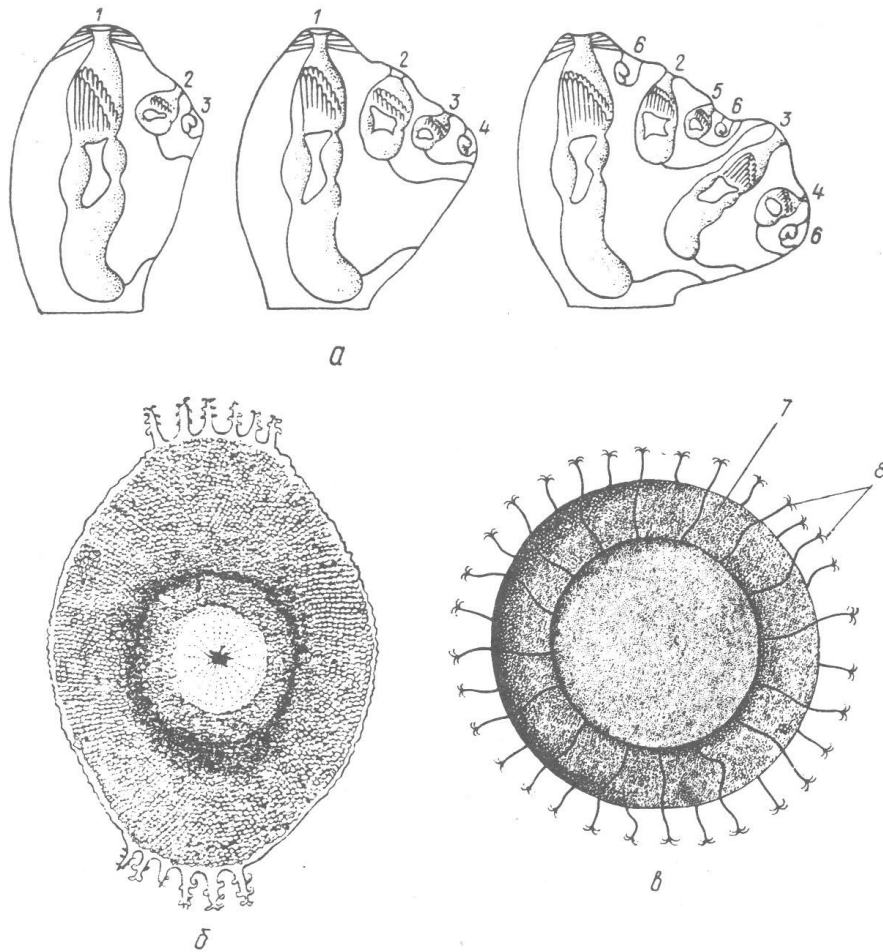


Рис. 138. Нестатеве розмноження покриторотих:

а — схема брунькування; б, в — спінобласти *Lophorodella carteri* та *Cristatella muscedo* відповідно; 1—6 — послідовність появи бруньок; 7 — плавальне кільце; 8 — хітинові гачечки

двох діб, потім вона прикріплюється до субстрату кінцем, вкритим личинковим війчастим епітелієм. Далі починається швидке розростання дефінітивної ектодерми, внаслідок чого війчастий личинковий епітелій опиняється в порожнині личинки і далі розсмоктується та фагоцитуються. У верхній стінці личинки прориваються отвори, через які поліпіди вивертаються. Весь процес перетворення личинки в молоду колонію триває кілька хвилин.

Подальший ріст колонії пов'язаний з нестатевим розмноженням шляхом внутрішнього брунькування. Брунька формується за рахунок особливих недиференційованих клітин, які прилягають до внутрішньої стінки колонії. Клітини зов-

нішнього епідермісу над брунькою в цьому процесі участі не беруть. З бруньки розвивається повністю сформований поліпід, після чого над ним утворюється отвір у стінці колонії, через який поліпід сполучається із зовнішнім середовищем. Бруньки формуються по краях колонії, де паралельно збільшується поверхня її стінки. При цьому канатик, що відходить від шлунка молодого поліпіда, прикріплюється недалеко від його ротового отвору, і між ними починається розростання стінки колонії, внаслідок чого канатик дедалі більше відсувається від поліпіда. Наступна брунька виникає на сформованій стінці колонії, і все повторюється (рис.138).

Своєрідною формою внутрішнього брунькування в покриторотих моховаток є утворення так званих *статобластів*, які мають спеціальні пристосування для виживання при несприятливих умовах існування — низьких температурах або пересиханні водойм, коли материнська колонія гине. Статобласти утворюються за рахунок спеціальних недиференційованих клітин, що спочатку локалізуються в зовнішньому епідермісі, а далі активно переміщуються в товщу канатика, та клітин самого канатика. Повністю сформований статобласт містить групу мезодермальних клітин, оточених двошаровою епітеліальною оболонкою, яка виділяє на зовнішній поверхні тонку, але міцну складно збудовану хітинову оболонку.

Розрізняють кілька різновидностей статобластів. *Пайн-тобласти* мають овальну чи бобоподібну форму. Після руйнування колонії вони випадають на субстрат, і при сприятливих умовах з них формується нова колонія. *Флотобласти* мають особливе хітинове комірчасте кільце, наповнене повітрям, що дає змогу їм пасивно плавати в товщі води і розноситися течіями в нові місця. Найскладнішу будову мають *спінобласти*, у яких на зовнішній хітиновій оболонці або плавучому кільці утворюються хітинові гачечки, якими вони чіпляються до рухомих предметів або тварин, наприклад до пір'я чи лапок птахів, завдяки чому розносяться на великі відстані.

У кожному статобласті формується один зооїд, який виходить назовні після розкриття хітинової оболонки статобласта, і далі починається швидкий процес звичайного брунькування, що приводить до утворення колонії.

Цікаво зазначити, що в деяких видів, наприклад *Cristatella muscedo*, шляхом поперечного поділу колонії утворюються дві дочірні, які добудовують недостаючі частини.

Покритороті моховатки — мешканці як проточних, так і стоячих водойм, їх знаходять у великих річках, річечках, глибоких озерах, як наприклад Байкал, ставках, канавах то-

що. Їхні колонії оселюються на різних ґрунтах, у тому числі замулених, на нижній стороні листя та стеблах водяних рослин; вони обростають каміння, різні предмети, що затонули, гідротехнічні споруди. Деякі види, зокрема з роду *Plumatella*, досить витривалі до забруднення. Прісноводні моховатки відіграють певну роль у самоочищенні води, але, з іншого боку, як вагомий компонент обростання суден і різних гідротехнічних споруд, вони можуть приносити великі збитки. Особливу загрозу, в тому числі і в Україні, становлять моховатки, наприклад *Plumatella fungosa*, для водопостачання: після загибелі колоній їхні частинки та статобласти засмічують водопровідну мережу.

КЛАС ГОЛОРОТИ (GYMNOLEPETA)

Голороти моховатки — в переважній більшості морські мешканці, і лише представники трьох родів живуть у солоноватих та прісних водоймах. Їхні колонії, як і в представників попереднього класу, мають різноманітну форму, можуть стелитися по субстрату, обростати різні предмети або бути деревочко- чи кущоподібними, але, на відміну від покриторотих моховаток, до їх складу входять зооїди різної форми і призначення, тобто колонії в них поліморфні.

Основу колоній становлять звичайні годуючі зооїди, або *аутозоїди*, що мають яйцеподібну, циліндричну чи трубчасту будову або мають вигляд чотирьох- чи багатокутних комірок. Поряд з ними в колоніях є видозмінені зооїди: авікулярії, віброкулярії, кенозоїди, що виконують різноманітні функції.

Авікулярії — це зооїди з сильно редукованим поліпідом, що виконують функцію захисту колонії від ворогів. Як видно з рис. 139, зовні авікулярії нагадують голову птаха (звідси і назва: лат. avis — птах). Цистид у них витягується в нерухомий відросток, до якого при скороченні спеціальних м'язів кріпиться особливий рухомий відросток — «дзьоб», яким авікулярії захоплюють здобич.

Різновидністю авікулярій є *віброкулярії*, що мають особливий довгий рухливий придаток, який за допомогою спеціальних м'язів робить віброуючі рухи, відганяючи від колонії ворогів та змитаючи з її поверхні сторонні частинки.

Кенозоїди — це трубчасті або пластинчасті особини, вкриті хітиною кутикулою, яка просякнута карбонатом кальцію або без нього і під якою розташований шар ектодерми, і заповнені рихлою мезенхімою. У колонії кенозоїди виконують механічні функції: опорну (столони) або прикріплюючу

(кореневі трубки, або пластинки, за допомогою яких колонія прикріплюється до субстрату).

Крім особин, що активно захищають колонію, у багатьох видів є утвори пасивного захисту — різні вирости зовнішньої стінки: шипи, колбочки тощо. У деяких форм вони вкривають усю колонію, роблячи її неприступною.

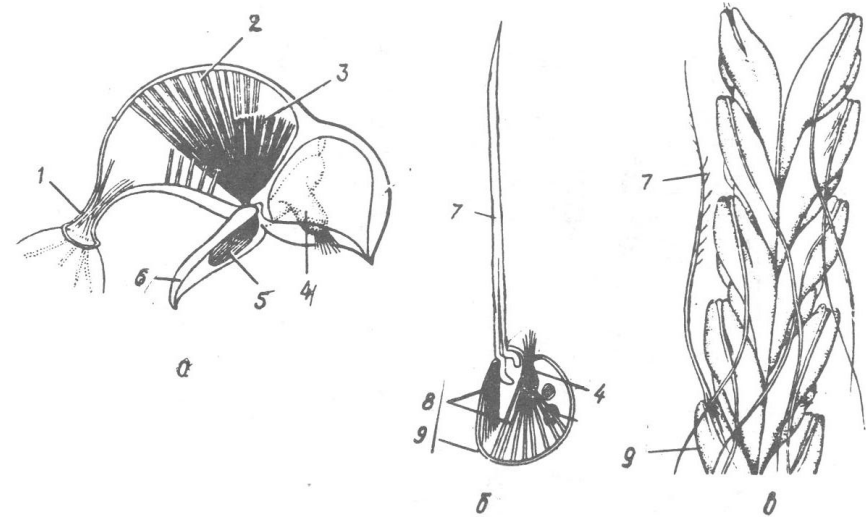


Рис. 139. Видозмінені зооїди:

а, б — схема будови авікулярії та віброкулярії; в — частина колонії *Saberea ellisii* з віброкуляріями; 1 — ніжка; 2, 3 — м'язи, що відкривають і закривають мандибулу; 4 — пальцеподібний виріст з чутливими щетинками; 5 — місце прикріплення м'язів до мандибули; 6 — мандибула; 7 — бич; 8 — м'язи, що його рухають; 9 — цистид

Кожен зооїд має свої власні бічні стінки і, крім того, часто загальну поперечну стінку, що їх відділяє.

Щупальця в голоротих розташовані на передньому кінці поліпіда кільцеподібно навколо ротового отвору. Епістома у них немає. Кількість щупалець невелика — від 8 до 18 (виняток — *Flustra hispida*, яка має 30 щупалець).

Стінки тіла більшості голоротих зовні вкриті хітиною кутикулою, просякнutoю вуглекислим кальцієм з домішками солей магнію. Рідше кутикула буває шкірястою або навіть драглистою. Під кутикулою лежить основний ектодермальний шар, що формує кутикулу, а далі різною мірою розвинений шар м'язів, який із внутрішньої сторони вистелений перитонеальним епітелієм.

Передня частина поліпіда завжди вкрита тонкою еластичною кутикулою і, коли він втягується всередину цистиди, то щупальця опиняються в її оточенні, у так званій *щупальцевій піхві*, або *атріальній порожнині*. При вип'ячуванні щупалець випинається і щупальцева піхва, але не до кінця, утворюючи навколо отвору кільцеву складку — *діафрагму*.

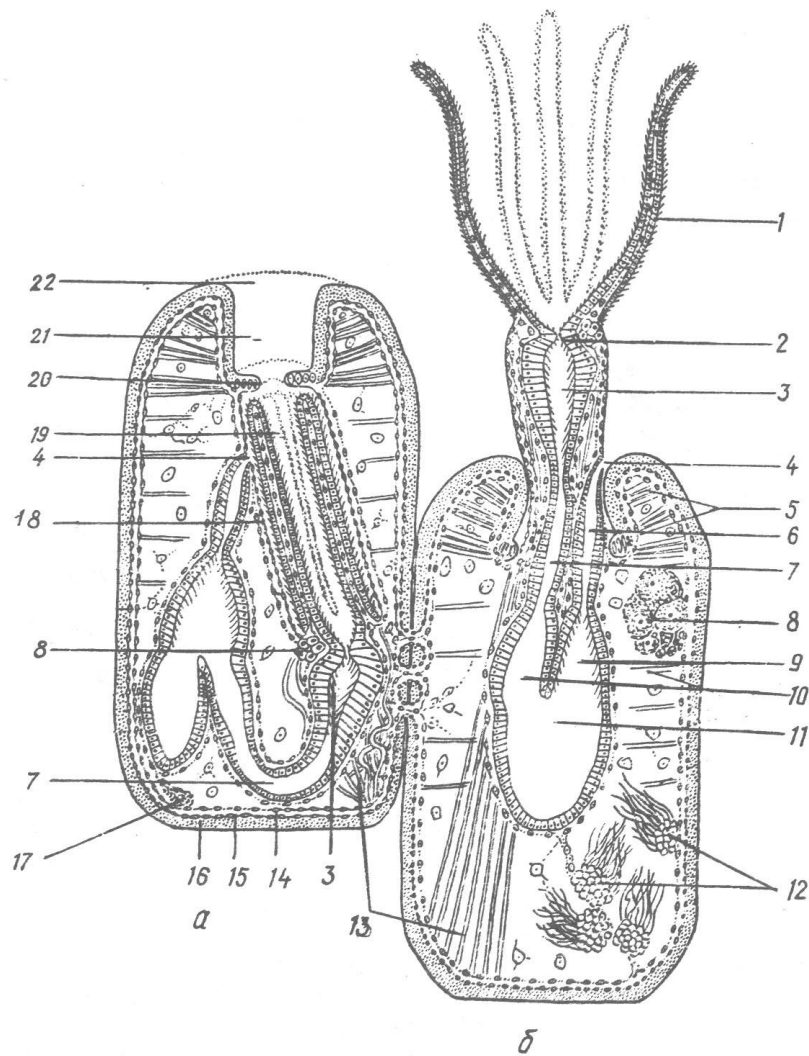


Рис. 140. Схема будови зооїдів голоротих:

a — з втягнутим поліпідом; *b* — з вивернутим; 1 — щупальце; 2 — ротовий отвір; 3 — глотка; 4 — анальний отвір; 5 — м'язи цистида; 6 — задня кишка; 7 — стравохід; 8 — яєчник; 9, 10 — пілорична та кардіальна частини шлунка; 11 — сліпий мішок шлунка; 12 — сім'яники; 13 — м'язи-ретрактори; 14 — целомічний епітелій; 15 — ектодерма; 16 — кутикула; 17 — канатик; 18 — щупальцева піхва; 19 — атріальна порожнина; 20 — діафрагма; 21 — вестибулум; 22 — отвір цистида

При повністю втягнутому поліпіді зі щупальцями діафрагма, завдяки кільцевим м'язам, замикає вхід до атріальної порожнини (ряд Cyclostomata) або утворює так званий *колар* (див. с. 181), як у представників ряду Stenostomata. У моховаток ряду Cheilostomata вхід до атріальної порожнини закривається особливою кришечкою, або *оперкулумом*.

М'язи стінок тіла у голоротих в цілому розвинені значно слабше, ніж у покриторотих, у поліпіді це звичайно поз-

довжні м'язи, в цистиді — кільцеві, які часто не замкнені в коло. Із спеціальних пучків м'язів, як і в покриторотих, найпотужніші м'язи-ретрактори, що втягують поліпід у цистид. Спереду вони прикріплені до глотки, ззаду до бічної або задньої стінок цистида.

Травна система (рис. 140) у більшості голоротих має таку саму будову, як і в покриторотих, і лише в представників ряду Stenostomata між стравоходом та шлунком є ще один відділ — мускулястий *жувальний шлунок*, в епітелії якого містяться клітини з сильно склеротизованими зубчастими краями. У стінках усіх відділів кишечника є слабші поздовжні та сильно розвинені кільцеві м'язи, особливо в стравоході та сліпому мішку шлунка. Перетравлення їжі відбувається в шлунку, внутрішні стінки якого, за винятком його пілоричної частини, вкриті залозистими клітинами. Білки та вуглеводи перетравлюються в порожнині, а жири внутрішньоклітинно. Неперетравлені частинки їжі, які виштовхуються зі сліпого мішка, завдяки енергійним скороченням його стінок, надходять у пілоричну частину і тут, завдяки узгодженим рухам війчастого епітелію, що вкриває її стінки, починають крутитись, збираючись у веретеноподібні грудочки. Останні надходять у задню кишку, де огортаються слизом і виводяться через анус назовні.

Целомодуктів у голоротих немає, функцію виділення виконують, як і в покриторотих, амебоцити целомічної рідини.

Кровоносної та дихальної систем також немає; газообмін та транспорт поживних речовин відбувається так само, як і в покриторотих.

Нервова система складається з надглоткового ганглію, що міститься між ротом і анусом, від якого відходять нерви до щупалець і кишечника. Функцію органів чуття виконують чутливі нервові клітини, що розташовані на щупальцях.

Більшість голоротих — гермафродити, і лише незначна частина — роздільностатеві. Гонади формуються в мезодермальному шарі стінок тіла зооїда, сім'яник — на канатику або стінках поблизу нього, яєчник — на бічній та передній стінці тіла.

Запліднення внутрішнє, відбувається в порожнині тіла. У небагатьох видів запліднені яйця виходять назовні через так званий *щупальцевий орган*, який розвивається під час дозрівання статевих продуктів. Цей орган має вигляд каналу, вистеленого війчастим епітелієм, через який яйце з целома виходить назовні, де підхоплюється струмом води, що створюється війками щупалець. Частіше яйця розвиваються в материнському організмі, у целомі або в оеціях. Оеції бувають двох типів. Одні спочатку розвиваються як аутозоїди, але

потім у них дегенерує поліпід; інші формуються на передній стінці зооїда спочатку у вигляді двох її випинів, що зростаються в двостінну пластинку. Вона росте, загинається і утворює шоломоподібний міхур з отвором — своєрідну виводкову камеру.

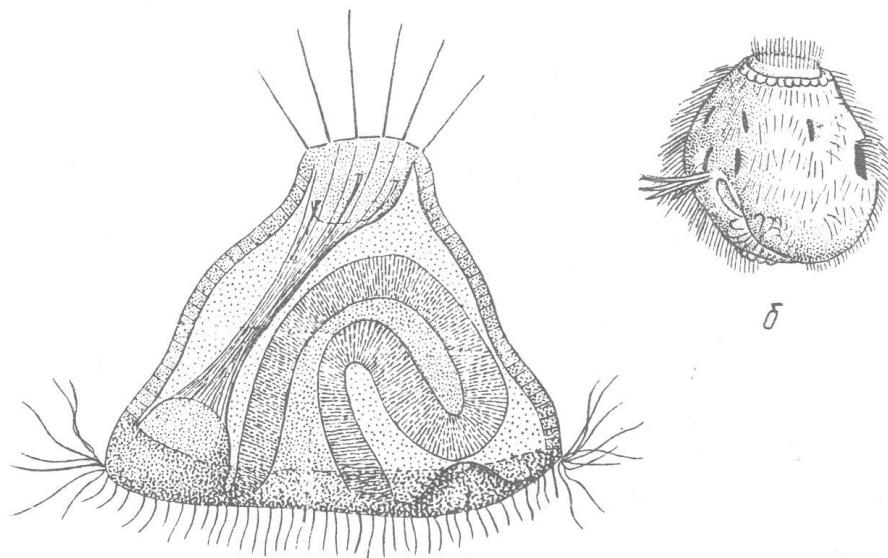


Рис. 141. Личинки голоротих:

a — *Farella repens* (типу цифонаут); *b* — *Bugula flabellata*

Дробіння яєць повне і звичайно рівномірне. В одних видів воно наближається до спірального, в інших — до радіального. При розмноженні у представників ряду *Cyclostomata* спостерігається явище *поліембріонії* (утворення з одного яйця кількох зародків), яке пов'язане з невеликою кількістю в колоніях зооїдів, що здатні продукувати статеві клітини, до того ж у невеликій кількості.

У результаті ембріонального розвитку в різних видів утворюються різні мікроскопічні личинки, які відрізняються будовою покривів та ступенем розвитку кишечника. Найскладнішу будову мають личинки — *цифонаути*. Їхнє тіло, що має вигляд сплющеного з двох сторін конуса (рис. 141), огорнене двостулковою кутикулярною черепашкою, яку виділяють шкірні покриви. На вершині цифонаута міститься *аборальний орган* з чутливими війками. Основа конуса, оторочена віночком війок, ввігнута і утворює переддвер'я — *атріум*, куди відкриваються ротовий та анальний отвори. Перед ротом в атріумі розташований особливий *грушоподібний орган* чуття, а поблизу ануса — *присосок*. Цифонаут має функ-

ціонуючий кишечник та первинну порожнину тіла, в якій плавають недиференційовані мезодермальні клітини.

Після певного періоду вільноплаваючого життя, який триває від одного місяця до року, личинка опускається на дно і починає шукати місце, придатне для прикріплення. Вона повзає по дну, випнувши вперед грушоподібний орган, ніби язиком, обмацуючи ним субстрат. Згодом вона прикріплюється присоском до субстрату, її тіло сплющується, черепашка відпадає, і личинка набуває вигляду плоского мішечка. Починається метаморфоз, в процесі якого більшість личинкових органів руйнується. Зокрема, повністю руйнується ентодермальна частина кишечника, а новий кишечник формується за рахунок ектодерми.

Цифонаути характерні переважно для видів, які відкладають яйця, наприклад для *Alcyonidium albidum*, *Farella repens* (ряд *Stenostomata*), *Electra pilosa*, *Membranipora membranacea* (ряд *Cheilostomata*). У більшості ж моховаток із цих рядів період активного життя личинки скорочений до кількох годин, їх личинки дуже спрощені, вони не мають кишечника, черепашки тощо; у них зовсім не утворюється ентодермальний зачаток.

На верхній стороні личинки, протилежній місцю прикріплення, закладається здебільшого одна, на відміну від покриторотих, перша особина — *анцеструла* — родоначальниця майбутньої колонії. Формування колонії пов'язане з нестатевим розмноженням через брунькування.

У житті колоній голоротих моховаток велику роль відіграють процеси дегенерації та регенерації. У кожній колонії, в її старшій частині є так звані бурі тіла, які є дегенерованими поліпідами. Щодо причин їх утворення існують різні думки. Найбільше поширена думка про те, що в стінках кишечника накопичується велика кількість амебоцитів з екскреціями, а це робить неможливим перетравлення їжі й призводить до відмирання поліпіда. Підтвердженням цього є формування в деяких випадках нового поліпіда в такий спосіб, що буре тіло опиняється в його шлунку і далі виводиться через анус назовні. Але є й інша думка: відмирання поліпідів пов'язане з нестачею їжі, кисню, підвищенням та зниженням температури тощо, тобто з дією зовнішніх факторів. На місці відмерлого поліпіда, як правило, утворюється новий.

Голороті поширені в усіх морях і особливо тропічної та субтропічної зон. Мешкають вони на різних глибинах, від припливно-відпливної смуги до глибини близько 6 тис. м. Вони віддають перевагу твердим ґрунтам, скелям, камінню та черепашняку, і лише небагато видів оселяються на м'яких піщано-мулистих ґрунтах. Досить часто їх знаходять на водо-

ростях, трубках сидячих поліхет, черепашках молосків. Колонії дуже різноманітні за формою, як і колонії покриторотих, але ця різноманітність ще збільшується завдяки поліморфізму зооїдів і химерності їх розташування.

Голороті моховатки, особливо форми, що не мають вапнякових стінок, відіграють певну роль у житті моря як корм для риб, птахів, морських їжаків, голотурій, поліхет. Особливо цінним кормом для мальків риб є личинки моховаток.

Практичне значення голоротих, як і покриторотих, зумовлене їх участю в обростанні суден та різноманітних підводних споруд, у тому числі морських водозаборів. Водночас голороті моховатки, поряд із форамініферами, слугують характерними керівними формами для визначення віку тих чи інших відкладів при пошуках корисних копалин. Моховатки є однією з постійних груп тварин, які беруть участь у побудові рифогенних утворів.

До класу *Gymnolaemata* належать три ряди, основною діагностичною ознакою яких є будова отвору в стінці зооїда, через який втягується та випинається поліпід. Цей отвір у старій літературі часто називали ротовим, що і знайшло відображення в латинських назвах рядів (лат. *stoma* — рот).

Клас	Ряд
	Cyclostomata
Gymnolaemata	Ctenostomata
	Cheilostomata

Ряд Кругороті (Cyclostomata). Колонії кругоротих складаються з зооїдів, що мають вигляд циліндричних або сплюснених трубок, які ростуть поодинокими рядами або зібрані в прості чи розгалужені пластинки, які стелються по субстрату; часто колонії стовбуро- або куцоподібні (рис. 142). В аутозооїдів передній кінець затягнутий мембраною, у центрі якої міститься термінальна пора, через яку рухається поліпід.

Характерною ознакою представників ряду є наявність у них особливого органа — *перетинчастого мішка*, в який втягується поліпід. Стінки мішка складаються з мезодермальних клітин, що виділяють зовнішню безструктурну мембрану. Мішок заповнений ціломічною рідиною; він відіграє роль гідростатичного апарату при виштовхуванні поліпіда назвні.

Ряд Гребінчастороті (Ctenostomata). Колонії мають різноманітну форму; вони прямостоячі або кіркоподібні, але відрізняються від колоній інших голоротих відсутністю в стінках їх зооїдів вуглекислого кальцію. Хітинова кутикула

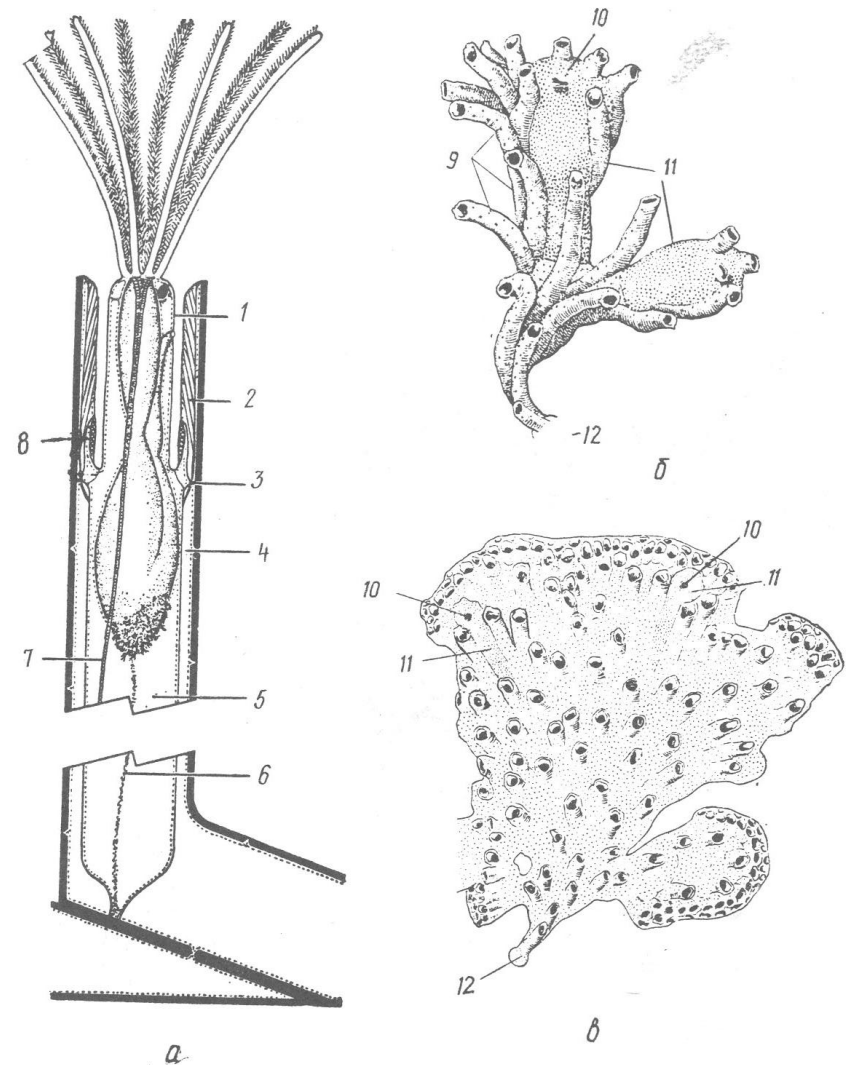


Рис. 142. Ряд Cyclostomata:

a — схема внутрішньої будови; *б* — *Proboscina fecunda*; *в* — *Oncousoecia diastoporides*; 1 — шупальцева піхва; 2 — м'язи, що розширюють вестибулум; 3 — лігамент; 4 — целом; 5 — перетинчастий мішок; 6 — канатик; 7 — столон; 8 — атріальний сфінктер; 9 — зооїди; 10 — отвір гонозоїда; 11 — гонозоїд; 12 — кенозоїд

може бути шкірястою товстою чи прозорою тонкою або драглистою. Форма окремих зооїдів у цілому мішкоподібна, видовжена чи округла. Зооїди відбруньковуються на столоні безсистемно, попарно або у вигляді пучків (рис. 143). Назва ряду пов'язана з наявністю в передній третині тіла поліпіда особливого коміреця (колара), що є складчастою хітиноїдною мембраною. У розправленому стані комірець огортає основу

Рис. 143. Ряд Stenostomata:

a, б — молода колонія *Flustrella gigantea* та її зоїди відповідно; *в* — *Bowerbankia caudata*; *г* — схема будови зоїди при втягнутому поліпіді; 1 — зоїди; 2 — кенозоїд; 3 — колар; 4 — столони; 5 — зачаток зоїди; 6 — піхва щупалець; 7 — целом

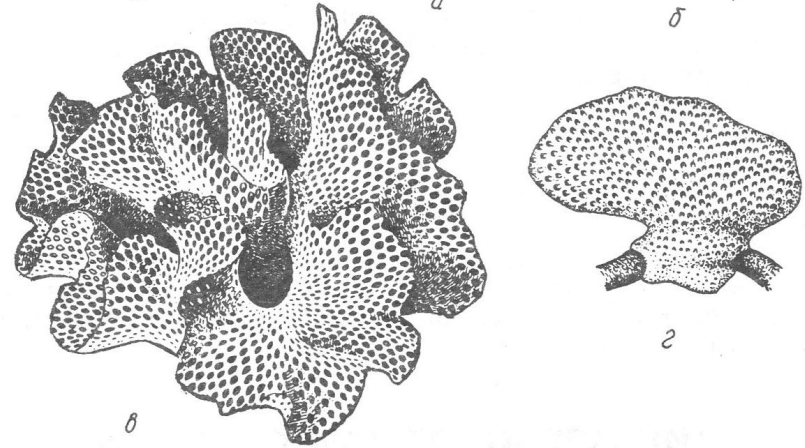
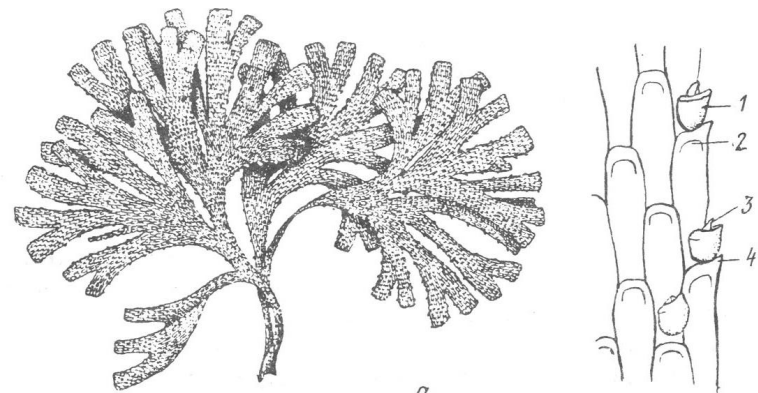
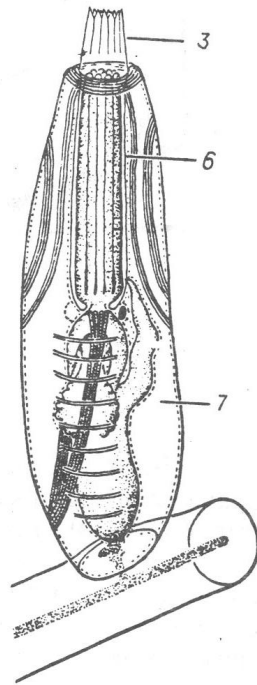
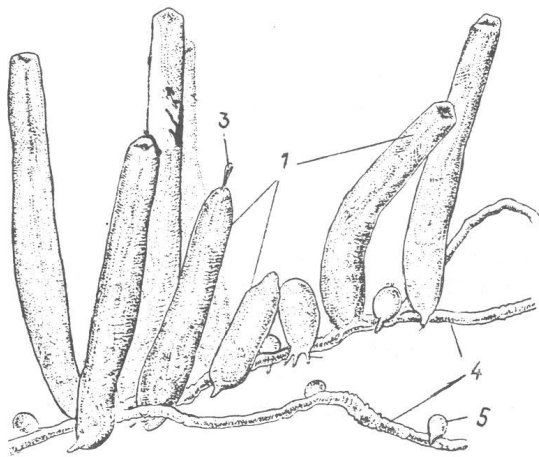
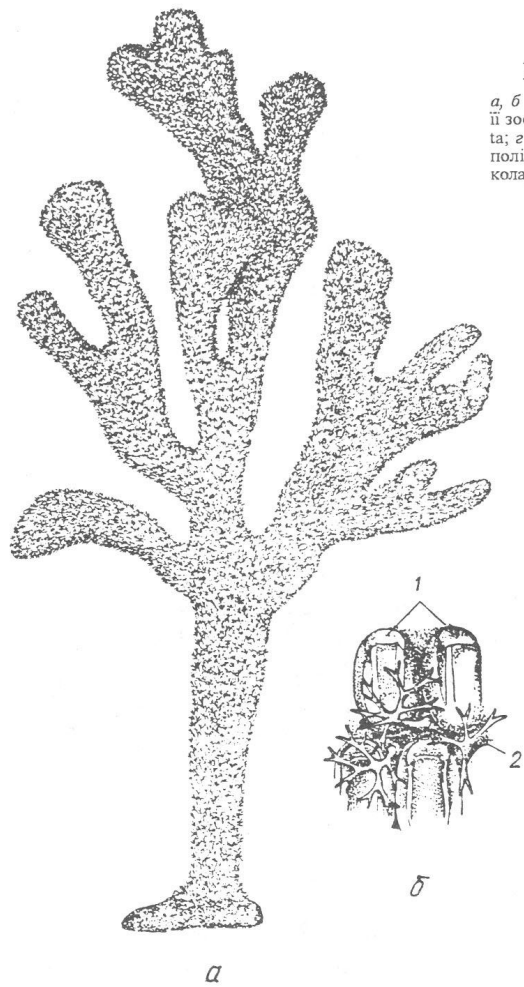


Рис. 144. Ряд Cheilostomata:

a, б — загальний вигляд колонії *Dendrobaenia flustroides* та схема будови її частини відповідно; *в* — *Retepora cellulosa*; *г* — *Porella saccata*; 1 — авікулярій; 2 — оперкулум; 3 — мандибула; 4 — шип

поліпіда, і при його втягуванні комірець втягується не весь, а частина, що залишається назовні, нагадує гребінець.

Ряд Губороті (Cheilostomata). Колонії губоротих та окремі зоїди відзначаються надзвичайно різноманітною формою (рис. 144), а зоїди — найвищим ступенем поліморфізму серед моховаток. Саме в них є всі типи видозмінених зоїдів. Кенозоїди представлені коренеподібними трубками, що закінчуються розширеними розгалуженими пластинками, якими колонія прикріплюється до субстрату, або м'якими, заповненими рідиною трубками, що, проникаючи у м'який ґрунт, закріплюються там і підтримують верхню крону із зоїдів. У деяких видів в кенозоїдах накопичуються поживні речовини тощо.

Головною діагностичною ознакою губоротих є наявність губоподібної кришечки, або оперкулума, що закриває за до-

помогою спеціальних м'язів отвір зооїда при втягнутому поліпіді. Відкривання отвору відбувається простим виштовхуванням оперкулума при випинанні поліпіда.

ВИКОПНІ МОХОВАТКИ

Завдяки наявності у голоротих вапнякових стінок їхні залишки добре зберігаються. Вони відомі починаючи з ордовіка. У той час, крім нині існуючих рядів Cyclostomata і Stenostomata (Cheilostomata з'явилися пізніше — в юрському періоді мезозойської ери), жили представники багатьох рядів, серед яких найбільш характерні Поверненороті (Trepotomata) з масивними напівсферичними, циліндричними або гілчастими колоніями та Прихованороті (Cryptostomata), в яких колонії переважно були сітчасті й склалися із переплетених перекладин. Моховатки цих рядів вимерли до кінця палеозою.

Палеозойські моховатки брали участь в утворенні рифів, як головні будівники (бріозойні рифи) або разом з іншими рифоутворюючими організмами. Бріозойні рифи відомі в багатьох місцях Земної кулі; в Україні — це рифи Керченського півострова, утворені виключно в результаті життєдіяльності моховаток.

ТИП ПЛЕЧОНОГІ (BRACHIOPODA)

Плечоногі — це виключно морські донні тварини, що ведуть прикріпленій спосіб життя. Описано близько 280 сучасних та більше 10 тис. викопних видів.

Зовні брахіоподи нагадують молюсків — їхнє м'яке тіло міститься в двостулковій *черепашці*, тому довгий час їх відносили до м'якунів, і по аналогії з іншими класами цих тварин (Червононогі, Головоногі) вони дістали назву Плечоногі, проте за будовою тіла вони з молюсками не мають нічого спільного.

Стулки черепашки в плечоногих вкривають м'яке тіло не з боків, а з черевної та спинної сторін. Тіло займає лише третину черепашки, дві інші третини вистелені двошаровою складкою — *мантією* і обмежують *мантійну порожнину*, в якій міститься фільтруючий апарат, утворений виростами тіла, так званими *руками*, що вкриті, як правило, численними *щупальцями*.

Плечоногі — ціломічні тварини, їхня м'язова система включає окремі м'язи стінок тіла та різних органів, а також

спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинені м'язи, що відкривають і закривають черепашку.

Травна система наскрізна або анальний отвір відсутній. Органи виділення представлені однією або двома парами целомодуктів. Спеціальних органів дихання немає, і їх функцію значною мірою виконують руки. Кровоносна система включає серце та систему судин. Нервова система розвинена слабо, є навколوجلоткове нервове кільце, від якого іннервується все тіло. Спеціальних органів чуття немає.

Більшість плечоногих роздільностатеві. Гонади містяться в ціломічних порожнинах мантії, і, як правило, їх дві пари. Розвиток з метаморфозом або прямий.

Тип Brachiopoda включає один клас з тією самою назвою, до складу якого входять дві групи видів, які виділяються як підкласи — Беззамкові (Inarticulata, або Ecardines) та Замкові (Articulata, чи Testicardines).

КЛАС ПЛЕЧОНОГІ (BRACHIOPODA)

Плечоногі — мешканці морів з нормальною солоністю води. Розміри в них, переважно, сантиметрові, найбільший сучасний вид *Magellania venosa* досягає 8,4 см. Усе м'яке тіло плечоногих ховається в черепашці, черевна стулка якої звичайно більша за розмірами, ніж спинна. Відкритий заокруглений край черепашки відповідає передньому кінцю тіла, закритий більш загострений — задньому. Хімічний склад черепашки різний у представників підкласів Беззамкових та Замкових. У Беззамкових у черепашці багато органічної речовини, а неорганічну частину складають фосфати кальцію і магнію; у Замкових — органічна речовина становить всього 2%, а фосфат кальцію замінюється карбонатом кальцію. Поверхня черепашки рідко буває гладенькою, звичайно на ній розвивається концентрична скульптурація, у тому числі добре помітні лінії наростання, та радіальна скульптурація у вигляді складок, ребер, зрідка голок тощо.

Стулки черепашки на задньому кінці з'єднуються в беззамкових брахіопод лише за допомогою м'язів, а в замкових, крім того, ще й за допомогою виростів заднього краю черевної черепашки, що входять у заглиблення заднього краю спинної стулки, утворюючи *замок* — міцне зчленування, яке неможливо роз'єднати. Замок дає змогу лише злегка розтуляти стулки черепашки.

Зрідка плечоногі прикріплюються до субстрату червеною стулкою (наприклад, *Stania*), але здебільшого це відбувається за допомогою особливого вироста тіла, що називають *ногою*,

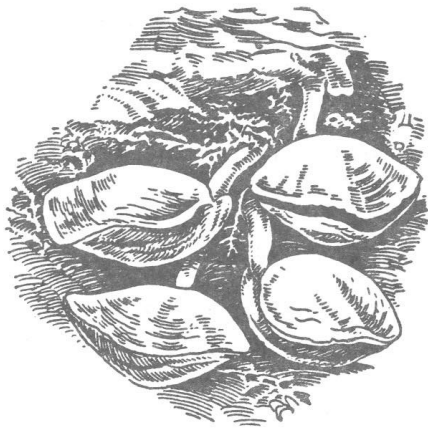


Рис. 145. Плечоногі, що прикріплюються до субстрату стебельцем

кінці якого є, як уже згадувалось, дві руки, які в різних видів мають різну довжину, форму і вкриті різною кількістю щупалець. У невеликих за розміром тварин вони зігнуті кільцеподібно і вкриті небагатьма щупальцями. Із збільшенням маси тіла і відповідно потреби в більшому об'ємі їжі, руки подовжуються і закручуються в спіраль, часто конусоподібну (рис. 146). Кількість щупалець відповідно значно збільшу-

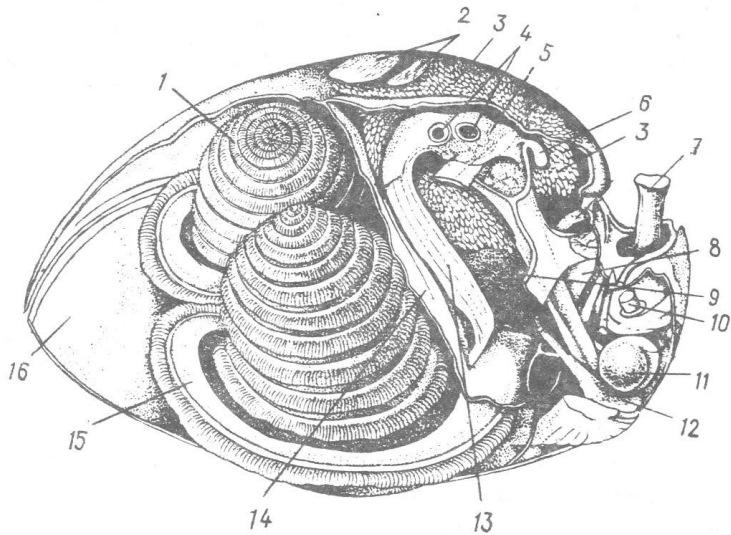


Рис. 146. Внутрішня будова плечоногих (з тварини знято спинну стулку черепашки з мантиєю):

1 — права рука; 2 — спинний кінець м'язів-замикачів; 3, 4 — частки та перерізані протоки печінкової залози відповідно; 5 — шлунок; 6 — серце; 7 — стебельце; 8 — целомодукт; 9 — кровоносна судина; 10 — м'яз стебельця; 11 — кінцеве потовщення задньої кишки; 12 — черевний кінець м'яза-замикача; 13 — стравохід; 14 — передня стінка м'якого тіла; 15 — ліва рука; 16 — черевна стулка черепашки

або *стебельцем* (рис. 145). Стебельце виходить з черепашки або між стулками, або через отвір у черевній стулці. Воно вкрите зовні товстою рогоподібною кутикулою. Стебельце міцно з'єднується з шорстким субстратом всією поверхнею підшви, що утворює його задній розширений кінець, або її коренеподібними відростками.

У задній третині черепашки міститься м'яке тіло плечоногих, на передньому

ється. Щупальця вкриті війками, завдяки їхнім коливальним рухам вода проганяється між щупальцями. Вздовж зовнішньої сторони рук проходить глибока, густо вкрита війками борозна, по якій дрібні частинки їжі підганяються до основи рук у ротовий отвір. Рух війок зумовлює також постійну зміну води в мантийній порожнині, що сприяє нормальному диханню.

Постійна форма рук зумовлена, по-перше, тим, що вони складаються з міцної хрящеподібної тканини, по-друге, тургорною напругою рідини, що міститься в целомічному синусі, який проходить всередині руки і, по-третє, наявністю в багатьох плечоногих особливих скелетних виростів спинної стулки черепашки, які іноді мають дуже складну будову. У деяких видів між обома руками є м'ясисті та скелетні перемички.

Тіло плечоногих вкрите одношаровим епітелієм, який на спинній і черевній стороні продовжується в двошарову складку — мантию, що вистилає вільну від м'якого тіла частину черепашки — мантийну порожнину. Уздовж переднього краю черепашки мантия потовщується у вигляді валка, на якому розташовані хітиноідні крайові щетинки, що захищають фільтруючий апарат від забруднення великими частинками. Під епітелієм розташований тонкий шар сполучної тканини, глибше лежить війчастий перитонеальний епітелій, що обмежує об'ємну порожнину тіла. Окремі ділянки целома вдаються між обома листками мантиї, утворюючи там досить складну мережу, а також заходять у руки. Тут є основний целомічний синус, що відокремлений від загальної целомічної порожнини перетинкою (саме тургор його целомічної рідини підтримує руки), та додатковий, тонший синус, що вільно з нею сполучається.

У беззамкових стулки черепашки з'єднані між собою виключно м'язами. Один непарний та п'ять парних м'язів відкривають і закривають стулки черепашки і рухають їх спереду назад відносно одна одної, а також кожну окремо вбік. Стебельце, яке виходить між стулками черепашки, має власну мускулатуру. У замкових стулки відкриваються і закриваються завдяки роботі лише двох груп парних м'язів. Стебельце, що виходить назовні через отвір у черевній стулці, власних м'язів не має. Рух черепашки навколо осі (до 90°), згинання до субстрату та повернення у вертикальне положення забезпечують м'язи, що прикріплені до стінок черепашки та до стебельця.

Травна система починається невеликим щілиноподібним ротовим отвором, розташованим на дні навколоротової заглибини, що є розширенням війчастої борозенки рук. Загли-

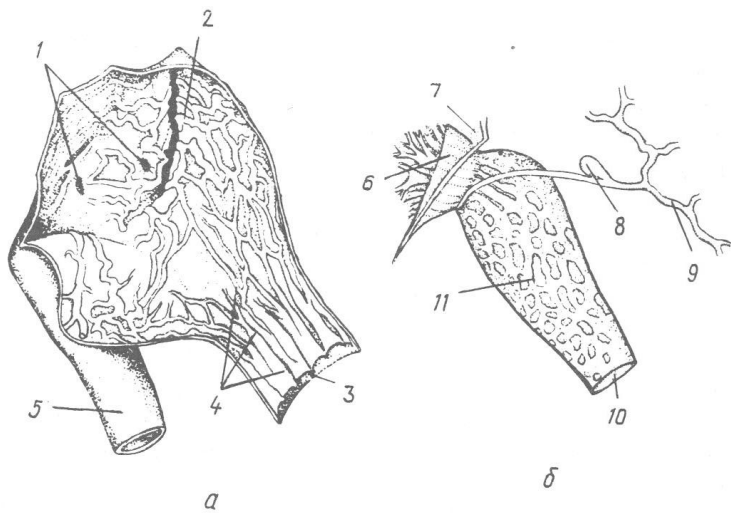


Рис. 147. Шлунок, розятий уздовж (а), та видільна система (б) плечоногих *Hemithyris psitacea*:

1 — отвори протоки печінкової залози; 2, 3 — стінка шлунка та задньої кишки відповідно; 4 — складки на внутрішній поверхні кишечника; 5 — стравохід; 6 — лійка целомодукта; 7 — мезентерій; 8 — потовщення кровоносної судини (додаткове серце); 9 — мантийна кровоносна судина; 10 — видільний отвір; 11 — екскреторна частина целомодукта

бина зверху прикрита складкою покривів. Рот веде в стравохід, що переходить у шлунок, за яким тягнеться порівняно вузька задня кишка, яка в замкових плечоногих закінчується сліпо, а в беззамкових — відкривається назовні анальним отвором. По боках кишечника розташовані численні травні залози (інколи їх називають печінковими залозами), протоки яких зливаються і відкриваються в шлунок чотирма головними протоками. Харчові частинки, що надходять з шлунка в ці залози, перетравлюються; тут же відбувається всмоктування. Кишечник петлеподібний, у порожнині тіла він підвішений на спинному, черевному та поперечних мезентеріях. Живляться плечоногі дрібними планктонними водоростями та безхребетними.

Видільна система представлена однією або двома парами трубчастих целомодуктів. Одним кінцем з лійкоподібним розширенням целомодукт відкривається в целом, другим, вузьким — через невеликий отвір назовні. Екскреторну функцію виконує каналець целомодукта, стінки якого з внутрішньої сторони мають губчасту будову (рис. 147).

Кровоносна система має центральний орган — серце, яке у вигляді витягнутого м'якулястого мішечка прилягає до шлунка. Від серця відходить одна судина, що розпадається спочатку на дві і далі на багато судин, які утворюють розгалуження в мантиї, статевих синусах, підходять до целомодуктів, заходять у руки і щупальця тощо. Кров безбарвна, у

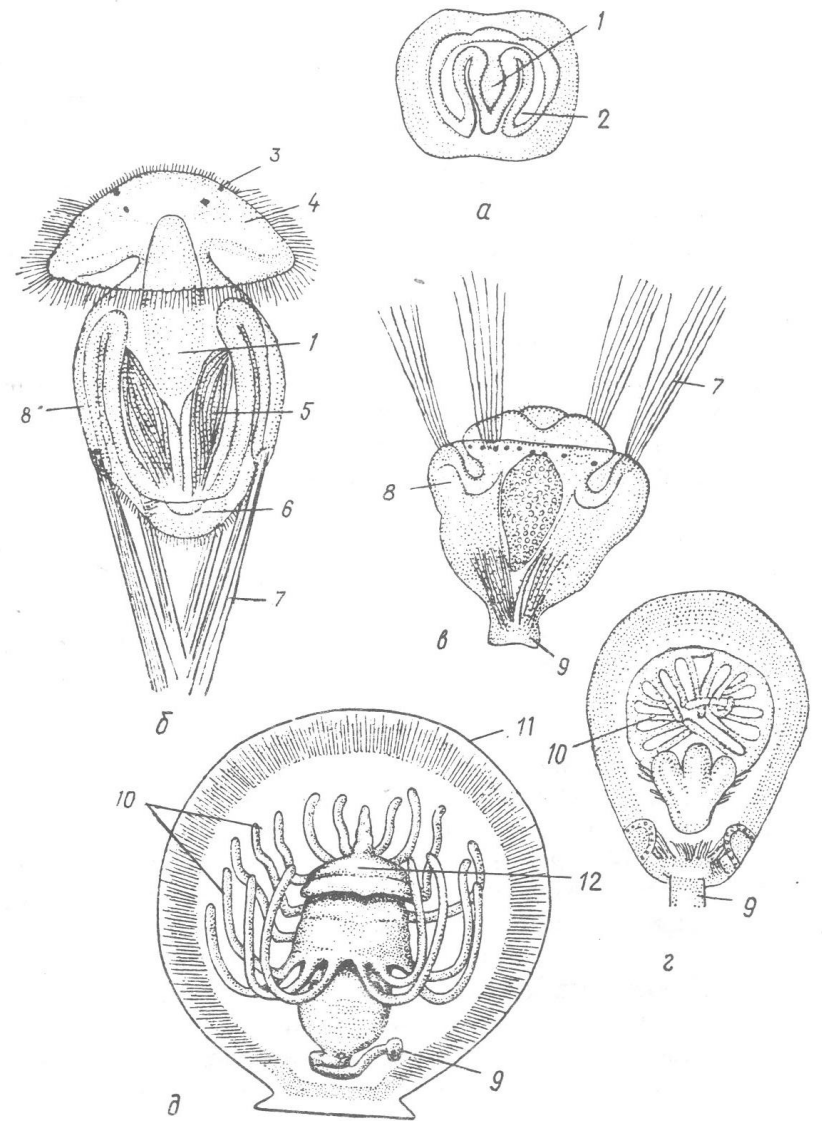


Рис. 148. Розвиток плечоногих (а—с — Testicardines; д — Ecardines):

а — утворення целома в зародка; б — вільноплаваюча личинка; в — личинка, що прикріпилася до субстрату; г — молода брахіопода; д — личинка Ecardines; 1 — зачаток кишки; 2 — целом; 3 — вічка; 4 — головна лопать; 5 — м'язи; 6 — зачаток стебельця; 7 — щетинки; 8 — мантийна складка; 9 — стебельце; 10 — щупальця; 11 — черепашка; 12 — передротова лопать

ній немає формених елементів. Рух крові зумовлюється скороченням серця та додаткових пульсуючих розширень на судинах, наприклад біля целомодуктів.

Функцію органів дихання виконують, переважно, руки, які, завдяки численним тонкостінним щупальцям, мають велику поверхню для газообміну.

Центральна частина нервової системи складається з невеликого парного ганглію, що лежить над стравоходом і тонкими конективами з'єднується з дещо більшим ганглієм, що міститься під стравоходом. Від верхнього ганглію іннервуються руки, від нижнього — решта органів тіла.

Спеціальних органів чуття немає. На передньому краї мантиї в деяких видів є пігментовані ділянки, що реагують на світло. Вільноплаваючі личинки брахіопод мають вічка та статоцисти.

Усі плечоногі, за винятком трьох середземноморських гермафродитних видів роду *Argurothesa*, роздільностатеві.

Статеві залози (звичайно їх дві пари) містяться в порожнинах целома спинної і черевної складок мантиї. Вони мають гронаподібну форму, статеві клітини закладаються під епідермальним епітелієм і після дозрівання виходять у целом, звідки виводяться назовні через целомодукти. Запліднення яєць відбувається або в мантийній порожнині самиці (підклас *Testicardines*), або поза її тілом у воді (підклас *Ecardines*). У першому випадку розвиток зародка відбувається в мантийній порожнині в складках епітелію рук, або в спеціальній сумці, що утворюється біля основи рук, звідки виходить уже сформована личинка.

Дробіння яєць повне, майже рівномірне, наближається до радіального, хоча бувають варіації. Мезодерма в плечоногих закладається інакше, ніж у попередніх типів — у вигляді пари мішкоподібних вип'ячувань ентодермального кишечника (рис. 148, *а*), які згодом відшнуровуються і утворюють два ціломічні мішки; це нагадує ентероцельний розвиток мезодерми у вторинноротих (див. далі).

У замкових брахіопод (підклас *Testicardines*) з яйця виходить планктонна личинка (рис. 148, *б*). Її тіло складається з трьох відділів: головного, тулубного та стебельцевого. Головний відділ має вигляд парасольки, облямованої війками, з тім'яною пластинкою та чотирма вічками; на тулубному є дві складки шкіри (мантиї) — спинна й черевна, які звисають вниз; стебельцевий відділ має вигляд коротенького сосочка. Личинка не живиться; рота і ануса в неї немає, кишечник сліпо замкнений. Через 10—30 днів личинка осідає на дно, прикріплюючись стебельцем до субстрату. Обидві складки її мантиї загортаються догори і охоплюють тулуб і голову личинки, причому внутрішня поверхня мантиї стає зовнішньою. Головний відділ з органами чуття редукується, залишаючи невеличку складочку — епістом, біля основи якого з'являється рот. Складки мантиї виділяють черепашку;

стебельцевий відділ виростає в стебельце. Біля рота утворюються зачатки рук, спочатку у вигляді двох горбків, які ростуть, спіралью закручуються, на них з'являються щупальця (рис. 148, *в, г*).

У беззамкових плечоногих (підклас *Ecardines*) з яйця виходить личинка, яка вже має лофофор зі щупальцями та двостулкову черепашку (рис. 148, *д*); вона плаває за допомогою лофофора, який висувається з черепашки. Личинка протягом місяця веде планктонний спосіб життя, живлячись у цей час, а потім прикріплюється до субстрату і без значної перебудови органів перетворюється на дорослу брахіоподу.

Брахіоподи населяють переважно шельфову зону морів, і лише невелика кількість видів мешкає на значних глибинах. Тепер відомо близько 30 видів, які мешкають на глибинах понад 2 тис. м, і лише три — знайдено на глибині до 6 тис. м. Переважна більшість плечоногих міцно прикріплюється червоню стулкою чи стебельцем до твердих субстратів — каміння, скель, черепашок та інших скелетних утворів різних безхребетних, і лише представники беззамкових брахіопод родини *Lingulidae* ведуть риючий спосіб життя. Мешкають вони в припливно-відпливній зоні на невеликих глибинах, роблячи в піщаних та мулистих ґрунтах вертикальні нірки, вистелені слизом (рис. 149). Їхня довга мускулиста нога закріплюється в нижній частині нірки, і при найменшому подразненні вона швидко скорочується, втягуючи тварину в нірку. Нірка будується і відновлюється після її обвалу риючими рухами стулок і ноги.

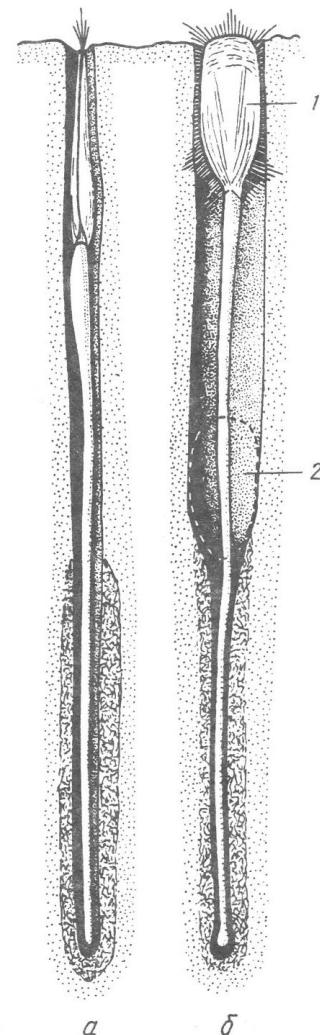


Рис. 149. Схема розташування представника родини *Lingulidae* в нірці:

а, б — вигляд збоку та з черевної сторони; *1, 2* — тварина, що висунулась з нірки, та у втягнутому стані відповідно

ВИКОПНІ ПЛЕЧОНОГИ

Найдавніші залишки брахіопод (у викопному стані добре зберігаються вапнякові чи фосфатні черепашки та скелети рук) відомі з верхніх горизонтів протерозою, де знайдено хітинофосфатні черепашки беззамкових. У нижньому кембрії представлені майже всі існуючі нині ряди цього підкласу.

Цікаво, що представники сучасного роду *Lingula* відомі, починаючи з ордовіка, тобто цей рід існує близько 450 млн років. Найбільший розквіт брахіопод припадає на палеозой.

Викопні брахіоподи мають велике практичне значення як керівні форми при визначенні геологічного віку того чи іншого шару Землі при пошуках корисних копалин.

Із залишків фосфатних черепашок ордовіцьких видів роду *Obolus* утворились так звані *оболові породи*, з яких виробляють фосфатні добрива, наприклад в Естонії.

ТИП ПОГОНОФОРИ (POGONOPHORA)

Тип Погонофори, що об'єднує дивних морських істот, було встановлено лише в середині нашого століття, і його вивчення продовжується й тепер.

Цих тварин знайдено майже в усіх морях і океанах нашої планети з нормальною солоністю води, хоча зовсім недавно їх вважали рідкісними тваринами, що трапляються на великих глибинах. Описано понад 150 видів.

Мешкають погонофори на морському дні всередині хітинових відкритих з обох боків трубок різної будови: від ніжних пергаментоподібних еластичних до міцних і твердих. Протягом життя вони ніколи не залишають своїх трубок, але всередині них можуть вільно пересуватись вгору і вниз. Довжина трубок більша за довжину тіла, інколи вдвічі. Речовина, з якої будується трубка, секретується численними багатоклітинними залозами, що відкриваються протоками на поверхні тіла.

Більшість відомих видів погонофор безбарвні або білуватого кольору, напівпрозорі. Через покриви тіла, особливо щупалець, просвічуються кровоносні судини, внаслідок чого щупалець бувають яскраво-червоними.

Тіло погонофор нитко- або шнуроподібне, циліндричне, його довжина перевищує товщину в 100—500 разів. Тіло складається з чотирьох відділів, які мають дещо різну будову в представників класів *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimentifera*, що входять до складу типу, але у всіх погонофор перший відділ несе щупалець (від одного-двох до багатьох

тисяч), звідки й назва типу — погонофори, тобто такі, що «несуть» бороду.

Тіло, включаючи щупалець, вкрите кутикулою, під якою залягає одношаровий епітелій з численними одноклітинними залозами. Під епітелієм розташований шар кільцевих і, глибше, поздовжніх м'язів; скорочення м'язів того чи іншого шару призводить до сильного видовження або вкорочення тіла.

Зсередини м'язи вистелені перитонеальним епітелієм, який обмежує добре розвинену вторинну порожнину тіла.

На відміну від більшості вільноживучих багатоклітинних тварин, погонофори повністю позбавлені в дорослому стані травної системи. Живляться вони продуктами хемосинтезу, завдяки симбіозу з сіркоокислюючими бактеріями або поглинаючи з морської води амінокислоти. Органи виділення, якщо вони є, представлені целомодуктами, які містяться в першому відділі тіла.

Кровоносна система добре розвинена, замкнена, кровопотік упорядкований. Кров, як уже згадувалось, червоного кольору, через наявність гемоглобіну.

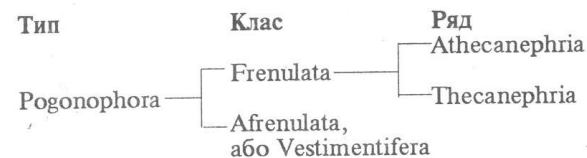
Спеціальних органів дихання немає, газообмін відбувається переважно через щупалець.

Нервова система досить примітивна. Вона повністю залягає в товщі шкірного епітелію і представлена нервовим плетивом, на якому є згущення нервових клітин та волокон, так званий мозок, що міститься на черевній стороні першого відділу тіла й іннервує щупалець, та поздовжній нервовий тяж, що тягнеться уздовж всього тіла.

Погонофори роздільностатеві, проте статевий диморфізм у них не виявлено. Розмноження та ембріональний розвиток вивчені лише в представників класу *Frenulata* (див. с. 198).

Погонофори досить стародавня група тварин; їхні трубки, описані під назвою *Sabelitida*, відомі з пізнього докембрію.

Щодо системи погонофор існують різні думки, проте більшість спеціалістів розглядають у цьому типі два класи: *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimentifera*.



КЛАС ВУЗДЕЧКОВІ (FRENULATA)

До цього класу належить більшість описаних видів погонофор, знайдених переважно на глибинах понад 3 000 м при температурі $-3 \dots +13 \text{ }^\circ\text{C}$ та нормальній солоності води. У північних морях погонофори знайдено і на мілководді. Деякі види, як наприклад *Siboglinum caulleryi*, трапляються на глибині від 20 до 8100 м.

Розміри вуздечкових коливаються від 5 до 36 см при діаметрі 0,1—2,5 мм.

Тіло складається з чотирьох відділів (рис. 150). На передньому, найкоротшому відділі тіла розташований порівняно довгий щупальцевий апарат, до складу якого входить від одного до кількох сотень щупалець. Щупальця у всіх погонофор є виростами тіла, куди заходить ціломічний канал, в якому проходять приносна та виносна кровоносні судини. Уздовж щупалець тягнуться два ряди війчастих клітин. На щупальцях розташовані ряди численних, дуже ніжних тоненьких *пінул*; у вуздечкових пінула є епітеліальною клітиною, що розрослась. У пінулу заходять два кровоносні капіляри.

Щупальця розташовані коло або підковоподібно. У багатьох видів вони прилягають одне до одно-

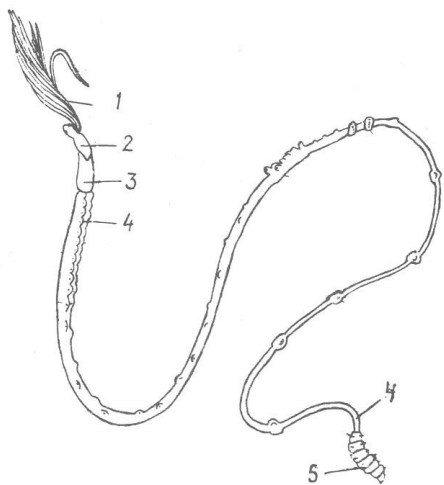


Рис. 150. Погонофора з родини Polybrachiidae, без трубки:

1 — щупальця; 2, 3, 4, 5 — відповідно перший, другий, третій та четвертий відділи тіла

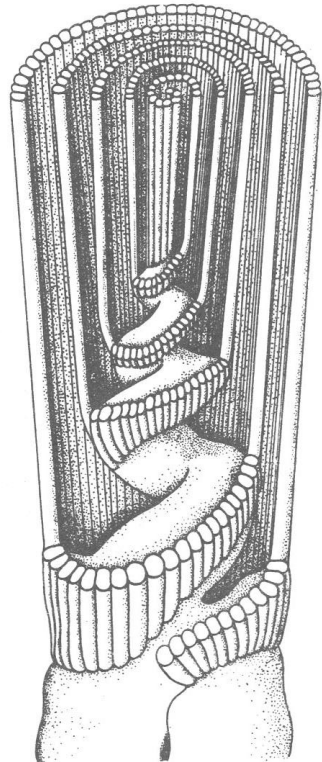


Рис. 151. Поперечний розріз через щупальцеві пластинки *Lamellisabella zachsi*

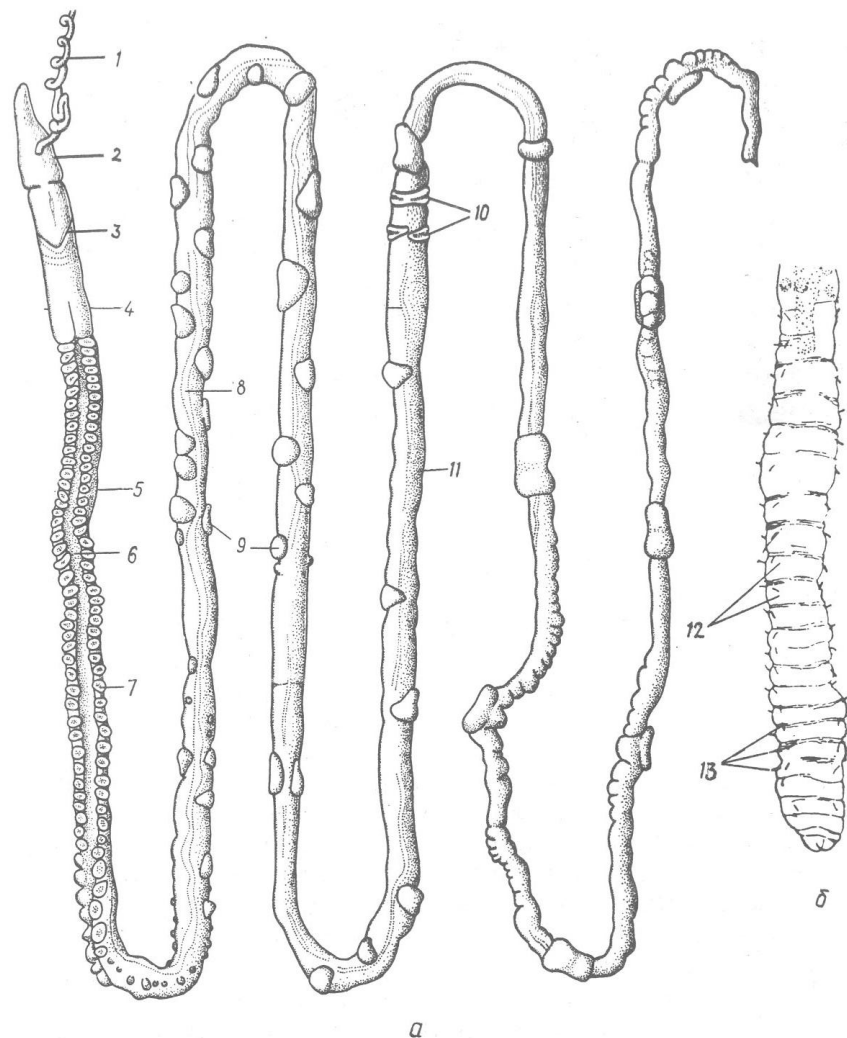


Рис. 152. Самця *Siboglinum caulleryi* без трубки (а) та відірваний кінець тіла, задній (б):

1 — щупальце (частково відрізане); 2 — перший відділ тіла; 3 — вуздечка; 4 — другий відділ тіла; 5 — преанулярна частина тулубного відділу тіла; 6 — війчаста смужка; 7 — прикріпні папіли з хітиновими пластинками; 8 — кровоносна судина; 9 — залозисті папіли; 10 — пояски; 11 — постаанулярна частина тіла; 12 — псевдосегменти; 13 — щетинки

го, не з'єднуючись, а в представників родів *Lamellisabella* та *Spirobrachia* вони з'єднуються в щупальцеві пластини, утворюючи в перших щупальцевий циліндр, а в других — спіральну закручену трубку (рис. 151).

Другий, децю довший відділ, має два кутикулярних реберця, що називають *вуздечкою*; вони спираються на краї трубки і слугують опорою для переднього відділу тіла (рис. 152).

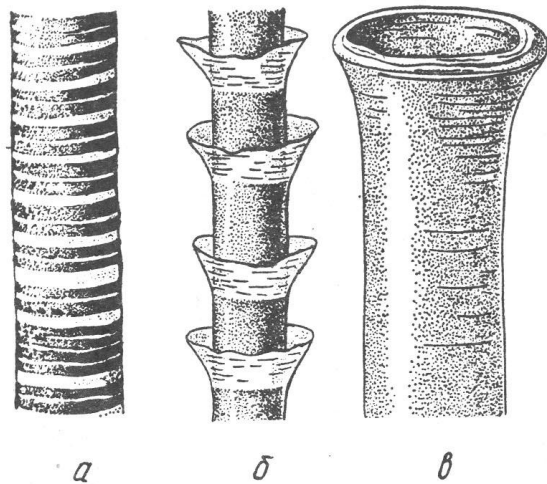


Рис. 153. Трубки погонофор:

a — *Siboglinum fedotovi*; *b* — *Polybrachia annulata*; *c* — вустя трубки *Spigobrachia beklemishevi*

Найдовшим є третій, тулубний, відділ. У ньому розрізняють дві частини: передню *преанулярну*, що тягнеться до особливих поясків, які складаються з двох-трьох рядів зубчастих щетинок, та

задню, *постанулярну*, що міститься позаду цих поясків. На черевній стороні преанулярної частини розташована широка вийчата смужка.

На тулубі розташовані численні округлі або грушоподібні прикріпні сосочки, або *папіли* (виняток становлять види роду *Sclerolinum*, в яких папіл немає). В одних видів папіли безсистемно розкидані у великій кількості по всьому тулубу, в інших їх значно менше, і вони розташовані або на передньому кінці тіла, або по всьому тілу метамерно. Часто на папілах є маленькі хітиноїдні пластиночки. Папіли та зубчасті щетинки слугують для опори тіла на внутрішню стінку трубки.

Четвертий відділ, яким закінчується тіло погонофор, як і перший, короткий, має зовнішню сегментацію; на ньому є, як правило, метамерно розташовані щетинки, що беруть участь у копальних рухах погонофори.

Трубки, в яких мешкають вуздечкові, мають різну будову (рис. 153), але передній кінець трубки завжди ширший за задній, і через його отвір назовні виставляється перший відділ тіла зі щупальцями; через задній вузький отвір трубки висувається лише четвертий відділ тіла, який перистальтично скорочується, виконуючи функцію органа копання. Цей відділ легко відламується разом із задньою частиною трубки, в якій міститься, і тому довгий час був невідомий дослідникам: при відриванні тварини від субстрату він залишався в ньому.

На трубках багатьох видів оселяються різні сидячі безхребетні: губки, гідроїдні поліпи, моховатки та ін. Характер розташування цих організмів свідчить про те, що значна частина трубки знаходиться в ґрунті. Протягом життя задній кінець трубки надбудовується, завдяки чому вона все глибше занурюється в ґрунт.

Кожний відділ тіла має свою ділянку целома (рис. 154): у першому відділі целом непарний, мішко- або підковоподібний, його відгалуження заходять в усі щупальця, у другому — четвертому відділах є парні целомічні мішки.

Травна система повністю відсутня. Питання про спосіб живлення погонофор довго дискутувалося. Тепер встановлено, що, як і деякі інші морські безхребетні (молоски, поліхети, голкошкірі та ін.), погонофори споживають розчинену у воді органіку, зокрема амінокислоти, які проникають в їхнє тіло через його поверхню, у тому числі й щупалець. Стінка тіла стає своєрідним фільтром, через який проходять дрібні молекули і затримуються великі. У дрібних форм споживання амінокислот забезпечує значну частину загального обміну. Крім того, спочатку в представників класу *Afrenulata*, а потім і в деяких вуздечкових було відкрито другий унікальний спосіб живлення — продуктами *хемосинтезу*, завдяки їх симбіозу з сіркоокиснючими бактеріями (див. с. 201).

Видільна система представлена довгими вийчастими каналами — целомодуктами, що з'єднують целом першого відділу тіла із зовнішнім середовищем.

Кровоносна система замкнена. По спинній судині кров тече до переднього кінця тіла, біля основи щупалець судина розширюється в мускулясте серце, яке завдяки скороченням проштовхує кров у приносні судини щупалець, де переважно й відбувається газообмін. Потім по виносних су-

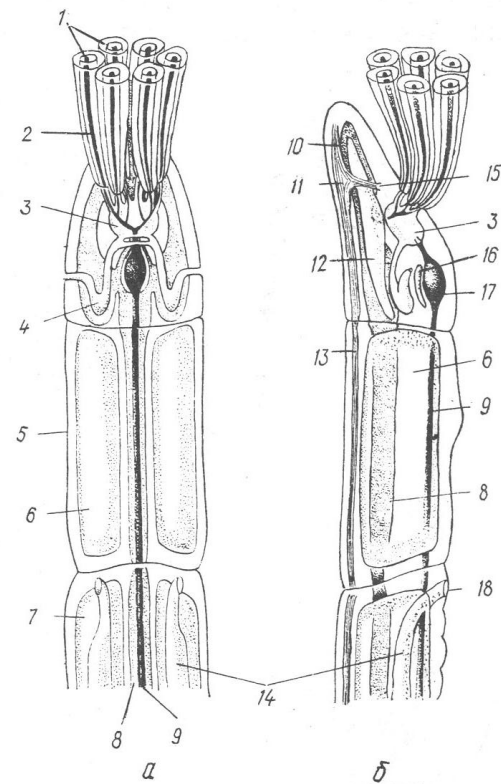


Рис. 154. Схема внутрішньої будови передньої частини тіла вуздечкових погонофор:

a — вигляд зі спинної сторони; *b* — вигляд зліва; 1, 2 — целомічні канали та кровоносні судини щупалець; 3 — целом першого відділу тіла; 4 — целомодукт; 5, 6 — другий відділ тіла та його целом; 7 — целом третього відділу тіла; 8, 9 — черевна та спинна кровоносні судини; 10 — головна кровоносна судина; 11 — мозок; 12 — бічна кровоносна судина; 13 — нервовий стовбур; 14 — сім'япровід; 15 — початок щупальцевих нервів; 16 — перикардій; 17 — серце; 18 — чоловічий статевий отвір

динах кров потрапляє до черевної судини і тече назад. У задній частині тулубного відділу спинна та черевна судини з'єднані численними поперечними судинами. Кров погонофор червоного кольору і містить гемоглобін.

Гонади у самців та самиць містяться в тулубному відділі тіла. У самиць у його передній частині є пара яєчників, з яких зрілі яйцеклітини через розрив стінки яєчника потрапляють у целомічну рідину, з якої по спеціальних яйцепроводах виводяться з тіла. У самців у задній половині того самого відділу є два довгих сім'яні мішки, від яких відходять два сім'япроводи, що тягнуться до переднього кінця тулуба, де відкриваються на спинній стороні тіла. У сім'япроводах формуються численні сплюснені або веретеноподібні сперматофори з довгою ниткою. Ймовірно, що сперматофори активно рухаються від самців до самиць.

Самиця відкладає яйця в передню частину власної трубки, де відбувається запліднення і весь процес ембріонального розвитку. Дробіння яєць повне, нерівномірне та спіральне, на ранніх етапах — асинхронне. Гастрюляція в одних видів проходить шляхом деламінації та епіболії (*Siboglinum*), в інших — інвагінації (*Oligobranchia*). У гастрюлі тимчасово з'являється зачаток кишечника, з якого відшнуровується пара

целомічних мішків (ентероцельно), і навіть є бластопор. Згодом бластопор зникає, ентодермальний зачаток кишечника розпадається і використовується зародком як поживний матеріал; зберігаються лише целомічні мішки. Зародок поступово видовжується і поділяється на відділи, причому першим відокремлюється четвертий, задній, відділ разом із своїми целомами; потім відділяється третій відділ, а на передньому кінці починається закладання щупалець; останньою чергою відбувається поділ переднього кінця на перший та другий відділи. Личинка, яка вийшла з яйця, має два війчастих пояски (рис. 155), потім війки зникають, і тіло личинки росте в довжину, особливо його третій відділ.

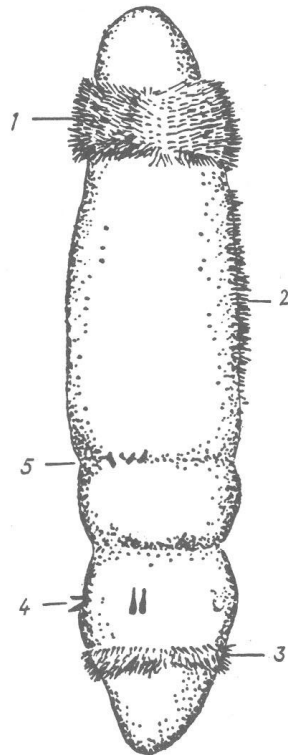


Рис. 155. Личинка *Siboglinum fiordicum*:

1 — передній війчастий поясок; 2 — черевна війчаста смужка; 3 — задній війчастий поясок; 4 — щетинки; 5 — кильцева борозенка між другим та третім відділами тіла

Клас *Frenulata* поділяють на два ряди.

Ряд Атеканефрії (*Atheceanephria*). До цього ряду належать вуздечкові, що мають у першому відділі тіла мішкоподібний целом; серце в них оточене перикардієм, а целомадукти віддалені один від одного. Щупалець небагато. Сюди належить один із найчисельніших родів погонофор — *Siboglinum*, представники якого мають лише одне щупальце. Два щупальця без пінул мають уже згадувані види роду *Sclerolinum*, що просвердлюють дірки в затонулих шматках деревини і в них живуть (рис. 156).

Ряд Теканефрії (*Theceanephria*). У представників ряду передній целом підково- або гвинтоподібний. Целомадукти зближені посередині першого целома, перикардію немає. Із трьох родин, що належать до цього ряду, *Polybrachiidae* мають вільні щупальця та пливчасту передню частину трубки, у представників двох інших родин щупальця з'єднані в складний щупальцевий апарат, а вуста трубки лійкоподібне. Щупалець значно більше, ніж у представників першого ряду. Наприклад, у *Lamellisabella minuta* їх десять, а в однієї з найбільших вуздечкових погонофор *Galathealinum arcticum* — до 268.

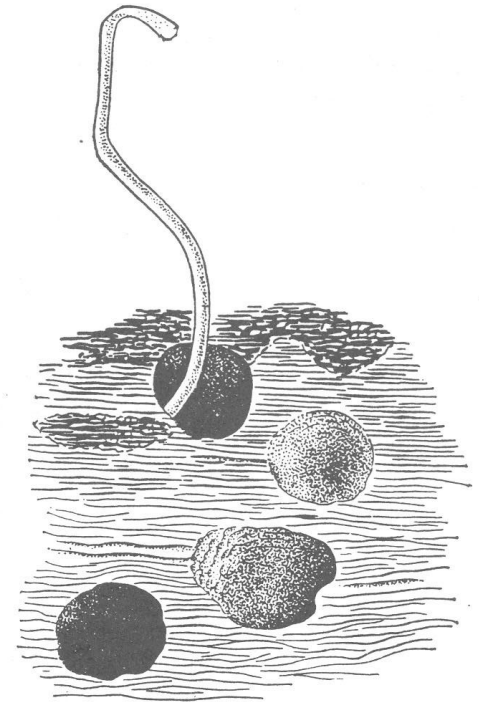


Рис. 156. Трубка *Sclerolinum* sp. у шматку деревини

КЛАС БЕЗВУЗДЕЧКОВІ (AFRENULATA, АБО VESTIMENTIFERA)

Безвуздечкові — досить великі погонофори, завдовжки до 1,5 м при діаметрі 1 см, що живуть на дні морів і океанів поблизу гідротермальних джерел та холодних виходів води, насиченої сірководнем або метаном (рис. 157). Перший вид — *Lamellibrachia barhami* — було описано в 1969 р. американським вченим Веббом, для якого він встановив новий

клас Afrenulata, віднісши всіх інших відомих на той час погонофор до класу Frenulata. Поки що відомо 15 видів вестиментифер.

Тіло безвездечкових, як і інших погонофор, складається з чотирьох відділів (рис. 158). На передньому з них міститься пара мускулястих виростів, направлених вперед і з'єднаних між собою кутикулярними перетинками, що утворюють так

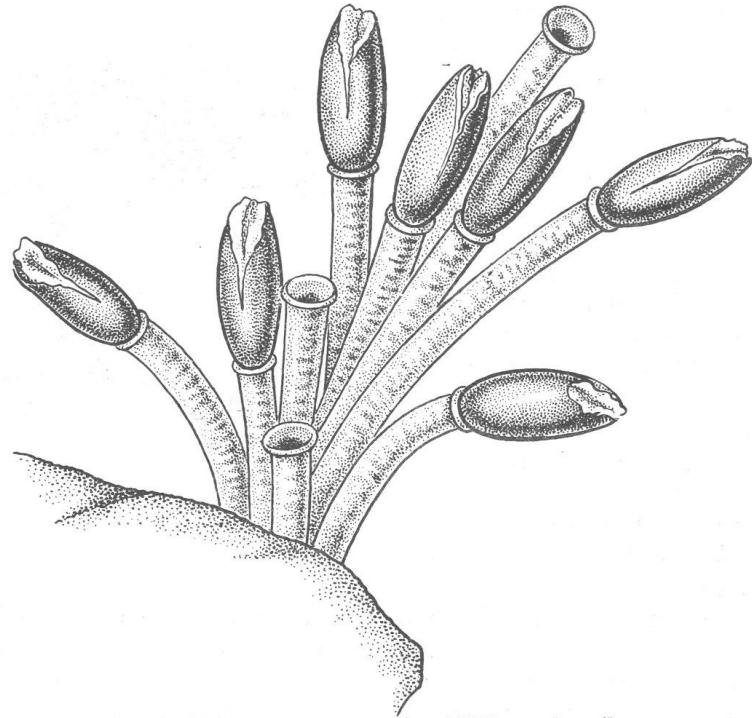
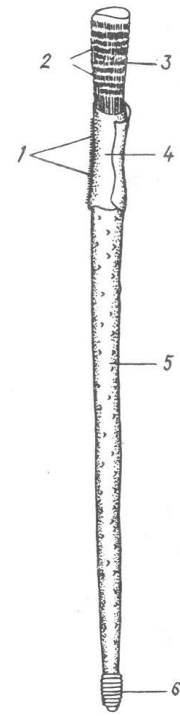


Рис. 157. Угрупування особин *Riftia pachyptila*

званий *абтуракул* (від латинського *aburgo* — затикати). На передньому кінці абтуракула розташована особлива кутикулярна кришечка, що закриває вхід у трубку, коли тварина ховається в ній. Обтуракул розвивається з личинкових щупалець, він має ціломічний канал з кровоносними судинами, які підтримуються мезентерієм і іннервуються тим самим нервом, що й щупальця. Відрізняються абтуракули від щупалець більшим розвитком сполучної тканини, відсутністю пінулу та війчастих клітин епідермісу. По боках від абтуракула розташовані численні (у *Riftia pachyptila* до 300) щупальцеві, або, як їх часто називають, *зяброві пластинки*, які складаються з сотень щупалець (*зябрових ниток*), щільно з'єднаних між собою кутикулою. Вільними лишаються лише їх передні кінці, на яких містяться пінули, які в безвездечкових є вип'ячуваннями стінки щупальця, наповненими кров'ю, що над-

Рис. 158. Схема будови тіла вестиментифери:

1 — війчаста смужка; 2 — щупальцеві пластинки; 3 — абтуракул; 4 — вестимент; 5, 6 — тулубний та хвостовий відділи



ходить сюди з кровоносних судин зябрових ниток. Щупальцева корона має яскраво-червоний колір через кров, що просвічує крізь покриви.

Другий відділ має два крилоподібних вирости тіла з сильно розвиненою мускулатурою, що загортаються на спинну сторону тварини, яка неначе загортає на собі покривало, тому цей відділ називають *вестиментом* (від лат. *vestimentum* — одяг, покривало). На черевній стороні другого відділу є широка війчаста смужка. Вездечки немає.

Третій, тулубний, відділ, який становить половину, а у великих *Riftia* до 80 % довжини тіла, не поділений на дві частини, як у вездечкових. Як і зовнішня сторона крилоподібних виростів другого відділу, його покриви вкриті бородавчастими залозами, які, можливо, секретують речовину трубки.

Четвертий, хвостовий, відділ, завдовжки 2—3 см складається з кількох десятків сегментів, відділених один від одного перетинками. Кожний із сегментів має поясок з дрібних зубчастих щетинок.

Основну частину тулубного відділу займає *трофосома* — *живляча залоза*, яка складається з численних трубочок, обплетених кровоносними судинами і повністю заповнених симбіотичними аутотрофними бактеріями, які окислюють сірководень або метан. Енергія, що при цьому звільнюється, використовується в процесі хемосинтезу органічних речовин із вуглекислоти при наявності високоактивних ферментів. Кров постійно приносить бактеріальним симбіотам кисень та сірководень (H_2S), і в кров надходять синтезовані бактеріями органічні речовини, які потрібні для живлення тканин і органів вестиментифери. Дослідження дрібних погонофор із класу Frenulata, зокрема родів *Siboglinum* та *Oligobranchia*, що живуть на звичайному морському дні, показали, що і в них у постанулярній частині тулуба є симбіотичні бактерії, які заповнюють клітини ціломічного епітелію між кровоносними судинами. Значну частину поживних речовин ці тварини також дістають за рахунок хемосинтезу симбіонтів.

Ембріональний розвиток безвездечкових не вивчено, відомо лише, що яйця в трубку не відкладаються. Спостереження за *Riftia pachyptila* в акваріумі показали, що яйця в неї

ВТОРИННОРОТІ (DEUTEROSTOMIA)

дрібні, але багаті на жовток. Яйця легші за воду і тому повільно спливають на її поверхню. Це дає змогу припустити, що яйця та личинки безвездечкових можуть розноситись течіями, що має важливе значення для тварин у разі виснаження термального джерела, біля якого вони живуть, а це відбувається не більше, ніж через 10 років. Молода осо-

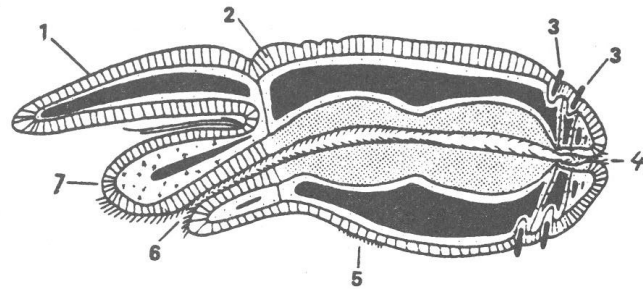


Рис. 159. Схема будови молодого вестиментифера на стадії двох шупалець:
1 — шупалець; 2 — епідерміс; 3 — щетинки; 4 — анус; 5 — черевна війчаста смужка; 6 — рот; 7 — головний вірсіт

бина (*Ridgeia* sp., *Oasisia alvinae*, *Riftia pachyptila*), яка тільки що осіла на дно, завдовжки 0,15 мм, відразу починає виділяти трубку, що спочатку має колбоподібну форму, а потім витягується. При довжині 0,25—0,30 мм вестиментифера має пару добре розвинених шупалець (рис. 159), а при довжині 5—6 мм вона вже може втягуватись у трубку і закривати її отвір кришечкою.

На ранніх стадіях розвитку вестиментифери мають травну систему: рот веде в лійку-глотку, за нею йде війчастий стравохід, який проходить крізь мозок і продовжується в середню кишку; остання переходить в об'ємну задню кишку. Саме середня кишка перетворюється на трофосому. Молоді особини поглинають через рот вільноживучих сірчаних бактерій, які в масі живуть біля сірчаних джерел. При попаданні в середню кишку їх поглинають фагоцити, але не перетравлюють їх, а переносять у складки кишечника, де фагоцити осідають, а сірчані бактерії, що стають симбіонтами, починають розмножуватись. Травна система функціонує ще досить довго — до формування кількох сотень шупалець, приносячи бактеріям кисень та сірководень або метан. Потім функція постачання переходить до кровоносної системи, а кишечник поступово зникає. Спочатку середня кишка відділяється від задньої, яка редукується і зникає разом із анусом. Пізніше втрачається зв'язок зі стравоходом, який деградує, але зберігається в дорослих особин у вигляді тонкого тяжа, що проходить крізь мозок. Вивчення вестиментифер тільки починається.

Вториннороті — це група типів тварин, для яких характерні спільні риси будови й розвитку і які суттєво відрізняються від типів тварин, що вже розглянуті нами. До вторинноротих належать такі типи: Напівхордові (*Hemichordata*), Голкошкірі (*Echinodermata*) та Хордові (*Chordata*). Деякі вчені до цієї групи відносять також типи Погонофори (*Pogonophora*) та Щетинкощелепні (*Chaetognatha*), але проти цього є чимало заперечень.

Вториннороті характеризуються комплексом ознак, більшість яких стосується ембріонального розвитку.

Дробіння яйця у вторинноротих радіальне, переважно недетерміноване. У результаті дробіння утворюється бластула, яка шляхом інвагінації перетворюється на двошарову гастралу. Бластопор гастрали не перетворюється на ротовий отвір, як у більшості безхребетних. На його місці виникає анальний отвір, а рот (*вторинний*) утворюється на черевній стороні протилежного (переднього) кінця тіла (явище вторинноротості, рис. 160).

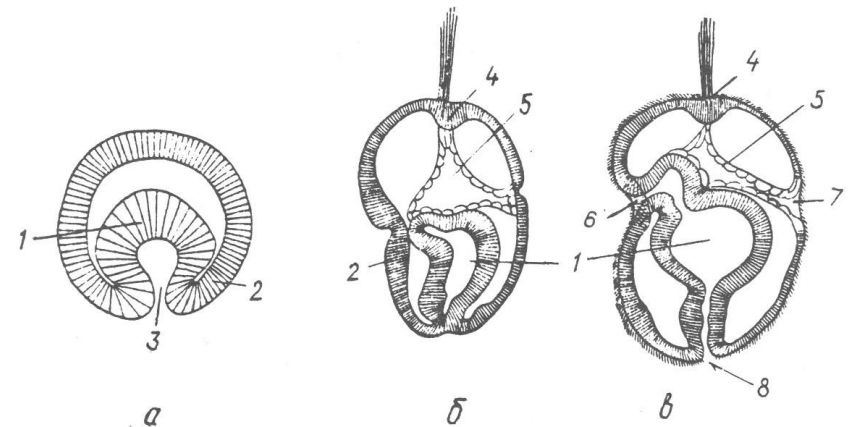


Рис. 160. Особливості ембріонального розвитку вторинноротих:
а — гастрала; б—в — послідовні стадії утворення вторинного рота у *Balanoglossus* (тип *Hemichordata*); 1 — зачаток кишечника; 2 — ектодерма; 3 — бластопор; 4 — тім'яна пластинка; 5 — целом I; 6 — вторинний рот; 7 — пора целома; 8 — анус

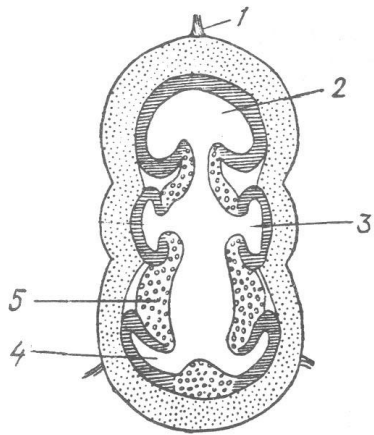


Рис. 161. Утворення целома у *Saccoglossus kowalevskii*:

1 — тім'яна пластинка; 2, 3, 4 — целоми I, II та III відповідно; 5 — ентодерма кишечника

яких ліві розвинені більше, ніж праві. Найкраще тримірність целома виражена в напівхордових; у хордових розвивається переважно остання, третя, пара целомів; у голкошкірих целоми зазнають найбільшої перебудови, їх тримірність властива тільки личинкам, а в дорослих тварин із целомів утворюється ряд органів.

Характерною личинкою вторинноротих є *диплеврула* — білатеральносиметрична планктонна личинка, яка має наскрізний кишечник із вторинним ротом, три пари целомічних мішків, тім'яну пластинку із зачатком мозку та звивистий *війчастий шнур*, що оперезує її тіло (див. с. 210). Диплеврула означає «двобока» личинка; ця назва підкреслює властиву їй білатеральну симетрію. Диплеврула характерна для напівхордових та голкошкірих; у хордових, внаслідок ембріонізації розвитку, її немає.

Шкіра вторинноротих складається з одношарового ектодермального епідермісу та мезодермального кутиса.

Скелет, якщо він є, внутрішній, хрящовий або вапняковий, мезодермального походження.

Нервова система вторинноротих має вигляд епітеліальних смужок, які в ряді випадків занурюються під епітелій, утворюючи *нервові трубки*; може залишатися й дифузне плетиво в епітелії. Мозок, якщо він є, вторинний; він утворюється як розширення переднього кінця нервової трубки, а не з тім'яної пластинки личинки.

Третій зародковий листок (мезодерма) виникає шляхом бічних випинань ентодермального кишечника — *ентероцельним способом* (рис. 161). Ці випинання спочатку мають вигляд трьох пар (перша може бути непарною) бічних кишень, які згодом відшнуровуються від кишечника і лягають по обидва його боки, перетворюючись на целомічні мішки, стінки яких є зачатками мезодерми дорослої тварини.

Отже, целом у вторинноротих тримірний; він складається з трьох пар (перша може бути злиною) целомічних мішків, з

ТИП НАПІВХОРДОВІ (HEMICHORDATA)

До цього типу належать виключно морські донні тварини, що не витримують щонайменшого опріснення. Більшість видів мешкає в теплих морях. Серед них є як поодинокі риючі форми, так і прикріплені сидячі організми, що утворюють своєрідні колонії. Описано близько 100 сучасних та більше тисячі викопних видів.

Напівхордові — білатеральносиметричні вториннороти целомічні тварини, тіло яких поділяється на три відділи: *хоботок*, *комірець* та *тулуб*. У кожному з відділів є свої целомічні мішки: непарний — в хоботку та парні — в комірці та тулубі. Порожнини хоботка та комірця зв'язані із зовнішнім середовищем целомодуктами, целомічні мішки тулуба замкнені.

Характерні ознаки напівхордових — наявність так званої *нотохорди* — невеликого сліпого пружного виросту ентодермальної глотки, що направлений уперед до хоботка і слугує опорою для нього, а також парних метамерних зябрових щілин, через які кишечник сполучається із зовнішнім середовищем.

Кишечник наскрізний, є добре розвинена кровоносна система з упорядкованим кровотоком, рух крові відбувається завдяки пульсації замкненого *перикардіального* мішечка. Нервова система представлена суцільним нервовим плетивом зі згущеннями нервових клітин у вигляді спинного та черевного тяжів.

Напівхордові роздільностатеві, статеві залози розвиваються в тулубному відділі. Запліднення зовнішнє.

До типу Hemichordata належать два класи: Кишководишні (Enteropneusta) та Крилозяброві (Pterobranchia).



КЛАС КИШКОВОДИШНІ (ENTEROPNEUSTA)

Кишководишні — вільнорухомі донні червоподібні тварини, що ведуть переважно риючий спосіб життя, їх довжина коливається від кількох сантиметрів до 2,5 м. Відомо близько 70 видів.

Тіло чітко поділене на три відділи. Хоботок має характерну жолудеподібну або більш витягнуту овальну форму; це —

мускулястий утвір, добре пристосований для риття. Основа хоботка звужена в тонку шийку, яку охоплює другий, також мускулястий відділ тіла — комірць, що піднімається над поверхнею тіла у вигляді валка; далі йде тулубний відділ, на який припадає 9/10 довжини тіла. Передня частина тулуба прорізана по боках двома рядами численних вузьких зябрових щілин (рис. 162).

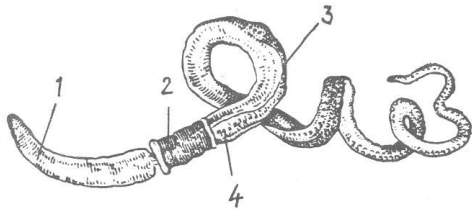


Рис. 162. Зовнішній вигляд *Saccoglossus kowalevskii*:

1 — хоботок; 2 — комірць; 3 — тулуб; 4 — зяброві щілини

Зовні тіло оточене товстим шаром слизу, який виробляється численними слизовими клітинами, яких особливо багато на хоботку та комірці. Тіло вкрите ніжним війчастим епітелієм із великою кількістю одноклітинних залоз та чутливих нервових клітин. Епітелій лежить на тонкій безструктурній базальній мембрані, під якою розташовані два шари м'язових волокон: кільцевий зовнішній та поздовжній внутрішній. Крім того, у кожному відділі тіла, крім шкірних м'язів, є добре розвинені спеціальні м'язи, наприклад м'язи глотки, м'язи, що згинають та розгинають хоботок тощо.

Зсередини поздовжні шкірні м'язи підстелені війчастим перитонеальним епітелієм целомічних мішків.

Порожнина целома хоботка сполучається із зовнішнім середовищем коротеньким каналцем з порою, що розташована на спинній стороні хоботка (зрідка буває два каналці). Такі самі каналці з порами мають кожний з двох целомічних мішків комірця; вони відкриваються в першу пару зябрових щілин. Через пору хоботка виводиться надлишок рідини, а через пори комірця відбувається наповнення його целомів водою та регулювання об'єму хоботка і його пружності, що необхідно при ритті нірок. Тулубні целоми із зовнішнім середовищем не сполучаються. У комірці та тулубі целомічні мішки з'єднуються над і під кишечником, утворюючи спинний та черевний мезентерії, проте обидва мезентерії в комірці та спинний у тулубі часто не суцільні, і тоді порожнини правого та лівого мішків сполучаються між собою.

Травна система починається ротовим отвором, що розташований на черевній стороні на межі першого та другого

відділів. Рот веде в коротку ентодермальну глотку, від спинної сторони якої на самому її початку в хоботок відходить сліпий виріст — нотохорда (рис. 163). У більшості видів вона має вузький просвіт, а стінки її складаються з одного шару великих вакуолізованих клітин. Рідше вона зберігає будову переднього відділу кишечника. У хоботку нотохорда доходить майже до його середини і міститься тут ближче до його черевної сторони. Між черевною стінкою хоботка та нотохордою розвивається хрящоподібна пластинка з двома виростами, що охоплюють з боків початок глотки. Разом із нотохордою ця пластинка стає опорною структурою для хоботка. Є різні думки щодо цього сліпого виросту. Спочатку визнавалося, що нотохорда є гомологом хорди хребетних тварин (звідси й назва типу), проте багато вчених вважають, що нотохорда — лише передротовий виріст

кишечника, який не має нічого спільного з хордою хордових тварин. На початку тулубного відділу глотка переходить у стравохід, бічні стінки якого пронизані двома рядами підковоподібних зябрових щілин (звідси назва класу). На черевній стороні стравоходу проходить поздовжній жолобок, або *ендостиль*. Частина клітин ендостилю залозисті, — вони секретують слиз, а частина має війки. Дрібні частинки їжі та ґрунту, що потрапляють у стравохід, склеюються слизом і передаються війчастими клітинами в середній відділ кишеч-

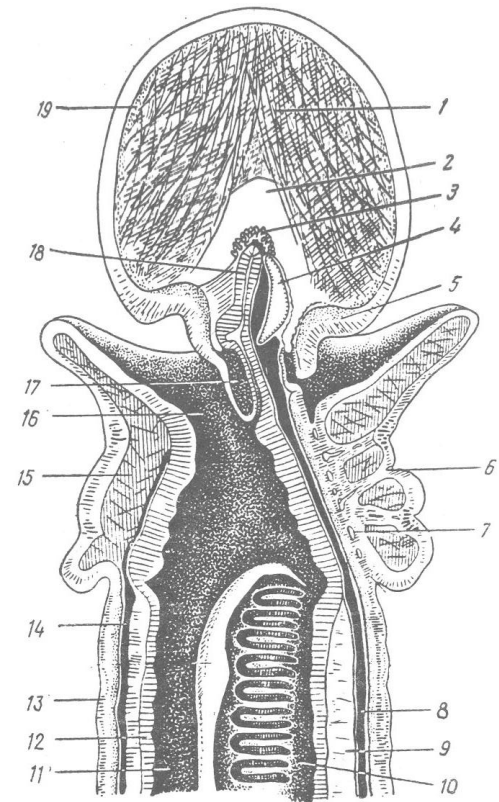


Рис. 163. Внутрішня будова *Saccoglossus kowalevskii* (бічний розріз через передній кінець тіла):

1 — поздовжні м'язи хоботка; 2 — його целом; 3 — гломерулюс; 4 — перикардій; 5 — кільцевий нервовий тяж комірця; 6 — тяжі, що з'єднують нервову трубку із шкірою спини; 7 — канал нервової трубки; 8 — спинна кровоносна судина; 9 — спинний мезентерій тулуба; 10, 11 — спинний зябровий та черевний кишковий відділи глотки; 12 — черевний мезентерій тулуба; 13 — черевний нервовий тяж; 14 — черевна кровоносна судина; 15 — комірцевий целом; 16 — ротова порожнина; 17 — скелетна пластинка; 18 — нотохорда; 19 — кільцеві м'язи хоботка

ника, де відбувається перетравлення та всмоктування їжі. Передня частина цього відділу, який часто називають печінковим, має на спинній стороні численні бічні кишеньки, в яких відбувається перетравлення їжі під дією ферментів, що продукуються клітинами цих виростів. Задня частина середньої кишки має вигляд простої трубки, яка недалеко від заднього кінця тіла переходить у коротку задню кишку, що відкривається назовні анальним отвором. Слід зазначити, що всі відділи травної системи, крім ротової порожнини, мають ентодермальне походження.

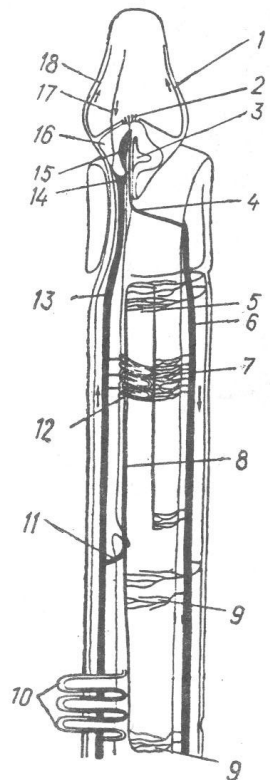


Рис. 164. Схема будови кровоносної системи *Valanoglossus*:

1 — черевна артерія хоботка; 2 — гломерулус; 3 — нотохорда; 4 — навколوجلоткова судина; 5 — капіляри стінки тіла; 6 — черевна поздовжня судина; 7 — капіляри черевної стінки глотки; 8 — бічна поздовжня судина; 9 — капіляри кишечника; 10 — печінкові вирости; 11 — судина, що з'єднує бічну та спинну поздовжні судини; 12 — зяброві судини; 13 — спинна поздовжня судина; 14 — її передній кінець; 15 — серцева лакуна; 16 — перикардій; 17, 18 — відповідно вена та артерія хоботка

Кишководишні — ґрунтоїдні тварини. Вони заковтують великі маси ґрунту, з якого добувають мікроскопічних тварин та водорості, рослинні та інші органічні рештки, якими живляться.

Звільнення крові від екскретів відбувається в судинах *гломерулуса* (див. далі), у стінках яких є фагоцитарні клітини. Вони наповнюються продуктами розпаду і виводяться разом із водою назовні через пору хоботка.

Кровоносна система кишководишних розвинена досить добре (рис. 164). У спинному мезентерії залягає спинна судина, по якій кров рухається ззаду наперед. На рівні стравоходу частина крові надходить по бічних приносних

судинах у лакуни в стінках зябрових щілин, де окиснюється. Потім окиснена кров через виносні судини знову потрапляє в спинну судину, яка в хоботку впадає в серцеву лакуну, що міститься між нотохордом та перикардієм, який лежить дорзальніше. *Перикардій* — замкнений мішечок, збудований із ціломічного епітелію та м'язів. Через нього кров не проходить, але завдяки його ритмічним скороченням проштовхується по двох навколوجلоткових судинах, що є в комірці, з

серцевої лакуни до черевної судини. По ній кров тече до заднього кінця тіла. Спереду від серцевої лакуни утворюється сітка дрібних судин (*гломерулус*), де, як вважають, відбувається звільнення крові від продуктів розпаду. З черевної судини через численні петлеподібні судини, що проходять у стінці тіла, навколо кишечника та інших внутрішніх органів, кров повертається спочатку в бічні кровоносні судини і далі — в спинну судину.

Дихання відбувається за допомогою зябрового апарату, що тісно пов'язаний з кишечником. Зяброві щілини, які пронизують стравохід (див. рис. 163), мають підковоподібну форму, їхні стінки підтримує складний скелет з вилоподібних паличок — місцевих потовщень базальної мембрани, що запобігає спаданню стінок. Кожна зяброва щілина утворена вип'ячуванням стінки стравоходу, яке підходить до бічної стінки тіла, де відкривається отвором назовні. Вода, що надходить у рот, проходить через зяброві щілини назовні, віддаючи кисень у кровоносні лакуни, які пронизують перетинки між щілинами. Така будова зябрового апарату не відома для інших безхребетних, і лише серед хордових вона набуває значного поширення.

Нервова система представлена суцільним субепітеліальним нервовим плетивом, що має два основних згущення у вигляді спинного та черевних поздовжніх тяжів; на початку комірця обидва тяжі з'єднуються кільцевим тяжем. Далі в комірці і хоботок переходить лише спинний тяж. Тулубні ділянки тяжів, а також комірцеве кільце розташовані поверхнево в епітелії. Спинний же стовбур комірця займає таке положення лише на молодих стадіях розвитку, пізніше він занурюється під шкіру спочатку у вигляді жолобка, а далі відділяється від шкіри, утворюючи товстостінну *нервову трубку*. У деяких видів у ній зберігається просвіт, але в більшості його немає. При переході в хоботок спинний стовбур поділяється на дві гілки, які охоплюють основу хобота. Через відсутність центрального відділу нервового апарату вважається, що нервова система кишководишних стоїть на низькому ступені розвитку.

Органів чуття немає, зовнішні подразнення сприймаються численними чутливими клітинами шкірного нервового сплетіння, серед яких виявлено й світлочутливі клітини. Відомо, що всі частини тіла кишководишних реагують на механічні подразнення та світло. При цьому тварина починає тікати, закопуватися в ґрунт тощо. Найсильніше на такі подразнення реагує хоботок.

Статевий диморфізм немає. Статеві залози в самиць і самців (їх буває понад 30) розташовані в середній частині тулуба вздовж кишечника. Кожна гонада відкривається назовні власною протокою. Запліднення здебільшого зовнішнє.

Дробіння яєць повне, майже рівномірне та, як правило, радіальне. У результаті ембріонального розвитку формується личинка, яка за будовою є типовою диплеврулою (див. с. 204). Спочатку вона має мішкоподібний кишечник, з його одного непарного та двох парних вип'ячувань виникають ціломічні мішки та мезодерма (ентероцельний спосіб утворення целома). Біля аборального полюса на майбутній черевній стороні утворюється вторинний рот, а на місці бластопора (первинний рот) виникає анус (явище вторинності, див. рис. 160).

Сформована личинка (рис. 165, а) має тім'яний орган у вигляді невеликої пластинки з пучком війок та парою простих вічок, а також два ріночки з великих війок — навколоротовий та навколорошицевий; останній утворює

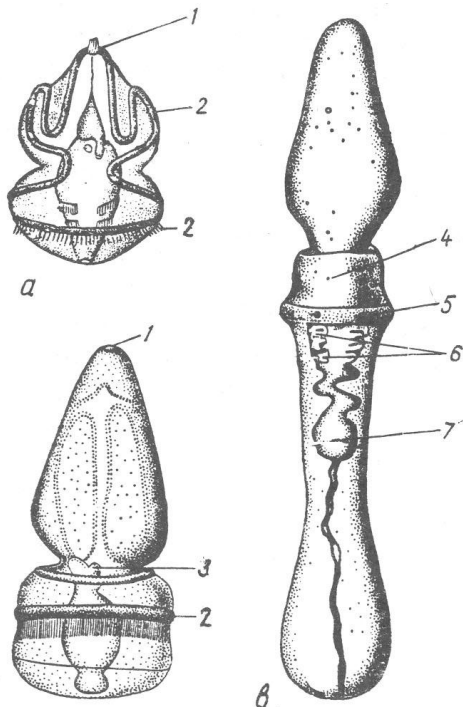


Рис. 165. Личинка кишководишних та її метаморфоз:

а — торнарія; б — початок метаморфозу; в — молода донна форма з трьома парами зябрових щілин; 1 — тім'яна пластинка; 2 — війчастий шнур; 3 — зяброва кишеня; 4 — комірець; 5 — комірцева пора; 6 — зяброві щілини; 7 — залишки війчастого епітелію

численні звивини. Личинка активно плаває у воді султанчиком догори, постійно обертаючись навколо своєї осі, через що вона й дістала назву *торнарії* (від лат. *torno* — свердлити). Вона активно живиться, заганяючи до рота їжу за допомогою війок. Через певний час торнарія опускається на дно, де остаточно перетворюється на дорослу особину. При цьому тіло личинки поділяється перетяжками на три відділи: два передніх ростуть порівняно слабо, а задній збільшується в багато разів і перетворюється на тулуб (рис. 165, б, в).

Серед кишководишних є один вид — *Balanoglossus prolifigans*, який здатний роз-

множуватись не тільки статевим, але й нестатевим способом. У результаті поперечного поділу тіла дорослої особини, у якій немає гонад, утворюються нові особини, які вже здатні до статевого розмноження. Чергування статевого і нестатевого поколінь відбувається постійно, тому в цьому разі слід говорити про справжній *метагенез*. Цікаво зазначити, що особини обох поколінь настільки різко відрізняються зовні, що їх приймали за два окремих види.

Для кишководишних характерний високий ступінь регенераційних процесів, що важливо при риючому способі життя та заковтуванні величезної кількості ґрунту з гострими частинками скелетів різних безхребетних. Цікаво, що невеличкий шматочок задньої частини тіла може в них добудувати все тіло, у той же час передня частина гине.

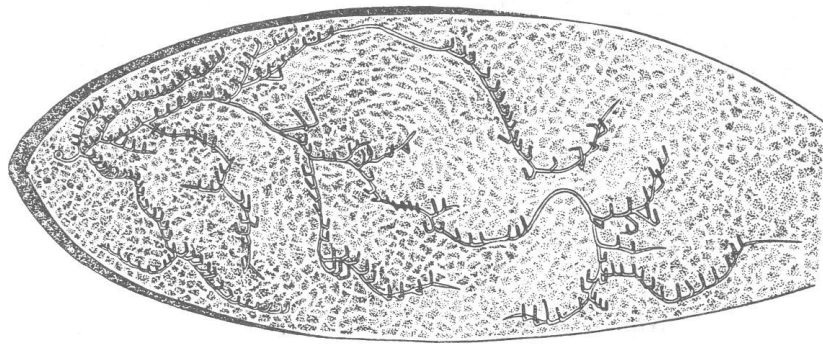
Кишководишні поширені в усіх морях Земної кулі, що мають нормальну солоність води, більшість з них трапляються в теплих морях у припливно-відпливній зоні або на мілководді в інших місцях. Одні риють в ґрунті непостійні ходи або постійні U-подібні нірки зі стінками, скріпленими слизом, інші мешкають на поверхні ґрунту, ховаючись під камінням, у порожніх черепашках молюсків, набитих піском, у заростях водоростей чи під корінням вищих рослин у прибережній смузі. Деякі види повзають по поверхні морського дна. Значно рідше кишководишних знаходять на великих глибинах, у тому числі й в глибоководних западинах.

КЛАС КРИЛОЗЯБРОВІ (PTEROBRANCHIA)

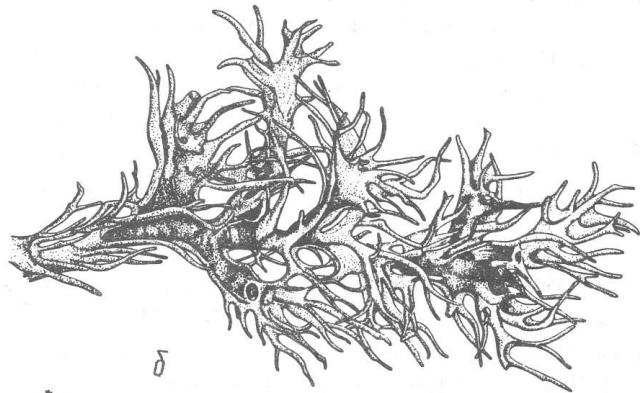
Крилозяброві — реліктова група морських тварин, що налічує близько 30 сучасних та близько 1000 вимерлих видів. Сучасні види об'єднують в три роди: *Atubaria*, *Cephalodiscus* та *Rhabdopleura*, і всі вони, за винятком *Atubaria heterolopha*, колоніальні тварини, що ведуть прикріплений спосіб життя.

Окрема особина крилозябрових має невеликі розміри, найбільший вид *Cephalodiscus densus* досягає 1,4 см, але більшість видів значно менші: від 0,2 до кількох міліметрів. Розміри колоній становлять, як правило, кілька сантиметрів, хоча є й такі, що досягають 25 см висоти при ширині 19 см.

Тіло дорослих крилозябрових, як і кишководишних, поділяється на три відділи (рис. 166). Хоботок, або головний щит, у них сплюснений, має непарну ціломічну порожнину, з'єднану із зовнішнім середовищем двома порами, на його черевній стороні містяться залози, що продукують хитиноподібну речовину, з якої будуються трубки, в яких живуть ці



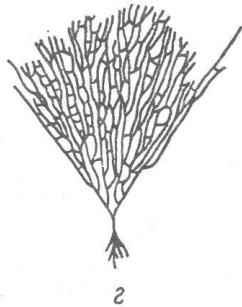
a



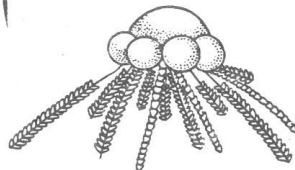
b



c



g



d

Рис. 166. Колонії крилозябрових:

a — *Rhabdopleura polmani* на черепашці молюска;
b — *Cephalodiscus inaequatus*; c—d — викопні
граптоліти: c — колонія *Monograptus*; g — за-
гальний вигляд колонії *Dictyonema*; d — плаваюча
колонія *Diplograptus*

тварини. Комірець, як і тулуб, має парний целом, від нього відходить одна або кілька (до 8) виростів-рук, в які заходить целомічна порожнина. Кожна рука має два ряди порожнистих щупалець, вкритих, як і все тіло й руки, війчастим епітелієм. Вкорочений тулуб закінчується стебельцем або ніжною різної довжини.

Покриви мають у цілому таку саму будову, як і в кишководишних, м'язова ж система втратила риси шкірно-м'язового мішка завдяки сидячому способу життя. У комірці є сильні м'язи рук, при скороченні яких руки втягуються в трубку (їх вип'ячування назовні відбувається при підвищенні тиску в целомах комірця при замкнених порах та скороченні м'язів його стінок), та м'язи глотки і два пучки потужних м'язів, що йдуть до головного щита і віялоподібно прикріплюються до його черевної стінки. Крім того, є поздовжні м'язи стінок тулуба та м'язи стебельця, які продовжуються по черевній стороні тулуба до комірця. При їх скороченні тварина втягується в трубку.

Травна система починається ротовим отвором, що міститься на межі між хоботком та комірцем на черевній стороні тіла, далі йде глотка (від її верхньої стінки відходить нотохорда, гомологічна такій у кишководишних, але коротша), що переходить у стравохід, а останній — в об'ємний мішкоподібний шлунок (рис. 167). Від шлунка відходить вузька кишка, яка робить петлю і відкривається на спинній стороні, майже на рівні рота. На відміну від кишководишних, у крилозябрових немає печінкових придатків, і їжа перетравлюється в шлунку.

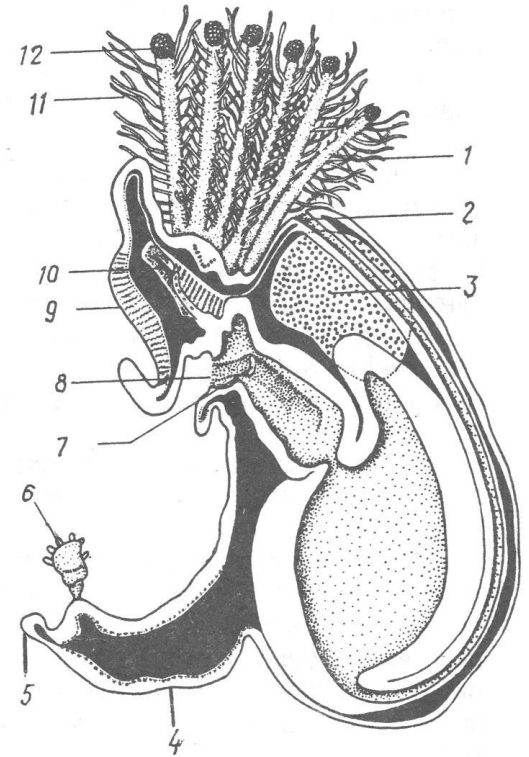


Рис. 167. Схема внутрішньої будови *Cephalodiscus*:

1 — руки; 2 — анальний отвір; 3 — яєчник; 4 — шлунок;
5 — початок брунькування; 6 — брунька; 7 — зяброва
щилина; 8 — рот; 9 — головний щиток, або хоботок; 10 —
серце; 11 — щупальця; 12 — залозисті кінці рук

Живляться крилозязброві пасивно: завдяки биттю всіх війок рук створюється потік води, який по війчастих борозенках, що йдуть по черевній стороні рук, приносить до рота діатомові водорості, радіолярії, дрібні личинки ракоподібних.

Пара зябрових щілин у стінці стравоходу є лише в представників двох родів: *Cephalodiscus* та *Atubaria*; в *Rhabdopleura* їх немає.

Кровоносна система крилозязбрових має в принципі таку саму будову, як і в кишководишних, проте вона більш спрощена, особливо в мікроскопічних колоніальних *Rhabdopleura*.

Процеси виділення в цих тварин досліджено недостатньо. Вважається, що головну роль відіграє гломерулус, у той час як через целомодукти комірця та хоботка регулюється тургор у цих відділах.

Дихання відбувається як всією поверхнею тіла (особливо інтенсивний газообмін у руках), так і в стінках зябрових щілин.

Нервова система складається з нервового шкірного плевтива з відокремленим на спинній стороні комірця спинним ганглієм, від якого відходять черевний та спинний нервові тяжі, що є згущенням нервових клітин. Вони з'єднуються навкологлотковими конективами. На відміну від кишководишних, спинний ганглій не занурений під епітелій. Від нього відходять також спинний тяж та два слабше розвинені вентральні нервові тяжі рук. Органів чуття немає.

Крилозязброві в переважній більшості роздільностатеві, є лише кілька гермафродитних видів. Мішкоподібні гонади (одна в *Rhabdopleura* та дві в *Cephalodiscus*) розташовані в передній частині целома тулуба і кожна відкривається назовні на спинній стороні власною коротенькою протокою. Статеве розмноження та розвиток крилозязбрових вивчено недостатньо.

Поряд із статевим, крилозязброві розмножуються і нестатевим способом — брунькуванням, утворюючи колонії.

Усі крилозязброві, крім вже згадуваної *Atubaria heterolopha*, яка живе здебільшого на колоніях гідроїдних поліпів і вільно повзає по них, утворюють колонії, в яких зооїди живуть у спільних будиночках, або *ценоціях*, збудованих ними із виділень залозистих клітин хоботка. Ценоцій складається з трубочок, базально з'єднаних між собою перемичками, розгалужених і простих (див. рис. 166), вертикально піднятих над субстратом або розстелених на ньому, кущоподібних тощо. Колонії можуть бути справжніми або несправжніми. У

справжніх колоніях (під *Rhabdopleura*) усі зооїди ценоцій з'єднані між собою єдиним *столоном* характерного чорного кольору. Столони, розгалужуючись, стелються по поверхні, а від них піднімаються вертикально трубчасті будиночки, або *теки*, окремих зооїдів. При утворенні нової особини брунькуванням відповідна частина стінки теки руйнується нею, і далі вона будує власну теку. Зооїди можуть рухатися всередині своїх трубочок і виставляти назовні головний щит і руки, які при необхідності миттєво втягуються в трубку завдяки скороченню стебельця. У несправжніх колоніях (під *Cephalodiscus*) зооїди можуть мати окремі теки, або вони живуть у спільних порожнинах, що відкриваються назовні багатьма отворами, прикріплюючись до стінок будиночків стебельцями. Тварини вільно рухаються в будиночку і можуть виповзати назовні і повзати по ценоцію.

Крилозязброві живуть на невеликих глибинах — від п'яти до 650 м, оселяючись на камінні, черепашках моллюсків та різних сидячих тваринах: гідроїдах, коралах, моховатках, губках тощо. Їх знайдено в холодних, теплих та тропічних частинах Світового океану, в тому числі й біля Антарктиди.

ВИКОПНІ КРИЛОЗЯЗБРОВІ

Представники сучасних крилозязбрових дуже рідко трапляються в палеонтологічному літописі: *Rhabdopleura* відомі з крейди, а *Cephalodiscus* — з ордовіка. Більшість вимерлих видів належить до викопних рядів, які до недавнього часу об'єднувались в особливий тип — Граптоліти (*Graptolitha*, рис. 166, в—д). Новітні дослідження показали, що граптоліти — штучна група, що включає різні таксони крилозязбрових.

Основна маса граптолітів відома, починаючи з середини кембрію до початку карбону. Відомі вони лише по скелетах, які складались з хітиноподібної речовини або задублених білків (склеропротеїнів). Колонії граптолітів, або *рабдосоми*, починались з особливої комірчини — *сікули* більш-менш конусоподібної форми. Гострим кінцем колонія прикріплювалась до субстрату, від розширеного відходила порожниста нитка, вздовж якої розвивались дочірні теки. Стінки теки мали два шари: внутрішній складався з поперечних платівок, з'єднаних зигзагоподібним швом (як у сучасних *Rhabdopleura*), а зовнішній — з платівок, розташованих вздовж поздовжньої осі тіла. Така будова забезпечувала міцність та гнучкість колонії.

Будова рабдосом була дуже різноманітна. Бентосні колонії могли мати нерозгалужену чи розгалужену форму, відомі зірчасті, спіральні, сітчасті та іншої форми колонії. Частина рабдосом прикріплювалася до плаваючих предметів, наприклад водоростей, утворюючи так званий псевдопланктон. Існували й справжні планктонні колонії, наприклад *Lagonographus*. У центрі планктонної колонії був розташований особливий утвір — плавальний пухир (*пневматофор*), який мав тоненьку стінку з хітиноїдної речовини і був, ймовірно, заповнений газом. В інших планктонних видів замість пневматофора був *поплавець* — плоский утвір із подвійними сітчастими стінками, натягнений між гілками рабдосоми. Вважають, що прикріплені граптоліти мешкали на невеликих глибинах поблизу берегів, де накопичувались відклади глини. У цих відкладах і знайдено більшість граптолітів.

ТИП ГОЛКОШКІРІ (ECHINODERMATA)

Голкошкірі — дуже своєрідний тип тваринного світу, що з'явився на Землі близько 580 млн років тому. Більша частина його видів уже вимерла (знайдено близько 13 тис. викопних видів), нині ж існують понад 6 тис. видів. Усі вони — виключно морські придонні тварини, що дуже чутливо реагують на опріснення. Вони трапляються в морях та океанах усіх широт Земної кулі від припливно-відпливної зони до максимальних глибин океанічних западин.

Голкошкірі, як правило, вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою симетрією та елементами білатеральної симетрії, у тілі яких розрізняють оральну, на якій розташований ротовий отвір, та протилежну аборальну сторони. Є всі підстави вважати, що радіальна симетрія є явищем вторинним, про що свідчать деякі викопні форми, двобічна симетрія личинок голкошкірих та будова ряду органів сучасних видів.

Зовнішня форма тіла голкошкірих досить оригінальна і набуває вигляду квітки, зірки, кулі, огірка тощо (рис. 168). Розміри коливаються здебільшого між 5 та 50 см, хоча відомі види й менші, і такі, що досягають кількох метрів.

Представники класів голкошкірих значно відрізняються один від одного, проте є ряд ознак, що властиві всім голкошкірим і чітко відособлюють їх від інших тварин.

Зовні голкошкірі вкриті одношаровим війчастим епітелієм (тільки у голотурій війок немає), в якому є багато залозистих клітин, що виділяють слиз, липкий та отруйний секрет. Тут є й пігментні клітини, які зумовлюють різ-

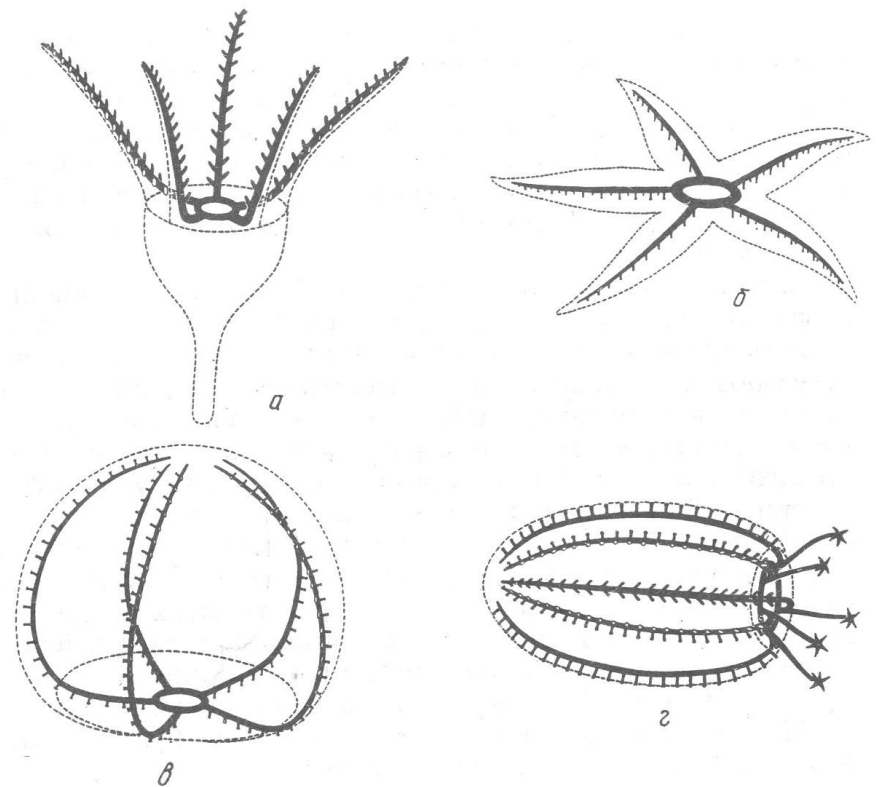


Рис. 168. Схема форми тіла голкошкірих:
а — морські лілеї; б — морські зірки; в — морські їжаки; г — голотурії

номанітність і красу забарвлення багатьох голкошкірих. Під епітелієм залягає добре розвинений сполучнотканинний шар (*кутис*) мезодермального походження, який зсередини підстелений перитонеальним епітелієм, що обмежує целом. У плазмі клітин зовнішнього шару кутиса закладається *внутрішній скелет*, у вигляді мікроскопічних *біокристалів*, що складаються переважно з кальциту та незначного доповнення органічної речовини. Біокристали ростуть, набувають певної форми і випадають з клітин. Тут вони з'єднуються між собою, утворюючи невеличкі пластинки різноманітної форми або, зливаючись краями, утворюють великі губчасті пластини. На їх поверхні можуть формуватись різні вирости: *голки* (звідки й назва типу), *шип*, особливі органи — *педицелярії* тощо. І прості, і модифіковані голки з'єднуються зі скелетом напівсферичними суглобними ямками, в яких легко рухаються.

Мускулатура в більшості голкошкірих розвинена слабо; вона міститься переважно у променях, де скелетні елементи з'єднуються між собою рухомо; оздоблені м'язами також

рухомі вирости тіла: амбулакральні ніжки, скелетні голки та педицеларії. Лише голотурії мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Усі м'язи голкошкірих гладенькі.

Голкошкірі — ціломічні тварини. Целом у них, як і в інших вторинноротих, закладається у вигляді трьох пар мішків; з них, крім загальної порожнини, утворюються канали амбулакральної та перигемальної систем, осьові синуси, ампула осьового органа, статевий тяж.

Загальна порожнина тіла досягає в голкошкірих значного розвитку, за винятком морських лілей, в яких через наявність великої кількості сполучнотканинних тяжів, та в офіур — через розвиток особливих ектодермальних міхурів-бурс, що вдаються в порожнину тіла, її об'єм значно зменшується. Целом встелений війчастим епітелієм, який вкриває також поверхню всіх внутрішніх органів, що містяться в целомі, і заповнений прозорою рідиною, близькою за складом до морської води, але з домішками білків. У цій рідині міститься також велика кількість (розрізняють 14 типів) клітинних елементів (*целоцитів*), які беруть участь у розподілі поживних речовин, диханні, виділенні, захисті організму від бактерій та паразитів. Відомо, що саме досліди з личинками морських зірок привели І.І. Мечнікова до створення теорії фагоцитозу.

Порожнина тіла виконує також механічну функцію опори для стінок тіла, позбавлених скелета.

Найхарактернішим для представників типу похідним целома є *амбулакральна система*. Це система тонкостінних каналів, наповнених рідиною. У типовому випадку амбулакральна система сполучається із зовнішнім середовищем через *мадрепорову пластинку*, що знаходиться на поверхні тіла. Крізь численні пори в мадрепоровій пластинці морська вода надходить через *ампулу в кам'янистий канал* (його стінки просякнуті карбонатом кальцію), який з'єднується з *кільцевим каналом*, що оточує біляральну частину кишкової трубки. Від кільцевого каналу відходять і закінчуються сліпо п'ять *радіальних каналів*. Від них попарно відходять бічні гілочки різної будови до мускулястих *амбулакральних ніжок*, або щупалець, що виходять назовні тіла. Стінки каналів складаються із джугитикового епітелію, сполучної тканини, м'язового шару та зовнішнього війчастого перитонеального епітелію. Деталі будови амбулакральної системи в представників різних таксонів варіюють.

Будова травної системи різна, і ми розглянемо її при вивченні кожного з класів голкошкірих.

Спеціальних органів виділення немає. Звільнення організму від продуктів обміну здійснюють амебоїдні клітини, які є в ціломічній рідині, а також кровоносній та амбулакральній

системах. Клітини, навантажені продуктами обміну, виводяться назовні крізь покриви тіла або відкладаються в сполучній тканині. Хімічну природу цих продуктів не досить вивчено, але відомо, що в голкошкірих до складу екскретів входять кератини та кератинін-сполуки, що характерні для хребетних тварин.

Характерною для голкошкірих є *перигемальна*, або *псевдогемальна система*, що розвивається з відокремлених ділянок загального целома, і всі її канали мають стінки, вистелені перитонеальним епітелієм. Ця система включає *кільцевий* навколоротовий канал, що лежить між кільцевим амбулакральним каналом та навколоротовим кільцем нервової системи, і п'ять *радіальних каналів*. Вона тісно пов'язана з кровоносною системою і частково або повністю оточує останню. Перигемальна система містить ту саму рідину, що й целом, але з дещо більшою кількістю білка. Ця система супроводжує нервову систему, підстелюючи нервові тяжі. Вважається, що вона виконує функцію постачання їм поживних речовин та захисту від деформації. Крім того, перигемальна система є опорою для кровоносної системи, яка не має власних стінок.

Кровоносна система голкошкірих характеризується досить примітивною організацією через відсутність спеціальної мускулатури та клапанів. Регулярної циркуляції рідини в кровоносній системі немає. Основу системи становлять *навколоротове лакунарне кільце*, п'ять *радіальних лакун*, лакуни осьового органа, кишечника та гонад. Лакуни залягають у сполучній тканині й не мають власних стінок. Лише спинна і черевна кровоносні судини кишечника голотурій та морських їжаків, які відходять від навколоротового кільця, мають характер кровоносних судин. У деталях будова кровоносної системи різна в представників різних класів. Рідина кровоносної системи за складом близька до ціломічної й амбулакральної. Основна функція кровоносної системи — це транспортування поживних речовин, і лише в голотурій вона виконує ще й функцію газообміну.

Спеціальні органи дихання в голкошкірих розвинені слабо. До них можна віднести передусім *водяні легені* голотурій, де відбувається інтенсивний газообмін, а також *шкірні зябра* морських їжаків і зірок. Дихальну функцію виконують тонкостінні мішкоподібні камери-бурси в офіур, про які згадувалось вище, амбулакральні ніжки та інші тонкостінні ділянки поверхні тіла. У диханні беруть участь окремі клітини, що є в ціломічній рідині й амбулакральній системі, які мають дихальні пігменти.

Нервова система голкошкірих досить своєрідна: відокремленого центрального ганглію (мозку) у них немає. До її

складу входять три відділи, або системи — *ектоневрально*, *гіпоневрально* та *апикальна* (іноді її називають *ендоневральною*, або *аборальною*), що різною мірою розвинені в представників різних класів.

Кожен із відділів складається з нервового кільця та радіальних нервових тяжів, число яких відповідає числу радіальних амбулакральних каналів. У всіх голкошкірих найкраще розвинена ектоневрально нервова система, що розташована найбільш поверхнево на оральній стороні тіла. У найпростішому випадку вона має вигляд дифузного підшкірного плетива зі згущеннями нервових клітин та їх відростків у вигляді кільцевого та радіальних тяжів. У глибині тіла розташована друга, гіпоневрально, система, що також представлена майже у всіх голкошкірих (за винятком морських їжаків, у яких вона значно редукована або її зовсім немає).

На аборальній стороні міститься апикальна система, що досягає значного розвитку в морських лілей. У представників інших класів голкошкірих вона більш-менш редукована або її зовсім немає. Основна функція ектоневральної нервової системи — чутлива, двох інших — локомоторна (регуляція рухів).

Особливістю розвитку нервової системи голкошкірих є утворення нервових клітин за рахунок екто-, мезо- та ентодермального епітелію. Ектоневрально нервова система має ектодермальне походження, гіпоневрально та апикальна — мезодермальне; крім того, нервове плетиво, що є в стінках кишечника — ентодермальне.

Голкошкірі дуже чутливі до зовнішніх подразнень, хоча складно збудованих органів чуття в них немає. Численні чутливі клітини, або їх більші чи менші угруповання на амбулакральних ніжках, ротових щупальцях, шкірі тощо, виконують функції органів дотику, нюху, смаку, зору.

Більшість голкошкірих — роздільностатеві тварини. Гонади розвиваються в тісному зв'язку з целомом. З одного із зачатків целома відходить *статевий синус*, в якому розвивається *статевий тяж*. Розростаючись, статевий синус утворює мішечки гонад, а статевий тяж — гонади. Мішечки зростаються зі стінками тіла, і тут виникають статеві отвори, які з'єднують гонади з оточуючим середовищем і слугують для виведення статевих клітин.

У голкошкірих, як правило, утворюється багато дрібних, бідних на жовток яєць, які викидаються у воду, де й відбувається їх запліднення. Розвиток яєць здебільшого проходить у воді, інколи яйця виношуються в особливих зародкових камерах (у офіур, голотурій та морських їжаків).

Дробіння яєць у голкошкірих повне, більш-менш рівномірне, радіального типу. У рідких випадках, при наявності в яйці великої кількості жовтка, дробіння наближається до поверхневого (наприклад, у морської лілей *Isometra vivipara*). З яйця в більшості голкошкірих виходить вільно плаваюча личинка бластула, вкрита джгутиками; на цьому ембріональний розвиток закінчується. Процеси гастрюляції та початок органогенезу проходять вже під час постембріонального розвитку.

Ще до початку гастрюляції з вегетативного полюса бластули в бластоцель виселяються клітини мезенхіми, з яких пізніше будується личинковий скелет. Гастрюла утворюється шляхом поєднання процесів імміграції та інвагінації; зачаток кишечника (*архентерон*) має вигляд вузького циліндричного впинання (рис. 169, а, б). Після гастрюляції бластопор зміщується на черевну сторону і перетворюється на анус, а ближче до анімального полюса личинки виникає впинання ектодерми, яке сполучається з передньою частиною ентодермального зачатка кишки, утворюючи ротовий отвір (вторинний рот, рис. 169, в, г).

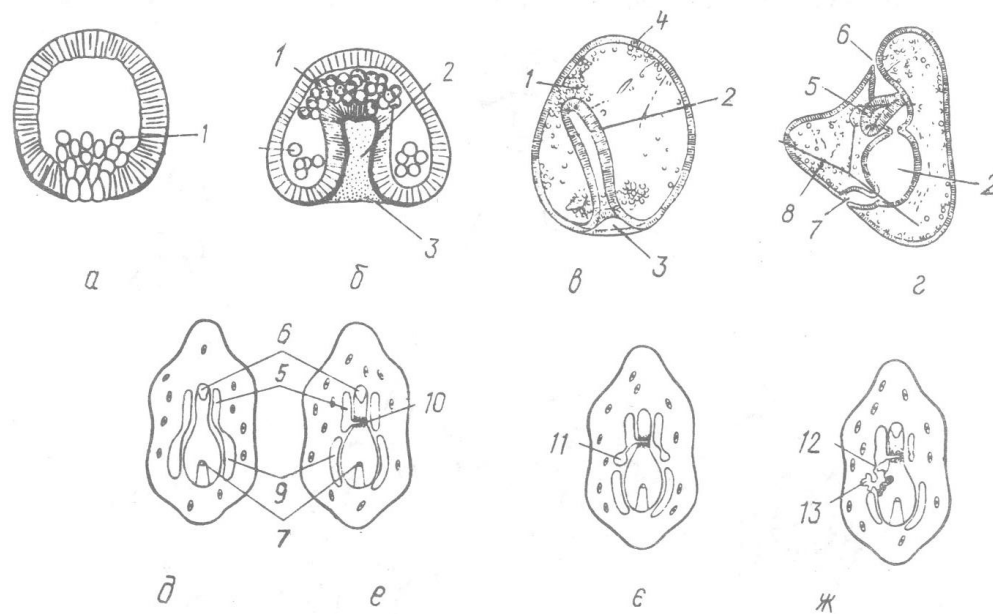


Рис. 169. Особливості ембріонального та постембріонального розвитку голкошкірих:

а — імміграція клітин мезенхіми в порожнину бластули; б — гастрюла; в—г — утворення рота і ануса; д—ж — послідовні стадії розвитку целома; 1 — клітини личинкової мезенхіми; 2 — зачаток кишечника; 3 — бластопор; 4 — ектодерма; 5 — зачаток передніх целомів; 6 — рот; 7 — анус; 8 — голка личинкового скелета; 9 — зачаток задніх целомів; 10 — поровий канал; 11 — відокремлення середніх целомів; 12 — зачаток кам'янистого каналу; 13 — перетворення лівого середнього целома в кільце амбулакральної системи

Целом утворюється ентоцерально: верхня стінка архентерона утворює вип'ячування, яке відшнуровується у формі замкненого целомічного мішка. Потім цей первинний целомічний мішок поділяється на правий та лівий целоми, кожен з яких, у свою чергу, ділиться на три частини. У результаті в личинки утворюються три пари целоми: перші (I) — на анімальному полюсі, другі (II) — посередині та треті (III) — біля вегетативного полюса (рис. 170). І лівий (рідше обидва) відкривається назовні порою. І та II целоми лівої сторони сполучаються між собою. Обидва III целоми, розростаючись, перетворюються на загальну порожнину тіла дорослої тварини; I та II праві целоми не розвиваються. Із I лівого целома утворюється частина осьового синуса та перигемальна система, а також мадрепорова пластинка, яка сполучає його із зовнішнім середовищем. II лівий целом (*гідроцель*) є зачатком амбулакральної системи, а канал, який сполучає I та II целоми, стає *кам'янистим каналом*.

Шкірні покриви навколо ротового отвору личинки дещо вдавлюються, утворюючи навколоротову западину, оторочену війчастим шнуром, який забезпечує личинці живлення і виконує локомоторну функцію. На цій стадії личинка називається *диплеврулою*, чим підкреслюється білатеральносиметричний план її будови.

Потім починається ускладнення контурів навколоротової западини: по її краю з'являються лопаті або довгі вирости (руки), оторочені війчастим шнуром. Шляхом ускладнення будови диплеврули виникають личинки, характерні для різних класів голкошкірих (рис. 170). Детальніше будову цих личинок та перетворення їх на дорослих тварин буде розглянуто при описі відповідних класів.

Поряд зі статевим відомі випадки нестатевого розмноження, коли тіло морських зірок, офіур та деяких голотурій поділяється навпіл або на кілька частин. Кожна з частин потім відновлює ділянки тіла, яких бракує. Для голкошкірих вельми характерне явище регенерації. Рятуючись від ворогів, деякі голкошкірі відкидають частини тіла, нутрощі, а іноді й розпадаються на частини, після чого недостаючі частини тіла регенерують.

Тип Голкошкірі поділяється на п'ять класів, що об'єднані в три підтипи.



ПІДТИП СТЕБЕЛЬЦЕВІ, або ПРИКРІПЛЕНІ (CRINOZOA)

До цього підтипу належать голкошкірі, які постійно або тимчасово ведуть нерухомий спосіб життя, прикріплюючись до субстрату стебельцем або безпосередньо нижньою (аборальною) стороною тіла. Оральною стороною вони звернені догори, і на ній розташовані рот та анальний отвір. До цього підтипу належить лише один клас.

КЛАС МОРСЬКІ ЛІЛЕЇ (CRINOIDEA)

Відомо близько 4 тис. викопних видів та більше 620 сучасних, що поширені переважно в тропічних районах Індій-

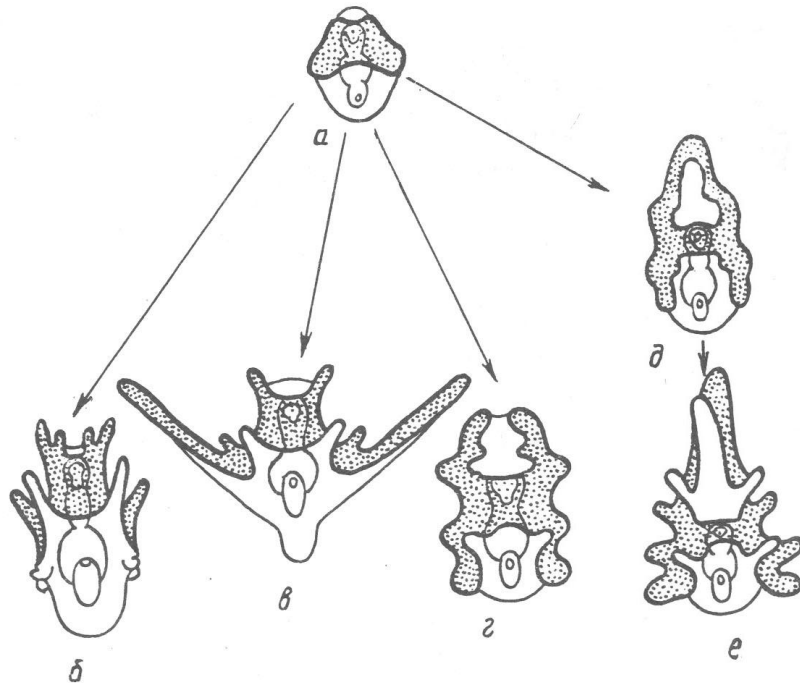


Рис. 170. Схема утворення типових личинкових форм у голкошкірих: а — диплеврула; б — ехіноплутеус; в — офіоплутеус; г — аурикулярія; д, е — біпінарія та брахіоларія

ського та Тихого океанів, хоча трапляються і у водах Антарктики та Арктики. Розміри морських лілей коливаються від кількох сантиметрів до 2,5 м. Назва класу пов'язана з подібністю цих тварин до квіток, що підкреслюється ще й їх яскравим забарвленням. Частина лілей усе своє життя прикріплені до субстрату або можуть відриватись від нього на

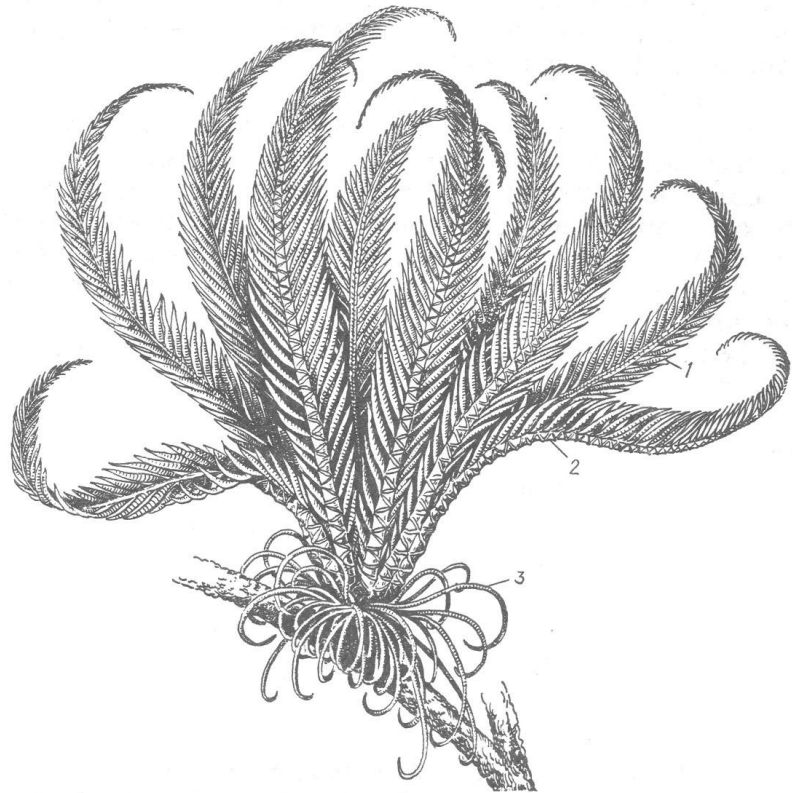


Рис. 171. *Heliometra glacialis*:
1 — пінули; 2 — промені, або руки; 3 — цирі

деякий час, пересуваючись на невелику відстань. Інші ведуть вільний спосіб життя. Вони плавають або повзають, тримаючи ротову поверхню завжди догори; періодично вони зупиняються й прикріплюються до субстрату (рис. 171).

Тіло морських лілей складається з невеликого, більш-менш келихоподібного тулуба, від якого відходять п'ять довгих променів, або рук, які при своїй основі роздвоюються, тобто їх стає десять, але здебільшого руки багаторазово галузяться, і їх кількість може досягати 200.

Одношаровий епітеліальний покрив є лише в молодих особин, у дорослих усі зовнішні скелетні пластинки оголені.

Під епітелієм на безскелетних ділянках залягає сполучна тканина.

На оральній плоскій стороні тулуба лише в деяких молодих особин та в кількох видів протягом всього життя є великі скелетні пластини, проте, як правило, скелет оральної сторони недорозвинений і представлений дрібними вапняковими склеритами.

Аборальна келихоподібна сторона вкрита суцільним панцирем, утвореним нижньою центральною пластиною (часто вона має напівсферичну форму) та двома-трьома віночками з п'яти скелетних пластинок, частина яких займає радіальне, частина — інтєррадіальне положення. У деяких морських лілей скелет аборальної сторони значно редукується, внаслідок чого змінюється і форма тулуба, і він стає майже дископодібним. У деяких лілей функцію скелета аборальної сторони тулуба виконують хребці рук (див. далі).

У більшості видів, що ведуть прикріплений спосіб життя, від аборальної сторони тіла відходить стебельце, що складається з вапнякових члеників циліндричної чи дископодібної форми, зв'язаних м'язовими волокнами, що забезпечує рухливість стебельця. Довжина стебельця в сучасних видів — 75—90 см, а у викопних форм вона досягала 21 м. Верхній членик стебельця звичайно зростається з центральною пластинкою аборальної сторони тулуба, утворюючи дно келиха.

До субстрату морські лілей прикріплюються по-різному. В одних видів для прикріплення слугує кінцевий членик стебельця, який розширюється у вигляді диска, гачка тощо, в інших є численні тонкі вирости, корінці, у третіх — рухомі вусики (цирі), які можуть бути й на інших члениках стебельця.

Вусики є і в безстебельчастих морських лілей. Вони розташовані на центральній аборальній пластинці скелета, що має спеціальні ямки для їх прикріплення (рис. 172). Через отвори на дні ямок до цир проходять нерви. За допомогою численних цир (їх може бути до 100) з кігтикками на кінці безстебельчасті лілей тимчасово чіпляються за ґрунт.

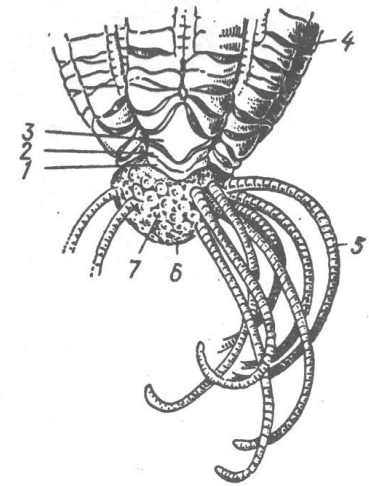


Рис. 172. Будова нижньої частини тіла морської лілей:
1 — радіальна пластинка; 2, 3 — перший та другий членики руки; 4 — руки; 5 — цирі; 6 — центральна пластинка; 7 — ямки для прикріплення цир

Руки морських лілей мають добре розвинений скелет, що складається з окремих циліндричних члеників, або *хребців*, які називають також *брахіальними пластинками*, та невелику м'яку частину, в якій проходять деякі внутрішні органи (рис. 173). Перший хребець кожної руки зростається з пластинками аборальної частини скелета тулуба, а другий з'єднується з ним через дві суглобні ямки, і ще кілька хребців тісно прилягають до нього. Далі починається вільнорухлива частина руки.

Членики рук з'єднуються між собою еластичними тяжами та м'язовими волокнами, що забезпечує їх надзвичайну гнуч-

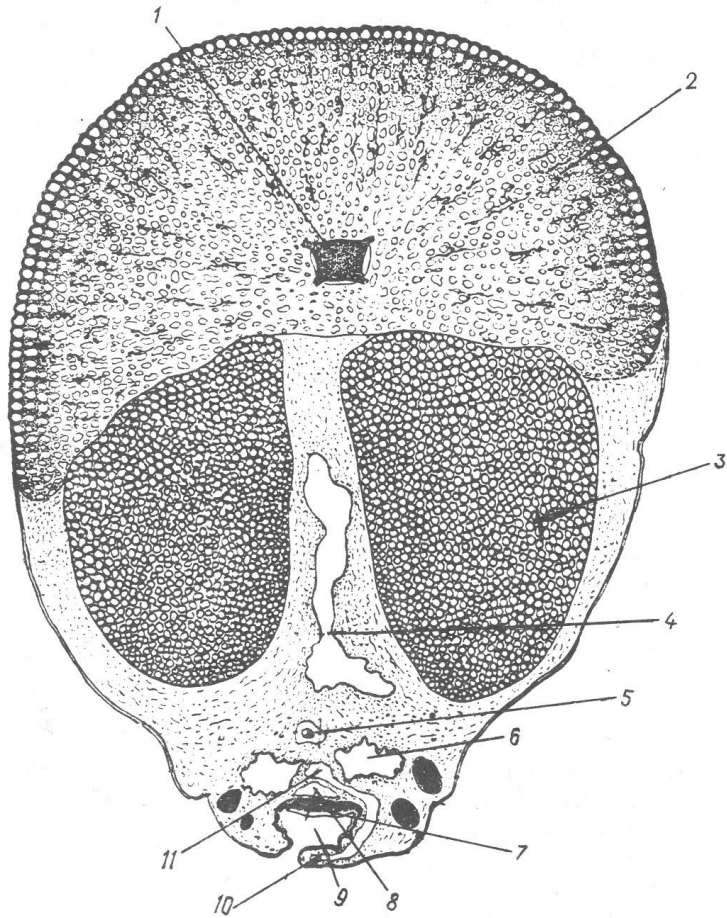


Рис. 173. Поперечний розріз через руку *Heliometra glacialis*:

1 — брахіальний стовбур апікальної нервової системи; 2 — товща хребця; 3 — інтербрахіальні м'язи; 4 — оральний синус целома; 5 — радіальний канал амбулакральної системи; 6 — бічний каналець амбулакральної системи; 7 — амбулакральний жолобок; 8 — радіальний перигемальний канал; 9 — ектоневральна нервова система; 10 — генітальний синус; 11 — аборальний синус целома

кість та рухливість. Проте в деяких місцях з'єднання члеників відбувається без м'язів, і саме по межі таких члеників дуже часто має місце *автономія* (мимовільне відокремлення частини тіла). У центрі кожного хребця рук є отвір, через який проходить *брахіальний стовбур* апікальної нервової системи. Майже до кожного хребця то справа, то зліва причленовані бічні гілочки — *пінули*, які мають таку саму будову, як і руки. На внутрішній стороні хребців та їх розгалужень, включаючи пінули, є різною мірою розвинене заглиблення, по якому проходить радіальна амбулакральна борозенка, вкрита війчастим епітелієм.

За допомогою рук вільноживучі морські лілеї можуть досить вправно повзати або плавати. Крім того, руки утворюють досконалий ловецький апарат, що забезпечує лілей їжею.

Мускулатура розвинена слабо. М'язи є лише в руках (між члениками рук, у пінулах та амбулакральних щупальцях), а також між члениками стебельця та цир.

Порожнина тіла дорослих тварин у значній частині заповнена сіткою сполучнотканинних перекладин, що вистелені

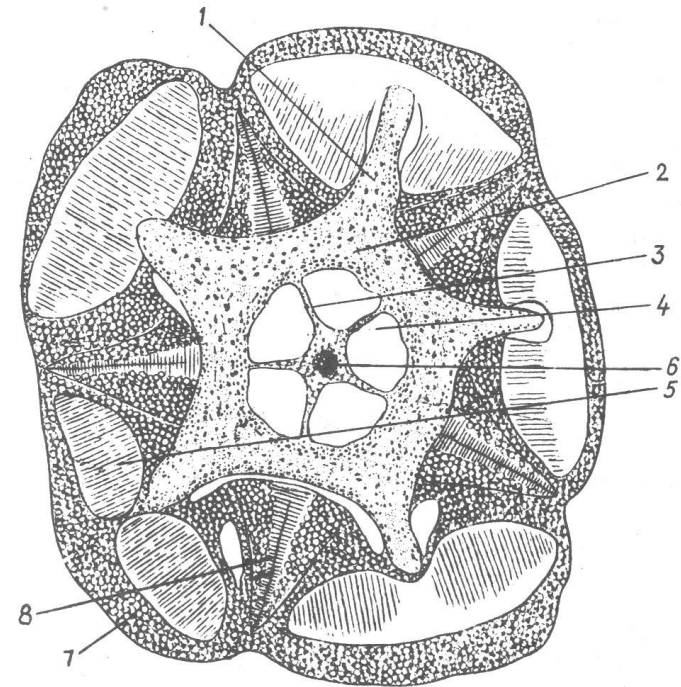


Рис. 174. Горизонтальний розріз келиха морської лілеї:

1 — радіальний нервовий стовбур; 2 — центральна нервова капсула; 3 — перетинка п'ятикамерного синуса; 4 — його камера; 5 — м'язи; 6 — осьовий орган; 7, 8 — відповідно центральна та радіальна пластинки аборального скелета

целомічним епітелієм, завдяки чому целом стає губчастим. Вільні ділянки целома зберігаються поблизу оральної сторони тіла, де він заходить і в руки, та в нижній частині келиха біля центральної пластинки, де целомічна порожнина поділяється перетинками на п'ять камер і тому називається *п'ятикамерним органом* (рис. 174). Целом з келиха продовжується в стебельце та цирі. У центральній частині тулуба знаходиться осьовий целомічний синус, в якому міститься губчаста частина так званого *осьового органа*, який починається у вигляді суцільного тяжа в п'ятикамерному органі.

Амбулакральна система складається з навколоротового кільця та п'яти радіальних каналів, що розгалужуються відповідно до розгалуження рук, включаючи пінули. Від цих каналів відходять бічні каналці, які входять у два ряди *амбулакральних щупалець*, що містяться на оральній стороні променів та пінул. Щупальця не мають присосків і слугують як органи дихання й дотику. Від кільцевого каналу відходять кам'янисті канали — від п'яти до 150 в окремих видів. Вільними кінцями вони відкриваються в порожнину тіла. Мадрепоровій пластинці повною мірою відповідає вся оральна сторона тіла морських лілей, пронизана численними так званими *водяними порами*, які з'єднують целом з оточуючою тварину водою. Рух амбулакральних щупалець зумовлений дією м'язів та тиском целомічної рідини.

Травна система починається ротовим отвором, який в одних видів займає на оральному диску (рис. 175) центральне положення, в інших — зсунутий дещо вбік. Рот веде в стравохід, який продовжується в довгий ентодермальний кишечник, вкритий війчастим епітелієм; він спочатку прямує до дна аборальної сторони тіла, потім утворює від однієї (у видів з центральним положенням ротового отвору) до чотирьох петель і повертає до оральної сторони, де через коротеньку задню кишку відкривається анальним отвором на невеликому горбку, розташованому в одному з інтеррадіусів.

Морські лілеї живляться численними мікроскопічними тваринними та рослинними організмами, а також частинками детриту. Через густу сітку щупалець на амбулакральних борознах рук їжа відфільтровується з води і спрямовується потоком води, який створюється завдяки швидким обертальним рухам щупалець та биттю війок, по борозенках до ротового отвору. У деяких досліджених у лабораторії видів, зокрема в північноатлантичного виду *Antenodon pestatus*, харчові частинки при цьому обволікались слизом, що виділяють слизові клітини.

Перигемальна система недорозвинена; вона представлена п'ятьма тонкими радіальними каналами, що тягнуться вздовж

рук під радіальними каналами амбулакральної системи. Як біля основи рук, так і на їх кінцях, ці канали закінчуються сліпо.

Кровоносна система складається з навколоротового плевтива лакун, які переходять у лакуні стінок кишечника та

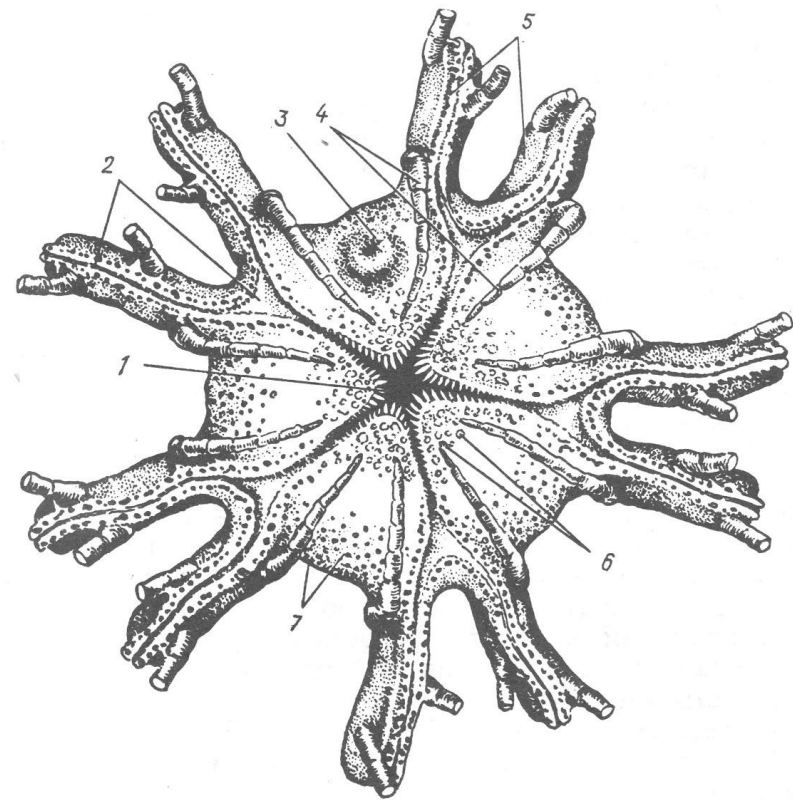


Рис. 175. Оральний диск *Heliometra glacialis*:

1 — ротовий отвір, оточений папілами; 2 — амбулакральні борозенки; 3 — анальний горбок; 4 — перша пара пінул; 5 — руки; 6 — рудиментарні пластинки орального скелета; 7 — водяні пори

осьового целомічного синуса. Від навколоротового кільця відходять також радіальні лакуні, що містяться в стінках статевого тяжа рук та пінул (див. далі).

Дихання в морських лілей відбувається через вільні від скелета ділянки шкіри та амбулакральні щупальця.

Нервова система морських лілей характеризується сильним розвитком її апікальної частини, яка складається зі скупчення нервових клітин (центральної нервової капсули), що містяться всередині п'ятикамерного органа, та п'яти ра-

дальних нервів, що пронизують всі членики рук та пінули. Ця система керує життєво важливими рухами рук лілій.

Ектоневральна частина нервової системи складається з навколوجلоткового кільцевого та п'ятох радіальних нервових тяжів, що йдуть вздовж амбулакральних борозенок рук. Таку саму будову має гіпонеуральна нервова система, що розташована глибше ектоневральної. Розвинені ці системи слабше, ніж апікальна. Існує думка, що з ними пов'язані лише чутливі клітини, які у великій кількості містяться в шкірному епітелії та є хемо- та фоторецепторами.

Усі морські лілеї роздільностатеві, але статевого диморфізму в них немає. Гонади формуються в руках. Від орального кінця згадуваного осевого органа починається статевий столон, від якого в руки направлені п'ять статевих тяжів, які галузяться відповідно до галузження рук. Кінцеві гілочки заходять у пінули, де перетворюються в сліпо замкнені мішечки, в яких розвиваються статеві клітини. Вихід чоловічих статевих продуктів із пінул назовні відбувається через особливі пори, а жіночих — через розриви стінок пінул. У багатьох видів спочатку викидається у воду сперма, що стимулює в жіночих особин виділення яйцеклітин.

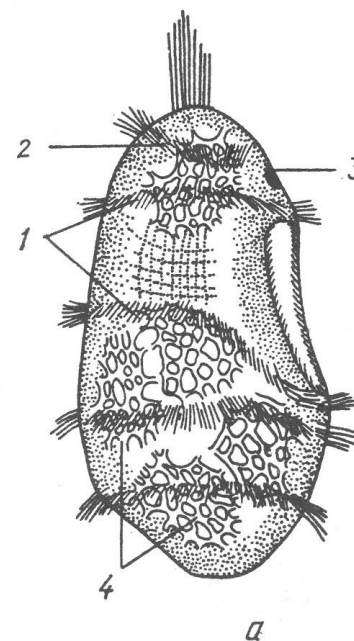
Запліднення здебільшого зовнішнє. Якщо ж запліднення внутрішнє, то сперматозоїди активно проникають у тіло жіночої особини. Із заплідненого яйця розвивається мішкоподібна личинка — *доліолярія*, яка не має ні ротового, ні анального отворів, з тім'яною китицею війок та п'ятьма війчастими поясками (рис. 176, а); протягом двох-трьох днів вона веде планктонне існування, а потім осідає на дно і прикріплюється переднім кінцем до субстрату або якогось твердого предмета, а інколи — до тіла своїх батьків.

Тіло личинки починає видовжуватись і поділяється на стебельце та келихоподібний тулуб, на вершині якого проривається ротовий отвір; війчасті кільця й тім'яна китиця руйнуються. У мезодермі келиха та стебельця закладаються скелетні пластинки. Ця стадія називається *пентакринусовою* через подібність до стебельчастих лілей з роду *Pentacrinus*. По краях келиха з'являються вип'ячування, які перетворюються на руки (рис. 176, б).

Подальший розвиток у прикріплених і неприкріплених форм відбувається по-різному. У перших утворюються все нові й нові членики стебельця, розвиваються цирі та додаткові відгалуження, якими стебельце міцно з'єднується з субстратом. У других через кілька місяців прикріпленого життя келих мимовільно відламується, і лілея переходить до вільного способу життя.

Рис. 176. Личинки морської лілеї *Ap-tedon rosacea* — доліолярія (а) та пентакринус (б):

1 — суцільні війчасті смужки; 2 — напівкільцева передня війчаста смужка; 3 — прикріпна ямка; 4 — скелетні пластинки



Усі сучасні морські лілеї належать до підкласу Членисті морські лілеї (*Articulata*), що включає чотири ряди.

Клас	Підклас	Ряд
Crinoidea	Articulata	Isocrinida
		Millerocrinida
		Cyrtocrinida
		Comatulida

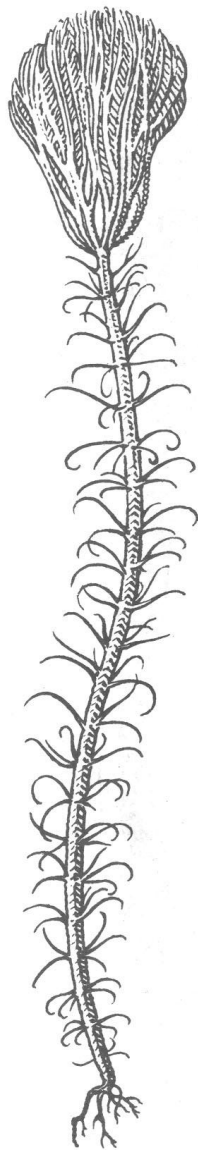
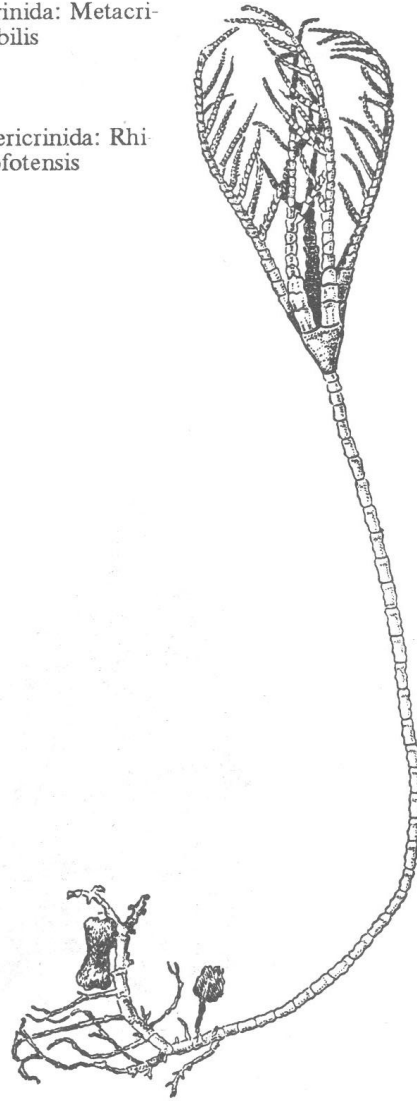


Рис. 177. Ряд Isocrinida: Metacrinus nobilis

Рис. 178. Ряд Millericrinida: Rhizocrinus lofotensis



Перші три ряди, до яких належать лише близько 80 видів, об'єднують прикріплені морських лілей, четвертий, найчисленніший, ряд — неприкріплених.

Ряд Ізокриніди (Isocrinida). До цього ряду належать види з довгим мотузкоподібним стебельцем, на якому на всьому протязі розташовані віночки цир, по п'ять у кожному кільці (рис. 177). Руки відносно тулуба досить довгі, розгалужені. Скелет аборальної частини тулуба включає і бранхіальні пластинки рук. На оральній стороні він представлений чис-

леними дрібними склеритами, їх згущення у вигляді покривних пластинок вздовж харчових борозенок майже закривають останні.

Більшість видів цього ряду належать до роду *Metacrinus*, наприклад, тихоокеанський вид *M. suborbis* з довжиною тіла до 19 см, а стебельця — до 1,5 м при товщині 0,8 см, що живе на глибині 200—300 м, або *M. nobilis*, що має майже біле стебельце та жовтувату або червоно-оранжеву крону і трапляється в морях Індо-Малайської області на глибині близько 250 м.

Ряд Мілерікриніди (Millericrinida). Представники цього ряду відрізняються від ізокринід меншими розмірами та відсутністю цир на стебельці, які можуть бути лише при його основі й слугувати для прикріплення до субстрату. Один з найвідоміших видів цього ряду — *Rhizocrinus lofotensis* (рис. 178) — дуже поширений в Атлантиці на глибині від 140 до 4000 м. Це невеликий вид, що разом зі стебельцем досягає 8—10 см. Він має п'яти-, а іноді чотири- і семипроменевий келих. Його промені не галузяться, але вкриті міцними пінулами. Північноатлантичний вид *Bathyscrinus carpenteri* значно більший за розмірами; довжина його стебельця — 27 см, рук — 3 см; стебельце закінчується кількома грубими корінцями, якими тварина прикріплюється до субстрату.

Ряд Циртокриніди (Cyrtocrinida). Представники цього ряду значно відрізняються від інших стебельчастих, і передусім формою тіла та рук. Існує думка, що їх будова найближча до предкових форм. Так, у глибоководного виду *Neoscrinus bathelanus*, що живе на глибині 3000—5000 м в південній частині Тихого океану і досягає 15 см довжини, тулубний келих (рис. 179) порівняно з іншими стебельчастими лілями відносно досить високий. Скелетні пластинки аборальної сторони не зрощені між собою і не скріплені бранхіальними пластинками. Руки починаються від краю келиха. На оральній стороні є великі вапнякові пластинки, а дрібні покривні пластинки оточують харчові борозенки. На стебельці ніколи не буває цир. Ще оригінальнішу будову має *Nolorus gangii*, якого знайдено на невеликій глибині (200—300 м) у Карибському морі. Він має короткий (близько 4 см висотою) грубий келих, скелетні пластинки якого повністю злиті, стебельце недорозвинене, і тварина прикріплюється до твердого субстрату дном келиха. Рот міститься в центрі оральної сторони і оточений п'ятьма кремезними руками, що дихотомічно розгалужуються над першим базальним членником. Усі десять рук тварини різної довжини: з одного боку вони довші, ніж з іншого. Пінули на руках, на відміну від

інших лілей, підгорнені всередину і утворюють уздовж кожної руки майже цілісну трубку, через яку потоками води до рота заносяться планктонні організми.

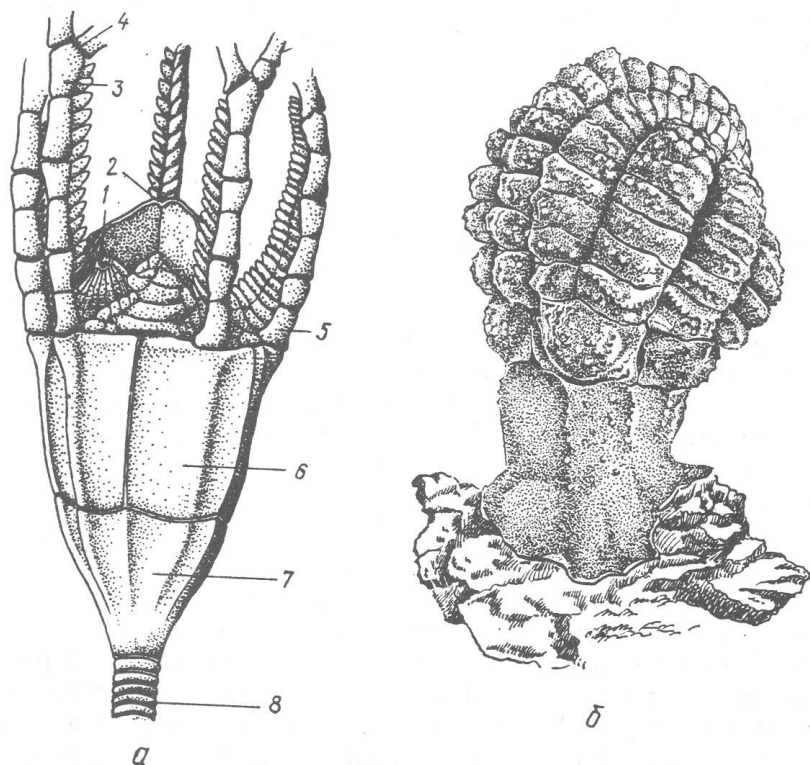


Рис. 179. Ряд Cyrtocrinida: *Nyocrinus bethelianus* (а) та *Holoropus gangii* (б): 1 — анальний отвір; 2 — ротовий отвір; 3 — руки; 4 — перше розгалуження рук; 5 — перший членок рук; 6 — радіальна пластинка; 7 — базальна пластинка; 8 — стебельце

Ряд Коматуліди (Comatulida). У цьому ряді об'єднано всіх морських лілей, які в дорослому стані ведуть вільний спосіб життя. До нього належить більше 550 видів, тобто переважна більшість рецентних (нині живучих) морських лілей. У процесі розвитку в багатьох коматулід значно редукується скелет тулуба, і брахіальні пластинки рук тією чи іншою мірою його заміщають, утворюючи стінки невеликого келиха, на якому розташовані порівняно довгі розгалужені руки з довгими пінулами. На аборальній стороні келиха в багатьох коматулід є численні дуже рухливі цирі, якими тварина прикріплюється до субстрату.

Цирі мають різну будову залежно від того, на яких ґрунтах живуть ті чи інші види. Якщо дно замулене, то цирі, довгі, тонкі, прямі і, немов ходулі, підтримують тварину на поверхні; якщо ж кам'янисте, то цирі короткі, гачкоподібні й

ними тварина міцно охоплює каміння, скелет коралів тощо. Деякі види весь час лежать на дні, але більшість лілей постійно відривається від опори і деякий час плаває. Плавання має перервний характер: пройшовши невелику відстань, тварина осідає на дно і прикріплюється до нього, потім знову пливе і т.д. Рухаються коматуліди за допомогою рук, причому багатопроменеві особини під час плавання використовують поперемінно різні секції всіх рук, а малопроменеві — різні руки. Так само під час плавання частиною рук, які витягуються вперед, тварина чіпляється за якийсь предмет за допомогою пінул, які можуть виділяти ще й липкий секрет. Потім ці руки одноразово скорочуються, і водночас вільні руки відштовхуються від субстрату.

Майже всі коматуліди мають гарне забарвлення з широким діапазоном барв — однотонне, строкате або плямисте.

Живлення коматулід проходить тільки в спокійному стані.

Найбільша родина ряду — *Antedonidae*, яка нараховує більше 130 видів. Антедоніди трапляються від літоралі (узбережної зони морського дна, що звільнюється від води під час відпливу) до глибини 6000 м і досить часто — в середніх широтах. Вони здебільшого десятипроменеві. Добре вивчено представників роду *Antedon*, що населяють прибережні європейські води, зокрема *Antedon bifida* (рис. 180). Це морська лілея з варіюючим забарвленням: від інтенсивно пурпурового до рожевого та жовтого, а іноді й строкатого. Живе вона на глибинах від 5 до 450 м, прикріплюючись сильними зігнутими цирами до кореневищ та стебел морських водоростей. Вона має тонкі, гнучкі промені завдовжки 12,5 см. Вони дуже крихкі, і важко зустріти екземпляр, який має всі десять неушкоджених рук; як правило, частина з них знаходиться в стадії регенерації.

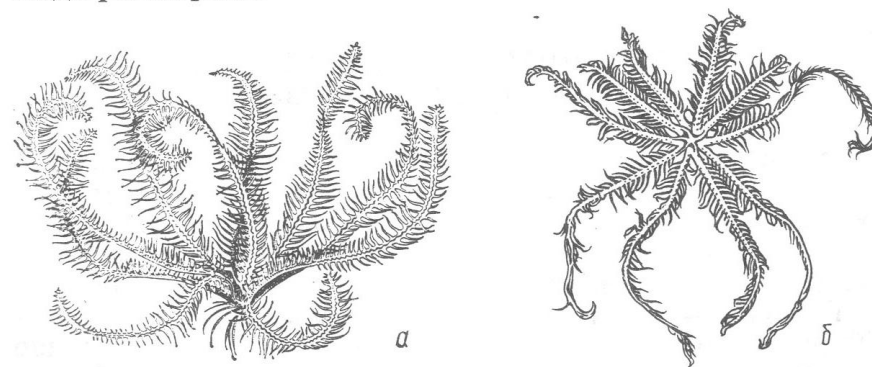


Рис. 180. Ряд Comatulida: а — *Antedon bifida*; б — *Comatula purpurea*

Регенераційна здатність антедонів, як і багатьох інших коматулід, настільки велика, що вони поновлюють не тільки відламани промені, але й половину тіла, якщо їх розрізати навпіл.

Надзвичайно привабливі представники досить численної (до 100 видів) родини Comasteridae. Серед них більшість багатопроменевих, з довгими променями (до 20—25 см) видів, що живуть у прибережних водах тропіків і мають строкате яскраве забарвлення, яке робить їх ще більш схожими на квіти. Ротовий отвір зсунутий у них до краю, а анальний займає центральне положення. Ще одна їх особливість — наявність так званих ротових пінул, що складаються з численних стиснутих з боків члеників, на верхній стороні яких розташовані зубчики, які надають кінцям пінул пильчастий вигляд. Існує думка, що ними тварина може захоплювати дрібних тварин і переносити їх на харчові жолобки. Серед комастерид є види з різною довжиною променів. Розрізняють передні (ловецькі) руки та коротші задні, в яких формуються статеві продукти.

Цікаві антарктичні морські лілеї, що виявляють турботу про нащадків. Так, у лілей роду *Phrixometra* ембріони розвиваються у виводкових камерах, розташованих у статевих пінулах самиць. В одних видів, таких як *Phrixometra longipinna*, лілеї виходять з капсул на стадії пентакринуса, в інших (*Ph. nutrix*) — після повного сформування дорослої особини.

ПІДТИП ЕХІНОЗОЇ (ECHINOZOA)

У цьому підтипі об'єднано два класи голкошкірих: *Holothuroidea* та *Echinoidea*.

КЛАС ГОЛОТУРІЇ, АБО МОРСЬКІ ОГІРКИ (HOLOTHUROIDEA)

На відміну від інших голкошкірих, голотурії менш вибагливі до солоності води, деякі безногі голотурії можуть жити навіть у досить опрісненій воді мангрових боліт. Усього відомо 1100 видів; з них у Чорному морі зареєстровано вісім, з яких найбільш поширений вид — *Stereoderma kirschbergi*.

Голотурії — досить великі за розміром тварини, їх середній розмір 10—40 см, проте є види з довжиною тіла, що перевищує 2 м. Більша частина голотурій забарвлена в бурий, брудно-білий та сірий кольори, але є види з яскравим забарвленням різних кольорів.

Тіло голотурій, на відміну від інших голкошкірих, витягнуте в напрямі від орального до аборального полюсу, і більшість з них схожа на товстих черв'яків. Проте є майже циліндричні, веретеноподібні, кулеподібні або іншої форми види.

У голотурій розрізняють передній кінець, який відразу ж можна розпізнати по віночку щупалець навколо рота, та протилежний — задній, де розташований анальний отвір (рис. 181). На відміну від інших голкошкірих, орально-аборальна вісь тіла голотурій розташована не перпендикулярно, а паралельно субстрату, і тварини лежать немов на боці. Звернена до субстрату сторона умовно називається черевною, а протилежна їй — спинною. У багатьох голотурій черевна сторона тією чи іншою мірою сплюснена, а спинна опукла.

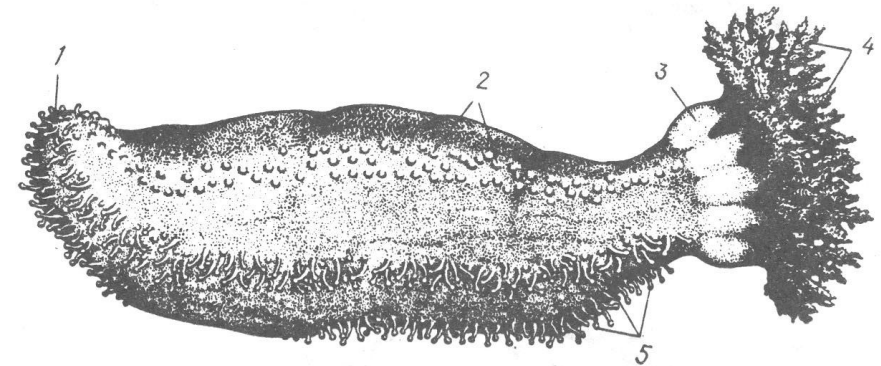


Рис. 181. *Cucumaria frondosa*:

1 — клоакальний отвір; 2 — амбулакральні ніжки білуїма; 3 — ампули щупалець; 4 — щупальця; 5 — амбулакральні ніжки тривіума

Тіло голотурій вкрите безвійковим епітелієм. Покриви більшості з них м'які через значну редукцію скелета, який представлений лише мікроскопічними вапняковими тільцями різної форми (рис. 182), що розсіяні в кутисі та його різноманітних виростах. Крім цього своєрідного зовнішнього скелета, в голотурій є ще внутрішній скелет — навкологлоткове вапнякове кільце, до складу якого входять п'ять великих радіальних та багато дрібних інтєррадіальних склеритів. Воно є місцем прикріплення різних м'язів і захищає навкологлоткове нервово кільце.

У зв'язку з редукцією скелета в голотурій значно розвинена мускулатура. Під шкірою лежить суцільний шар кільцевої мускулатури, а під нею поздовжня мускулатура, що складається з п'яти стьожок. На передньому кінці тіла стьожки відходять від стінок тіла і під кутом прикріплюються до

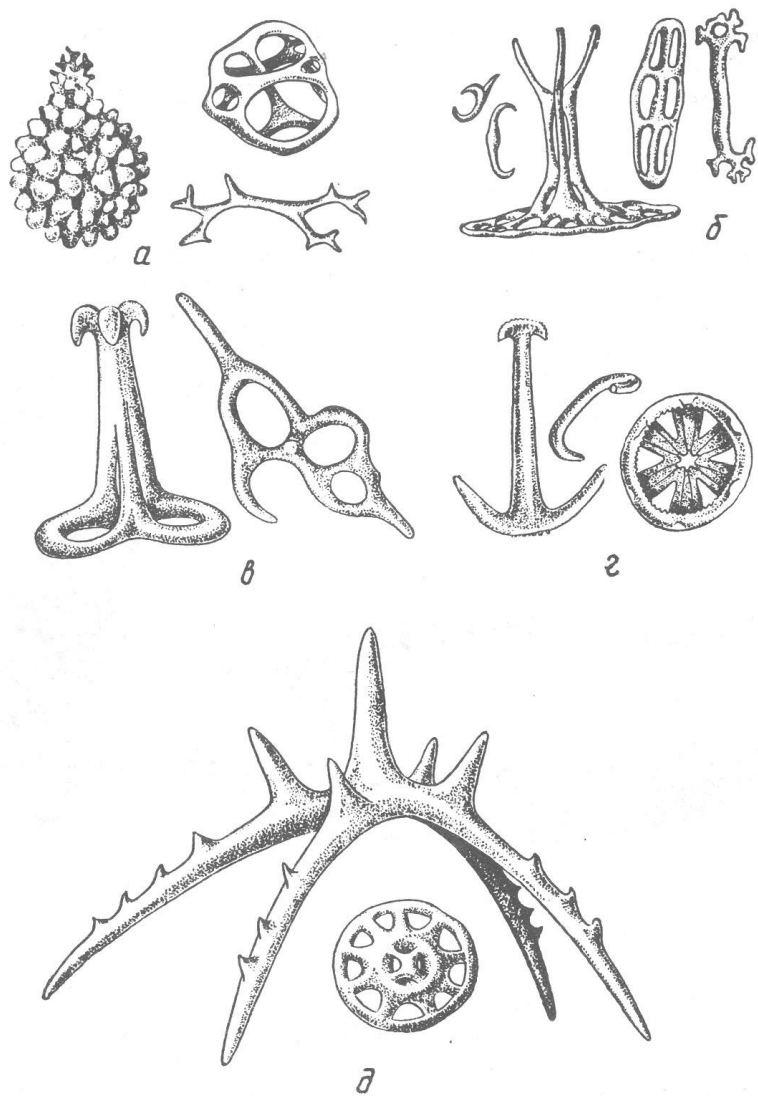


Рис. 182. Скелетні елементи шкіри голотурій:

а — гілястощупальцевих, б — щитоподібнощупальцевих, в — діжкоподібних, г — безногих, д — боконогих голотурій

краю ротового отвору. Скорочення цих м'язів призводить до втягування переднього кінця тіла разом зі щупальцями. Ряд м'язів, що прикріплені одним кінцем до вапнякового кільця навколо глотки, а другим — до переднього кінця тіла, викликають зворотний рух. Скорочення кільцевої мускулатури викликає видовження тіла голотурії, поздовжньої — різке вкорочення.

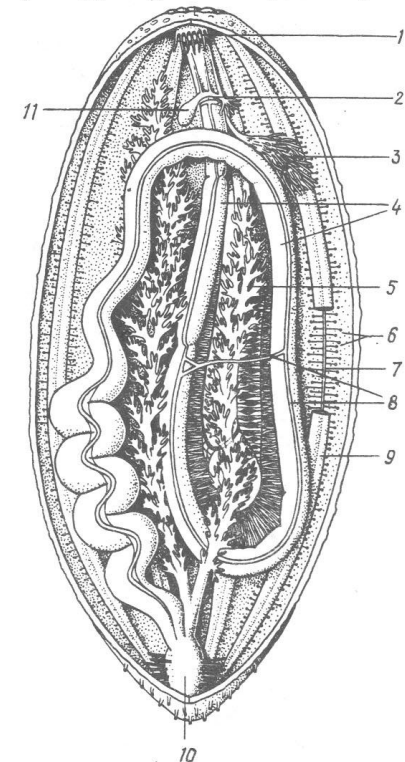
Під шарами м'язів залягає війчастий перитонеальний епітелій, який вистилає об'ємну порожнину тіла з внутрішніми органами. У голотурій порожнина тіла виконує механічну функцію опори для м'яких стінок тіла, позбавлених скелета.

Амбулакральна система голотурій починається невеликою мадрепоровою пластинкою, яка міститься в одному з інтеррадіусів бівіума позаду переднього кінця тіла; у більшості голотурій вона не досягає поверхні тіла і відкривається в целом. Від мадрепорової пластинки відходить кам'янистий канал; іноді таких каналів буває багато. Кам'янистий канал або канали впадають, як і в усіх інших голкошкірих, у кільцевий амбулакральний канал, розташований безпосередньо за навколوجلотковим скелетним кільцем. Від нього відходять п'ять радіальних каналів, які в голотурій спершу йдуть уперед, посилаючи від себе відгалуження в навколоротові щупальця, які є видозміненими амбулакральними ніжками, а потім повертаються назад, розміщуючись між кільцевими та поздовжніми м'язами (див. рис. 181). Від радіальних каналів відходять бічні гілочки до амбулакральних ніжок, від яких у порожнину тіла направлені видовжені ампули, останні видаються з-під смуг поздовжньої мускулатури (рис. 183). Амбулакральні ніжки розташовані на поверхні тіла меридіональними рядами: три з них (*тривіум*) — по черевній стороні, два (*бівіум*) — по спинній. Амбулакральні ніжки тривіума мають присоски і беруть участь у русі. Ніжки бівіума часто втрачають присоски, стають тонкішими і виконують тільки чутливу функцію. У безногих голотурій радіальних каналів амбулакральної системи взагалі немає. Ці голотурії рухаються тільки завдяки роботі м'язів тіла.

Від кільцевого каналу між радіальними каналами відхо-

Рис. 183. Схема внутрішньої будови голотурії:

1 — втягнуті щупальця; 2 — кільцевий канал; 3 — трубочки гонади; 4 — кишечник; 5 — водяні легені; 6 — ампули амбулакральних ніжок; 7 — радіальний канал амбулакральної системи; 8 — кровоносні судини; 9 — поздовжні м'язи; 10 — клоака; 11 — полів міхур



дять, як правило, єдиний тонкостінний часто великих розмірів мішок, стінки якого легко розтягуються. Це так званий *поліів міхур*, що слугує резервуаром для амбулакральної рідини. Зрідка полієвих міхурів буває багато — до 20 і більше.

Травна система починається ротовим отвором, який завдяки спеціальним кільцевим м'язам може закриватись. Рот оточують щупальця, що є, як згадувалось вище, видозміненими амбулакральними ніжками. Число щупалець коливається від 8 до 30, а їх будова дуже відрізняється в представників різних рядів (рис. 184). Вони відіграють значну роль у здобуванні їжі, як при її активному відловлюванні, так і при збиранні на поверхні ґрунту, або закопуванні в нього. Крім того, вони беруть участь у русі, правлять за органи дотику, а іноді й дихання.

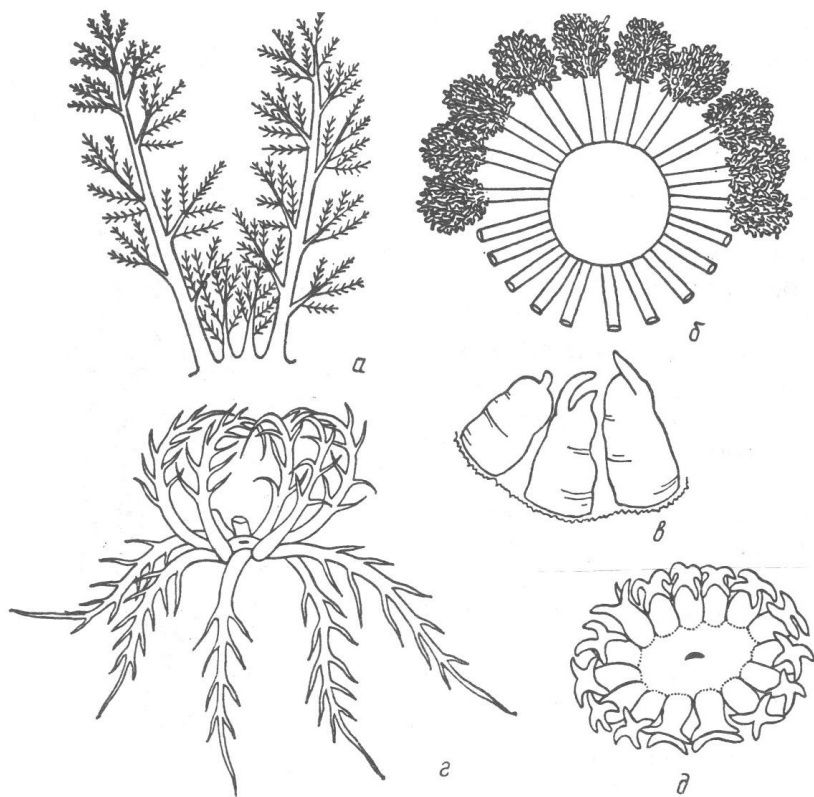


Рис. 184. Схема будови ротових щупалець голотурій:
а — гіллясті; б — щитоподібні; в — рукоподібні; г — пірчасті; д — пальцеподібні

Рот веде до глотки, яка проходить крізь вапнякове кільце і продовжується в порівняно вузький стравохід, що іноді має на кінці розширення. Стравохід переходить у довгу середню кишку, яка прямує до заднього кінця тіла (низхідна частина), у задній третині робить петлю і повертається вперед (висхідна частина), а потім знову повертає назад до анального отвору, перед яким кишка потовщується, утворюючи клоаку (див. рис. 183). Кишковий канал на всьому протязі підвішений до стінок тіла мезентеріальними тяжами, а клоака, крім того, ще й добре розвиненими м'язами. У небагатьох голотурій кишечник має іншу будову.

У деяких голотурій з ряду щитоподібнощупальцевих у клоаку впадають протоки так званих *кюв'єрових органів*. Це залозисті трубчасті утвори, які при подразненні голотурії викидаються через клоаку назовні й перетворюються на довгі білі липкі нитки, до яких прилипає предмет або істота, що була подразником.

Перигемальна система у голотурій складається лише з радіальних каналів (рис. 185).

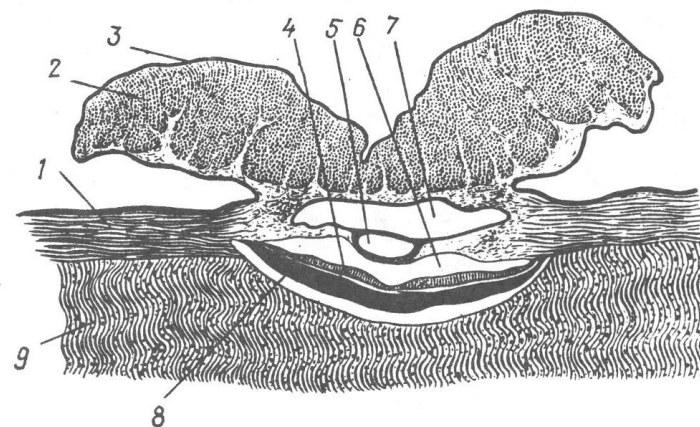


Рис. 185. Поперечний зріз стінки тіла *Cucumaria frondosa*:

1 — поперечні м'язи інтєррадіальних ділянок тіла; 2 — поздовжні м'язи радіальних ділянок тіла; 3 — перитонеальний епітелій; 4 — гіпонеуральна нервова система; 5 — радіальна кровоносна лакуна; 6 — радіальний перигемальний канал; 7 — радіальний амбулакральний канал; 8 — ектонеуральна нервова система; 9 — сполучна тканина в товщі стінки

Кровоносна система розвинена краще, ніж в інших голкошкірих. Крім великої кількості лакун у сполучній тканині, у них є лакунарне навкологлоткове кільце, п'ять пар радіальних лакун, що розташовані між радіальними амбулакральними каналами та нервами, і, крім того, у стінках кишечника утворюється система добре розвинених судин (рис. 186), серед яких за розмірами виділяються дві — черев-

на та спинна. Черевна судина щільно прилягає до кишечника, супроводжуючи його по всій довжині і віддаючи на стінку кишечника дрібні гілочки, що його обплітають. Спинна судина з'єднана з кишечником мезентерієм, який обплетений численними її відгалуженнями. Між судинами різних петель кишечника нерідко є поперечні судини, що вільно

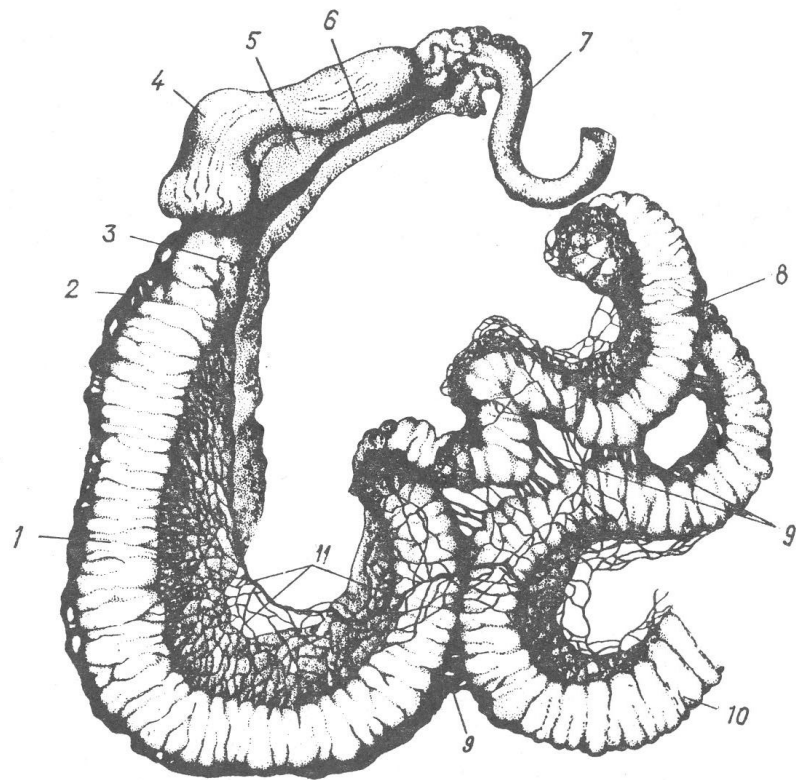


Рис. 186. Кровоносна система *Cucumaria frondosa*, що пов'язана з кишечником:
1 — передня низхідна петля кишечника; 2 — черевна та 3 — спинна кровоносні судини; 4 — воло;
5 — мезентерій; 6 — кровоносна судина стравоходу; 7 — стравохід; 8 — висхідна петля кишечника;
9 — анастомози між висхідною та низхідною частинами черевної судини; 10 — задня низхідна петля
кишечника; 11 — «чудова сітка»

перетинають порожнину тіла в оточенні целомічного епітелію. У деяких групах голотурій перетинки спинної судини утворюють складне сплетіння, що зветься «чудовою сіткою». Іноді чудова сітка обплітає ліву легеню (див. далі), і тоді кисень з неї надходить не в целомічну рідину, а в кров.

Дихання в багатьох голотурій відбувається через шкіру та амбулакральні щупальця, а в представників трьох рядів (*Dendrochirota*, *Aspidochirota* та *Molpadonia*) є спеціальні органи дихання, так звані *водяні легені* (див. рис. 183). Це два довгих,

часто дуже розгалужених, іноді яскраво забарвлених стовбури, що лежать по обидва боки кишечника в порожнині тіла і займають значну її частину. Вони пов'язані зі стінками тіла і петлями кишечника м'язовими та сполучнотканинними тяжами. У задній частині стовбури обох легенів з'єднуються і однією протокою відкриваються в клоаку. Внутрішні стінки легенів вкриті ектодермальним миготливим епітелієм. Далі йде сполучна тканина і шар добре розвинених м'язів і знову шар сполучної тканини; останній вкритий целомічним епітелієм. Завдяки ритмічним скороченням і розслабленням м'язів вода то втягується через клоаку в легені, заповнюючи найдрібніші їх розгалуження, то виштовхується. При цьому розчинений у воді кисень через тонкі стінки легенів надходить у целомічну рідину і розноситься по всьому тілу.

Крім дихання, водяні легені виконують ще й функцію виділення, бо через їх стінки з целомічної рідини виводяться амебоїдні клітини (*целомоцити*), наповнені продуктами обміну, які потім через клоаку виводяться назовні. Спеціальних органів виділення немає, і лише в безногих голотурій є пристосування, що мають до них певне відношення. У цих голотурій уздовж кишкового мезентерія розташовані миготливі лійки, в які пограпляють ті самі целомоцити, навантажені екскретатами, склеюються в окремі тільця, після чого знову виштовхуються в целомічну рідину.

Нервова система голотурій заглиблена під шкіру. Ектоневральна нервова система складається з кільця, що розташоване всередині вапнякового навкологлоткового кільця і знаходиться під його захистом, та п'яток товстих радіальних нервових тяжів. Останні йдуть паралельно радіальним амбулакральним каналам та гіпоневральним нервовим тяжам, майже зливаючись з ними. Кільцевої частини гіпоневральної системи та повністю апікальної нервової системи в голотурій немає. Від навколоротового ектоневрального нервового кільця відходять бічні нервові волокна до кожного щупальця, що оточує ротовий отвір, ротової мембрани та глотки. Від радіальних тяжів іннервуються всі амбулакральні ніжки, а також численні чутливі клітини шкіри, найбільші скупчення яких припадають на передній та задній кінці тіла. З радіальними нервами пов'язані також органи рівноваги, *отоцисти* (рис. 187), які є в деяких глибоководних форм. Вони мають форму міхурця, всередині якого плавають дрібні *отоліти*. У небагатьох голотурій біля основи щупалець є світлочутливі клітини, за допомогою яких тварина визначає ступінь освітленості.

Більшість голотурій роздільностатеві; на відміну від інших голкошкірих, статевого тяжа у них немає, і є лише одна

гонада, яка складається з різної великої кількості довгих сліпозамкнених трубочок, на зовнішніх стінках яких формуються статеві клітини (див. рис. 183). Усі трубочки зливаються в одну статеву протоку, яка відкривається в спинному інтеррадіусі поблизу переднього кінця тіла, інколи біля основи або навіть на кінці одного із щупалець.

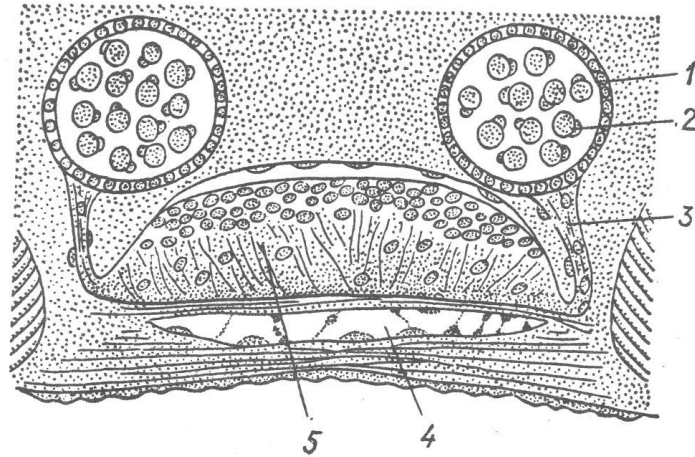


Рис. 187. Отоцисти голотурій (поперечний зріз):

1 — отоциста; 2 — отоліти; 3 — нерв отоцисти; 4 — радіальний канал амбулакральної системи; 5 — радіальний нерв

Певна кількість видів голотурій — гермафродити, у них статева залоза продукує і яйця, і сперматозоїди, в одних видів поперемінно, в інших — одночасно. В обох випадках спочатку виводяться чоловічі, а потім жіночі статеві продукти. Яйця розсіюються у воді і не з'єднуються в кладки. Запліднення в більшості видів відбувається у воді.

Розвиток голотурій може проходити двома шляхами. У одних, що мають бідні на жовток яйця, з яйця виходить джгутикова бластула або гастрюла, вона кілька тижнів плаває і за цей час її будова дуже змінюється. Спочатку вона перетворюється на білатеральносиметричну диплевулу, потім у неї утворюється звивистий війчастий шнур; на цій стадії личинка називається *аурикулярією*. Вона вільно плаває у воді, активно поїдаючи дрібні планктонні організми, завдяки чому швидко росте і переходить у наступну стадію — *доліолярію*. Останню легко впізнати по діжкоподібній формі та віночках війок, що оперезують її тіло. Доліолярія спочатку плаває, потім опускається на дно; вона не живиться і розвивається за рахунок поживних речовин, накопичених аурикулярією. Згодом у личинки з'являються зачатки навколоро-

тових щупалець та амбулакральних ніжок, війчастий покрив зникає, ця стадія називається *пентакулою*, вона вже нагадує молоду особину (рис. 188).

У голотурій, що мають багаті на жовток яйця, з яйця відразу виходить так звана *псевдодоліолярія*, яка відрізняється від справжньої доліолярії положенням ротового отвору; не-

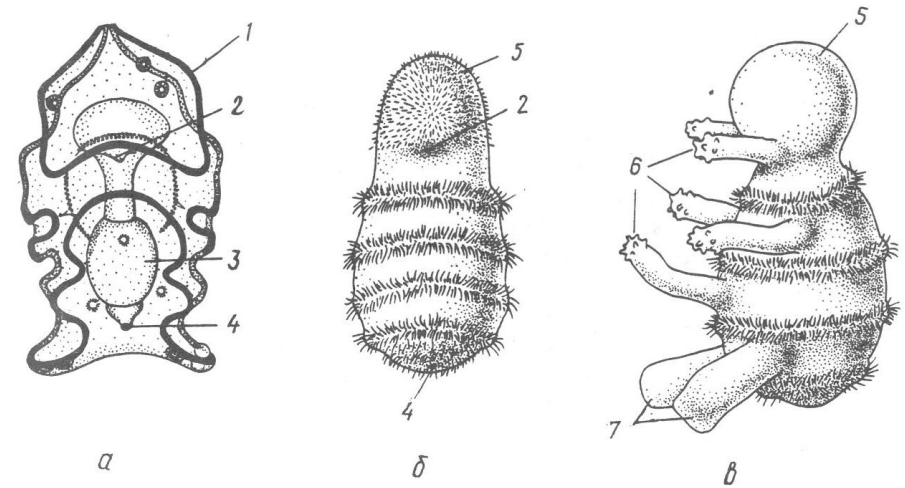


Рис. 188. Личинки голотурій:

а — аурикулярія *Synapta vittata*; б, в — доліолярія та пентакула *Cucumaria planci*; 1 — війчастий шнур; 2 — рот; 3 — шлунок; 4 — анус; 5 — передротова лопать; 6 — навколоротові щупальця; 7 — амбулакральні ніжки

вдовзі вона перетворюється на пентакулу. Відомі також види, в яких з яйця відразу виходить пентакула.

У ряду видів голотурій, і передусім мешканців арктичних вод, має місце турбота про нащадків. У простішому випадку яйця та личинки розвиваються на поверхні тіла матері, під захистом різних шкірних виростів, в інших з'являються заглиблення в тілі, наприклад, виводкові камери, що вдаються в целомічну порожнину тіла, або ж розвиток проходить в яєчнику чи порожнині тіла. Як відбувається в цьому разі запліднення, поки неясно, але розвиток йде по іншому шляху.

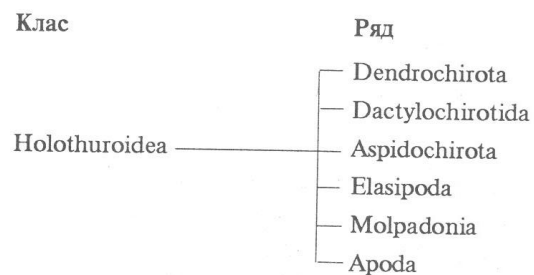
Для голотурій характерний високий ступінь регенераційних процесів. Відомо, що при сильному подразненні голотурії здатні до автотомії ряду органів — стінка клоаки розривається, і через неї тварина викидає або тільки кишечник, ліву легеню чи гонади, або ж усі внутрішні органи. При цьому тварина не гине, і через короткий строк регенерує всі втрачені органи. Деякі голотурії можуть розділитися навпіл на передню та задню частини, після чого кожна з них регенерує втрачену, тобто в них відбувається нестатеве розмноження.

Голотурії, як вже згадувалось, донні тварини; звичайно вони повільно рухаються по дну за допомогою амбулакральних ніжок, щупалець або м'язових скорочень тіла, рідше закопуються в ґрунт і ще рідше плавають все життя. При подразненні голотурії втягують передню частину тіла із щупальцями, виштовхують воду з клоаки і перетворюються на щільну грудочку.

Практичне значення голотурій зумовлене тим, що близько 40 їх видів, що носять загальну назву трепанги, споживають в їжу. Промисел трепангів особливо розвинений біля берегів Японії, Китаю, Індонезії та Філіппін, ловлять їх і вздовж берегів Африки, Америки, Австралії тощо. Трепангів продають сушеними, вареними, солоними, а також консервованими. У східній медицині трепангів називають «морським женьшенем». В їх м'ясі багато білків та цінних мінеральних солей.

Голотурії дають притулок багатьом безхребетним (найпростішим, червам, моллюскам, ракоподібним) та риbam, які мешкають на поверхні їх тіла, в кишечнику, полієвих міхурах, водяних легенях, кровоносній системі тощо.

Клас голотурій поділяють на шість рядів.



Ряд Гіллястощупальцеві (Dendrochirota). Це досить великий ряд голотурій, усі представники якого мають порівняно довгі сильно розгалужені щупальця (див. рис. 184) і краще, ніж в інших голотурій, виявлену п'ятипроменеву симетрію.

Форма тіла в окремих представників дуже різноманітна і добре пристосована до умов існування. Більшість гіллястощупальцевих — мешканці прибережних вод та середніх (до 1000 м) глибин, і лише поодинокі види живуть на великих глибинах.

Широко відомі представники родини Cusumariidae, так звані морські огірки. Вони мають більш-менш циліндричне або веретеноподібне тіло, іноді сильно зігнуте, з 10 щупальцями. Дуже поширений біля берегів Японського, Охотського та Жовтого морів японський морський огірок (Cusumaria

japonica, рис. 189, а), що є предметом інтенсивного промислу. Він має приплюснуту черевну сторону, на якій по радіусах розташовані довгі амбулакральні ніжки з сильними присосками, за допомогою яких він рухається. Спинні ж амбулакральні ніжки перетворились на амбулакральні чутливі сосочки. До родини Cusumariidae належить вже згадуваний вид *Stereoderma kirschbergi*, що живе в Чорному морі біля берегів Криму. Якщо більшість морських огірків ведуть малорухомий спосіб життя, лежачи на морському дні, представники родини Sclerodactylidae часто зариваються в ґрунт так, що над поверхнею виступають тільки передній з ротовим та задній з анальним отворами кінці.

Цікаву будову мають представники родини Psolidae. Тіло їхнє сплюснене, і частина черевної сторони перетворилась на плоску повзальну підошву, вкриту м'якою шкірою, а опукла частина вкрита лускоподібними пластинками скелета (рис. 189, б).

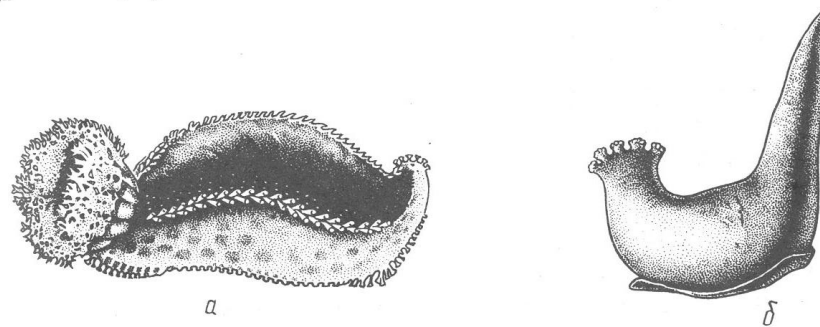


Рис. 189. Гіллястощупальцеві голотурії:
а — *Cucumaria japonica*; б — *Psolus phantopus*

Ряд Пальцещупальцеві (Dactylochirotida). До цього ряду належать голотурії, що мають 8—30 пальцеподібних щупалець і досить незвичну для голотурій форму. Так, у представників родини Rhopalodinidae форма тіла булаво- або колбоподібна через сильне скорочення спини та розростання черевної сторони. У цих тварин є 10 радіусів та 10 інтеррадіусів: п'ять спускаються по «горлу» колбоподібного тіла і п'ять піднімаються догори. Ротовий і анальний отвори розташовані на витягнутому кінці тіла майже поруч, а між ними міститься статевий отвір. А в представників родини Ypsilothuridae, наприклад *Ypsilothuria bitentaculata*, тіло майже кулеподібне, вкрите великими прозорими пластинками, що мають отвори для амбулакральних ніжок (рис. 190).

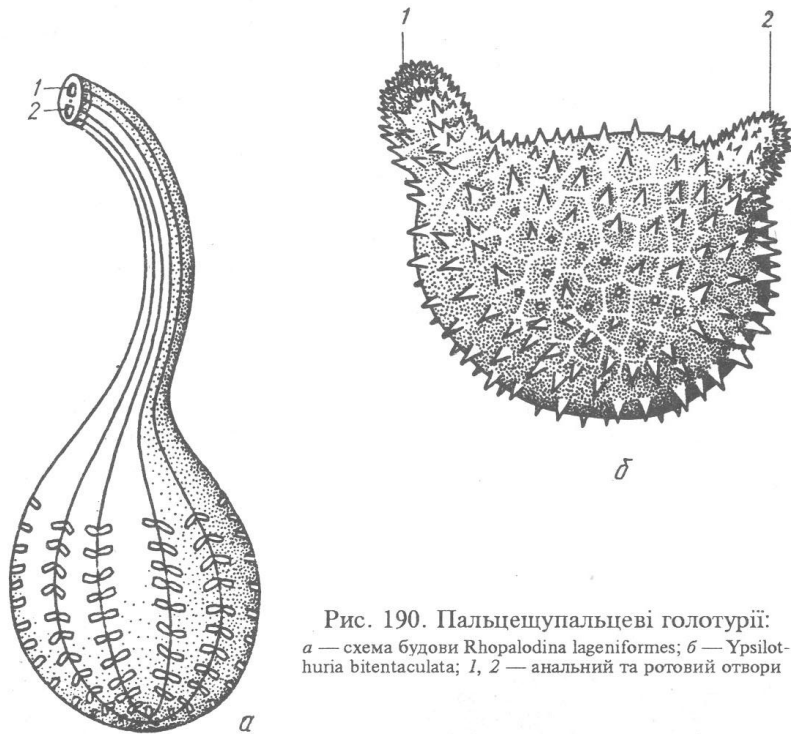


Рис. 190. Пальцешупальцеві голотурії:
 а — схема будови *Rhopalodina lageniformes*; б — *Ypsilothuria bitentaculata*; 1, 2 — анальний та ротовий отвори

Ряд Щитоподібношупальцеві (*Aspidochirota*). Це найбагатший видами ряд голотурій, представники якого мають короткі щитоподібні шупальця, які не втягуються всередину тіла через відсутність відповідних м'язів. Зовні багато з них нагадує великих черв'яків. До цього ряду належить більшість промислових видів — трепангів (рис. 191, а, б).

Найбільша родина цього ряду Справжні голотурії (*Holothuridae*) — мешканці теплих морів, що живляться органічними рештками з ґрунту. Серед справжніх голотурій є отруйні види, наприклад, отрута чорної голотурії (*Ludwigothuria atra*) використовується жителями островів Тихого океану для глушіння риби. Проте людина не сприйнятлива до неї, і цей вид голотурій використовують в їжу.

Цікаве пристосування для плавання є в представників родини *Synallactidae*, що живуть на більших глибинах. Наприклад, *Euphronides tanneri* має добре розвинену крайову складку і помітно відокремлену передню частину тіла (рис. 191, в). Ця голотурія може довго плавати, піднімаючись на значну відстань від ґрунту. Їжу вона добуває як у товщі води, так і з ґрунту.

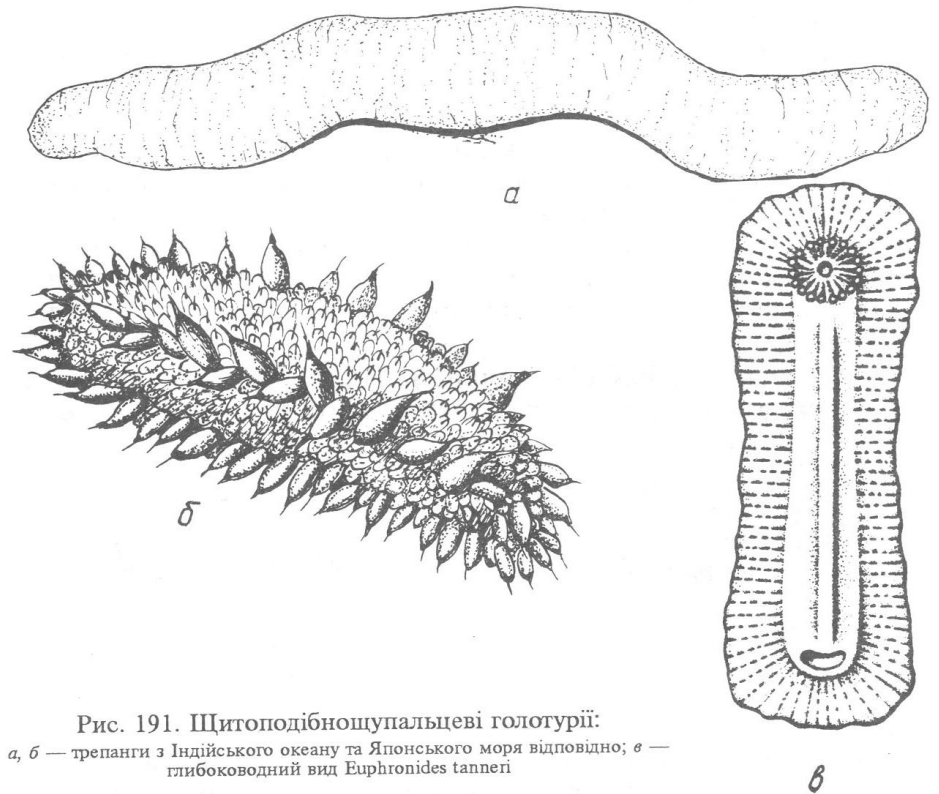


Рис. 191. Щитоподібношупальцеві голотурії:
 а, б — трепанги з Індійського океану та Японського моря відповідно; в — глибоководний вид *Euphronides tanneri*

Ряд Боконогі (*Elasipoda*). Серед представників ряду є як глибоководні донні тварини, так і справжні пелагічні форми, які все життя плавають у воді. Як і в представників попереднього ряду, у боконогих короткі щитоподібні або іншої форми шупальця не втягуються всередину тіла. У глибоководних форм великі черевні амбулакральні ніжки розташо-

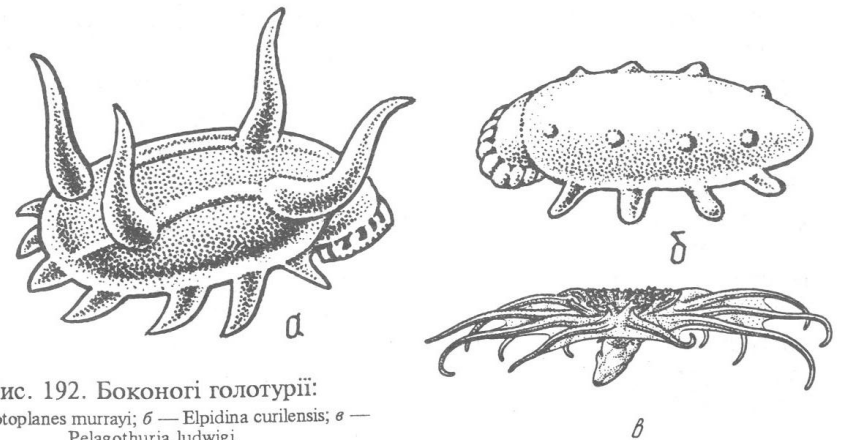


Рис. 192. Боконогі голотурії:
 а — *Scotoplanes murrayi*; б — *Elpidina curilensis*; в — *Pelagothuria ludwigi*

вані по боках тіла; на спині вони редуковані або видозміннені у вирости складної форми (рис. 192, а, б).

Деякі інші форми мають голотурії з родини Pelagothuriidae (рис. 192, в), що ведуть пелагічний спосіб життя. Зовні вони схожі на невеликих медузок. Ці тендітні створіння рожевого або фіолетового кольору мають драглисте тіло, позбавлене будь-яких скелетних елементів, що значно зменшує їх масу. Навколо рота, що оточений 12—16 короткими щупальцями, внаслідок розростання стінки тіла утворюється плавальний диск, по краях якого розташовані довгі відростки. У кожному з них є канал, що сполучається з амбулакральним каналом щупалець.

Ряд Діжкоподібні (Molpadonia). Тіло в представників ряду має діжкоподібну або веретенноподібну форму, задній кінець



Рис. 193. Діжкоподібні голотурії:
а — *Molpadia musculus*; б — *Trichostoma arcticum*

завжди витягнутий у вигляді довгого або короткого хвоста (рис. 193), амбулакральні ніжки редуковані, щупальця сильно вкорочені (див. рис. 184), пристосовані для розривання ґрунту. У шкірі, крім звичайних скелетних пластинок різної форми, є округлі тільця червоного або бурого кольору, що містять фосфор. Живуть діжкоподібні голотурії на замулених ґрунтах, закопуючись у них, залишаючи над поверхнею ґрунту хвіст з анальним отвором на кінці. Через нього багата на кисень вода надходить до водяних легень.

Ряд Безногі (Apoda). Тіло безногих голотурій червоподібне, на задньому кінці рівномірно закруглене. Шкіра прозора, але, як правило, шорстка або навіть бородавчаста через скопичення скелетних тілець. Амбулакральних ніжок, як і радіальних каналів, немає. Ротовий отвір оточений щупальцями різної будови, які сполучаються безпосередньо з кільцевим амбулакральним каналом.

Дихають безногі голотурії через тонкі покриви, водяних легень у них немає. Як уже згадувалось, на відміну від інших голотурій, у безногих є спеціальні органи виділення — війчасті лійки. Багато видів зариваються в ґрунт, ховаються під камінням; тропічні види живуть між коралами. Саме безногі голотурії менш вибагливі до солоності води, і деякі види

мешкають у сильно опрісненій воді мангрових боліт.

У Чорному морі мешкають чотири види цих голотурій. Один з них — *Oestergzenia thomsoni* — має здатність при найменшому подразненні розпадатись на окремі шматки, при цьому кінець зі щупальцями заривається в ґрунт і поновлює втрачені частини, інші шматки гинуть. Подібна поведінка характерна і для деяких інших видів родини Synaptidae, до якої належать як найкрупніший вид голотурій, *Synapta maculata*, що сягає 2 м 10 см (при діаметрі 5 см), так і найменший — *Leptosynapta minuta*, завдовжки 0,5 см.

Цікавий спосіб життя в *Synaptula hydriformes* (рис. 194), яка живе серед водоростей або гілок коралів, чіпляючись за них щупальцями. Живляться ці голотурії виключно водоростями. Молодь вони виношують у порожнині тіла.



Рис. 194. Безногі голотурії: *Synaptula hydriformes*

КЛАС МОРСЬКІ ЇЖАКИ (ECHINOIDEA)

Морські їжаки, як і морські лілеї, живуть лише в морській воді з солоністю близько 35 ‰ і дуже чутливі до її найменшого опріснення. Це придонні малорухливі тварини з розміром тіла від одного-двох до тридцяти сантиметрів у діаметрі. Багато з них мають яскраве, іноді строкате забарвлення. Зараз відомо близько 900 видів сучасних та більше 2500 викопних видів.

Форма тіла здебільшого округла, кулеподібна, проте є види яйцеподібні, дископодібні або серцеподібні. Переважна більшість морських їжаків звернені до субстрату трохи сплющеною стороною, в центрі якої розташований рот. Цю сторону називають оральною, протилежну, на якій міститься анальний отвір, відповідно — аборальною.

Усе тіло їжаків, за винятком двох невеликих м'яких шкірястих ділянок навколо рота (*перистом*) та анального отвору (*перипрокт*), вкрите суцільним панцирем, утвореним вапняковими скелетними пластинками, що нерухомо з'єднані краями. Виняток становлять їжаки родини Шкірястих їжаків (*Echinothuriidae*), в яких окремі пластинки скелета роз'єднані ділянками шкіри, завдяки чому пластинки рухомі. Якщо

вийняти такого їжака з води, його кулясте тіло здувається і стає дископодібним.

Панцир складається з 20 рядів пластинок, що скомпоновані в десять парних смужок, п'яти амбулакральних (радіальних) та п'яти інтерамбулакральних (інтеррадіальних), які йдуть від перистома до перипрокта по меридіанах (рис. 195). Амбулакральні смужки складаються з двох рядів невеликих пластинок (у кожному ряді по кілька десятків), що мають отвори, крізь які виходять амбулакральні ніжки. Кожна така смужка на аборальному полюсі закінчується невеликою очною пластинкою, на якій розташоване невеличке вічко. Інтерамбулакральні смужки також складаються з двох рядів пластинок, але значно більшого розміру і без отворів. Ці смужки закінчуються генітальними пластинками із статевим отвором. Одна з них є разом з тим і мадрепоровою пластинкою (див. далі).

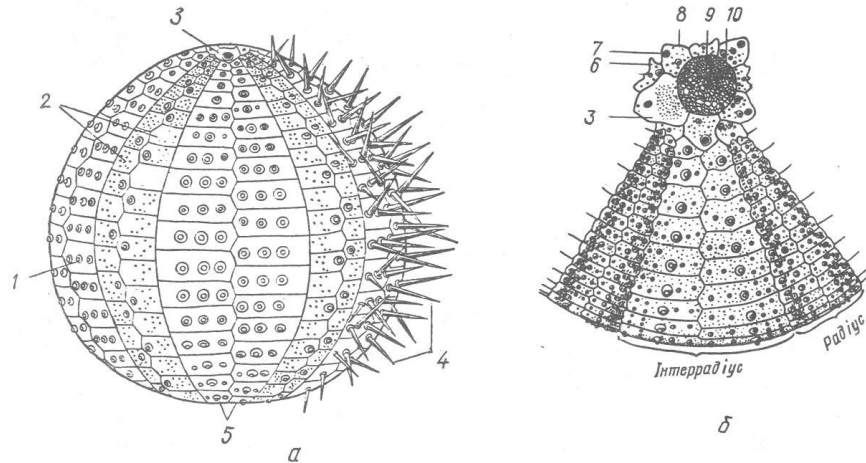


Рис. 195. Схеми будови панцира морських їжаків:

a — загальний вигляд; *b* — частина панцира з аборальної сторони; 1 — горбки для прикріплення голки; 2 — амбулакральні пластинки з отворами для амбулакральних ніжок; 3 — мадрепорова пластинка; 4 — голки; 5 — інтерамбулакральні пластинки; 6 — очна пластинка; 7 — генітальна пора; 8 — генітальна пластинка; 9 — анус; 10 — перипрокт

На зовнішній поверхні пластинок скелета є численні півкулясті горбки, на дні кожного з яких міститься суглобовий горбок, з яким з'єднується суглобовою ямкою циліндрична вапнякова паличка — голка. Зчленування голки з горбком охоплене суглобною сумкою з м'язовими волокнами, що приводять голку в рух. Голки бувають різної довжини (іноді в два-три рази довші за діаметр тіла їжака) та форми (рис. 196, *a*, *b*). Вони можуть бути гладенькими, шипуватими, кільчастими і навіть гіллястими; дуже міцними і майже волосоподібними. У багатьох їжаків голки розташовані більш-менш правильними меридіональними рядами, за їх допомогою їжаки рухаються.

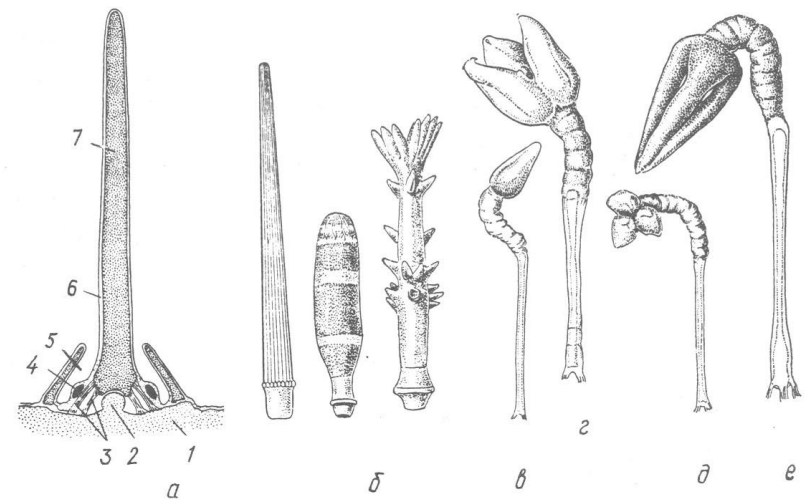


Рис. 196. Голки морських їжаків:

a — схема прикріплення голки; *b* — типи голок; *a*, *z*, *d*, *e* — педицеларії: змієголова, шароносна, трилисна та тризуба відповідно; 1 — пластинка панцира; 2 — суглобна голівка; 3 — м'язи; 4 — нервово кільце; 5 — суглобна сумка; 6 — епітелій; 7 — голка

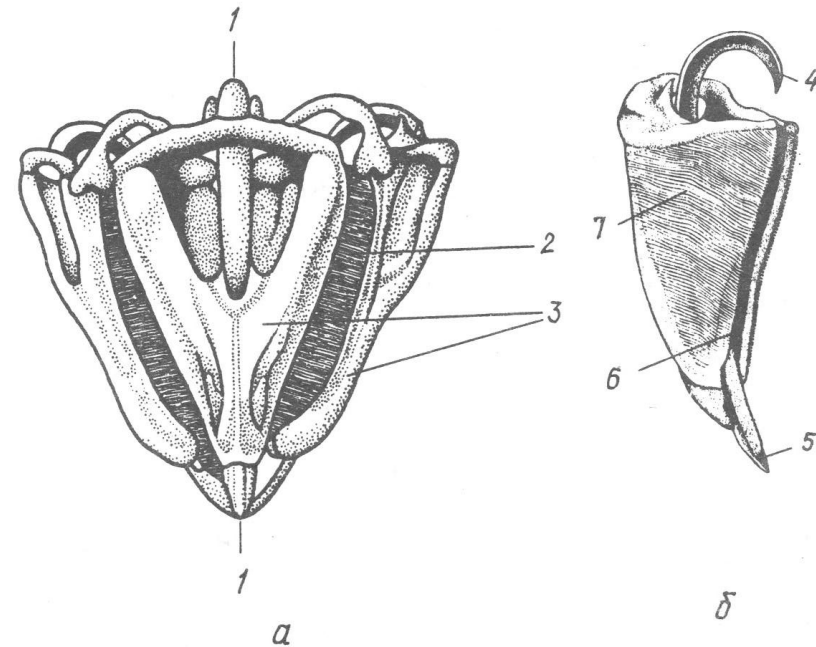


Рис. 197. Аристотелів ліхтар:

a — загальний вигляд; *b* — пірамідка із зубом; 1 — зуб; 2 — м'язи між пірамідками; 3 — пірамідки; 4 — аборальний гачок зуба; 5 — оральний кінець зуба; 6 — внутрішній жолобок пірамідки; 7 — реберця для прикріплення м'язів

Поряд із звичайними, на скелетних пластинках розташовані видозмінені голки — так звані *педицелярії*. Вони складаються з рухливого стебельця зі скелетною опорною віссю і трьох рухливих кінцевих гачків, які за допомогою особливих м'язів можуть з'єднуватись до купи і роз'єднуватись, утворюючи своєрідні щипчики. Педицелярії мають різну форму (рис. 196, *в—е*) і призначення. Основна функція більшості з них — санітарна. Верхнє положення анального отвору, через який виділяються неперетравлені рештки їжі, та нерівність поверхні тіла, призводять до його забруднення. Кожна стороння частинка, що потрапляє на поверхню тіла їжака, відразу ж підхоплюється педицелярією, яка передає її сусіднім педицеляріям, поки частинка не потрапить на амбулакральні ніжки, що виштовхують її у воду. Використовуються педицелярії і при захопленні їжі та як органи захисту. Так звані *куленосні педицелярії* мають отруйні залози, що містяться в стебельці та розширеній голівці. Залози цих педицелярій виділяють сильнодіючу отруту, небезпечну навіть для людини.

У більшості морських їжаків (за винятком серцеподібних), крім зовнішнього, є досить великий внутрішній скелетний утвір — жуйний апарат, що носить назву *аристотелів ліхтар* (рис. 197). Він складається з скелетних елементів, зв'язок, що їх з'єднують, та м'язів, що зумовлюють їх рух. Аристотелів ліхтар має форму п'ятигранної піраміди, спрямованої вершиною до ротового отвору. Основні складові частини ліхтаря — п'ять *пірамідок*, або *щелеп*, всередині яких вільно рухаються по одному зубу, що безперервно ростуть. Кожен зуб трохи зігнутий по всій довжині, на аборальному кінці загинається у вигляді гачка, а на оральному він загострений і видається з ротового отвору назовні. Поверхня зубів вкрита емаллю.

Тіло їжаків зовні вкрите одношаровим війчастим епітелієм, що продовжується і на голки (голими лишаються лише їх кінчики). Загальна порожнина тіла досить об'ємна і заповнена целомічною рідиною.

Амбулакральна система починається мадрепоровою пластинкою, яка трохи видається над поверхнею аборального полюса. Крім статевого, вона пронизана численними дрібними отворами, що ведуть в кам'янистий канал, який починається розширенням (ампулою), а далі різко звужується і прямує вниз до невеликого кільцевого каналу, який лежить на аристотелевому ліхтарі. В інтеррадіусах від кільцевого каналу відходять невеликі губчасті вип'ячування з системою лакун, що їх раніше вважали полієвими міхурами, але за

будовою вони ближчі до тідеманових тілець морських зірок (див. с. 269), та радіальні канали. Останні спускаються по ліхтарю до орального полюса, а потім піднімаються по меридіанах кулі аж до перипрокта, проходячи посередині між двома рядами амбулакральних пластинок у кожному радіусі.

Від радіальних каналів відходять численні бічні гілочки до амбулакральних ніжок (рис. 198). Бічні каналці короткі й майже відразу після відгалуження розширені в сильно сплюснені в орально-аборальному напрямі ампули. Від ампули відходять два каналці, які пронизують стінки радіальної скелетної пластинки (тому одній ніжці відповідають дві пори) і, з'єднавшись разом, вливаються в порожнину амбулакральної ніжки. Ніжка має вигляд довгої вузької трубочки, здатної сильно витягуватись та скорочуватись завдяки дії сильних м'язів її стінок. На кінці ніжка в більшості їжаків розширюється в присосок. У товщі стінок ніжок розсіяні вапнякові *спікули*; крім того, скелетні утвори є в присосках (рис. 199).

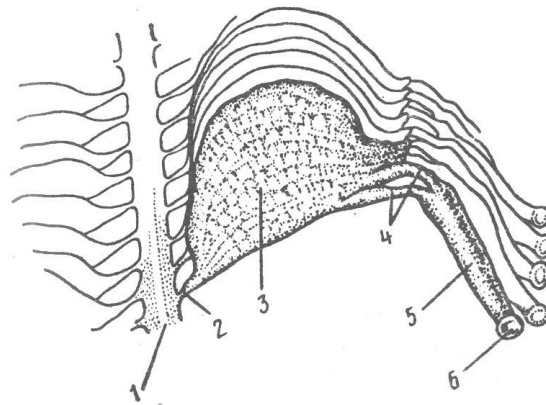


Рис. 198. Відпрепарована ділянка радіального амбулакрального каналу:
1 — радіальний амбулакральний канал; 2 — бічні каналці; 3 — ампула; 4 — парні каналці; 5, 6 — амбулакральна ніжка та її присосок

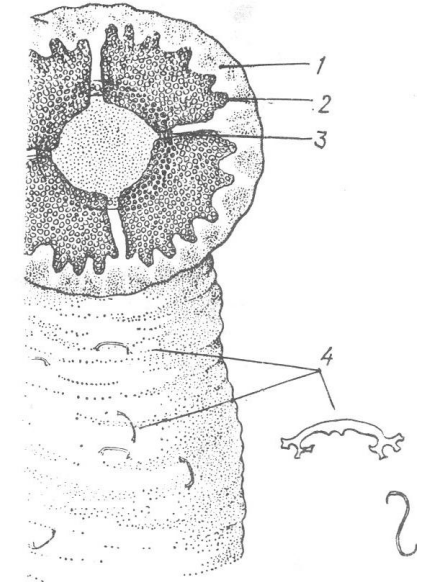
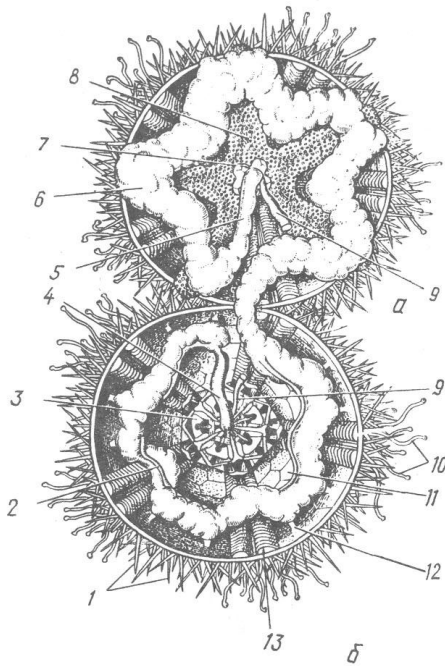


Рис. 199. Скелетні елементи амбулакральної ніжки:
1 — присосок; 2 — пластинки присоска; 3 — кільце присоска; 4 — спікули

Більшість амбулакральних ніжок слугують для руху та дихання. Невелика частина довших та товщих ніжок, що розташовані навколо перистома та на аборальному полюсі, мають чутливу функцію.

Травна система морських їжаків починається ротовим отвором, що оточений п'ятьма зубами аристотелевого ліхтаря. Він веде в розташовану всередині ліхтаря глотку, яка переходить у стравохід, що виходить з ліхтаря, піднімається



майже до аборального полюса, де різко розширюється, переходячи в середню кишку. Остання робить у порожнині тіла дві петлі і закінчується короткою задньою кишкою, що відкривається на аборальному полюсі анальним отвором. Середня кишка має фесстончастий вигляд і прикріплена до тіла брижею (рис. 200).

Рис. 200. Загальний вигляд *Strongylocentrotus droebachiensis* на розтині:

а, б — відповідно оральна та аборальна половини: 1 — голки; 2 — сифон; 3 — аристотелів ліхтар; 4 — стравохід; 5, 6 — задня та середня кишки; 7 — протока статевої залози; 8 — гонада; 9 — осьовий комплекс; 10 — амбулакральні ніжки; 11 — інтєррадіальні пластинки панцира; 12 — мезентерій кишечника; 13 — ампули амбулакральних ніжок

Із кишечником зв'язана тонка трубка — *сифон*. Вона починається на межі між стравоходом та середньою кишкою, йде паралельно до неї і знову в неї впадає біля початку другої петлі. Через сифон проходить проковтнута з їжею вода. Вважається, що сифон виконує дихальну функцію.

У неправильних морських їжаків у зв'язку зі зменшенням об'єму тіла спостерігається скорочення довжини всіх відділів травного тракту.

Правильні морські їжаки живляться переважно рослинною їжею, зокрема водоростями, які зішкрябають з поверхні каміння за допомогою зубів, хоча багато з них всеїдні. Поїдають вони й гідроїдних поліпів, кільчастих червів, губок, асцидій, різні мертві рештки організмів.

Неправильні морські їжаки переважно детритофаги. В їх кишечниках завжди багато піску разом з діатомовими водоростями, форамініферами, фрагментами губок, червів, моллюсків, кишквопорожнинних.

Особливістю живлення морських їжаків, мабуть унікальною, є утворення в їх травному тракті дискретних правильної

форми харчових кульок, вкритих стабільною слизовою оболонкою, що не перетравлюється. Ця оболонка відіграє важливу роль у захисті стінок кишечника від гострих частинок, що можуть бути в їжі. Певні переваги має й процес дефекації — матеріал, що виводиться, має вигляд компактних слизьких кульок, які легко виводяться через анальний отвір.

Спеціальних органів виділення в їжаків немає. Частина екскретів відкладається в шкірі та деяких тканинах, але більшість із них виводиться назовні за допомогою амебоїдних клітин, що містяться в целомічній рідині, у кровоносній та перигемальній системах. Амебоїдні клітини, наповнені екскретами, виходять із тіла через покриви, і передусім найбільш тонкостінні шкірні зябра. Поновлення запасів амебоїдних клітин відбувається в осьовому органі (див. с. 258).

Перигемальна система не має кільцевого каналу, є лише п'ять радіальних каналів.

Кровоносна система їжаків розвинена добре. Паралельно амбулакральному кільцю розташована оральна кільцева кровоносна лакуна, від якої відходять п'ять радіальних лакун, усі вони розташовані у вигляді щілин між радіальними амбулакральними та перигемальними каналами (рис. 201). Крім того, від кільцевої лакуни відходять дрібні бічні розгалуження, які входять у полієві міхури. На протилежному полюсі розташована навколоанальна кільцева лакуна, від якої в інтєррадіусах відходять лакуни до статевих залоз.

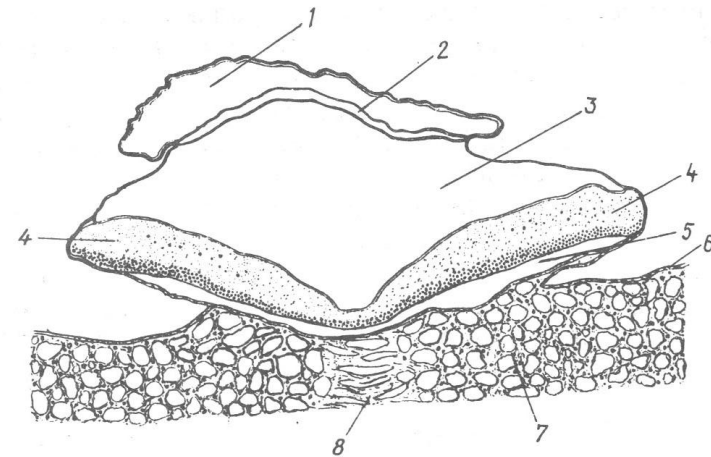


Рис. 201. Поперечний розріз через декальцінований радіус дорослого їжака: 1 — радіальний амбулакральний канал; 2 — радіальна кровоносна лакуна; 3 — радіальний перигемальний канал; 4 — радіальний стьожкоподібний нервовий стовбур; 5 — епіневральний канал; 6 — перитонеальний епітелій; 7 — декальціноване тіло скелетної пластинки; 8 — межа між скелетними пластинками

Обидві кільцеві лакуни з'єднані між собою так званим *осьовим органом*, що має досить складну будову. Він утворений плетивом кровоносних лакун у сполучній тканині, що розташоване між двома осьовими ціломічними синусами; завдяки пульсації правого з них (він носить назву перикардій) викликається рух рідини в кровоносній системі. Крім того, уздовж кишечника тягнуться зовнішня та внутрішня кровоносні лакуни. Бічні гілочки, що від них відходять, утворюють сплетіння на поверхні кишечника. Обидві лакуни з'єднуються в одну, що йде вздовж стравоходу до навкологлоткового кільця. У кровоносну систему кишечника постійно надходять зі стінок кишечника поживні речовини, які потім через осьовий орган та радіальні лакуни розносяться по всьому тілу, отже, основна функція кровоносної системи — транспорт поживних речовин.

Газообмін у їжаків пов'язаний з ціломічною рідиною, в якій поряд з іншими є клітини з дихальними пігментами (ехінохромом, спінохромом тощо). Особливо інтенсивний газообмін проходить у так званих *перистомальних зябрах*, що є вип'ячуваннями особливої ділянки ротового целома, розташованого навколо стравоходу. Стінки цих зябер вкриті тонким шаром шкіри, і тому розчинений у воді кисень легко проходить крізь них у ціломічну рідину. Певну роль у газообміні відіграє також амбулакральна система та сифон, що супроводжує кишечник.

У нервовій системі морських їжаків найкраще розвинений її ектоневральний відділ, його оральне кільце розташоване паралельно амбулакральному кільцевому каналу на аристотелевому ліхтарі. Від нього відходять п'ять радіальних нервів, які занурені глибоко під шкіру і лежать на дні епіневральних каналів під радіальними перигемальними та амбулакральними каналами (див. рис. 201). Гіпонеуральний відділ нервової системи або недорозвинений (від нього залишаються лише п'ять скупчень нервових клітин, що лежать близько від кільцевого нерва ектоневрального відділу), або в серцеподібних морських їжаків його зовсім немає. Апікальний відділ представлений невеликим кільцевим нервом та п'ятьма інтєррадіальними нервовими тяжами, що іннервують гонади.

Крім численних чутливих клітин, що, як і в усіх голкошкірих, розсіяні по всій поверхні тіла, у морських їжаків є п'ять примітивних вічок, про які вже згадувалось, та невеликі кулько- або булавоподібно потовщені на кінцях видозмінені голки — *сферидії*, які, ймовірно, є органами рівноваги (рис. 202).

Морські їжаки роздільностатеві тварини, гермафродити трапляються дуже рідко. У молодих особин статевий тяж розташований навколо задньої кишки, він має п'ятикутну форму і, розростаючись, дає початок п'ятьом статевим залозам, розташованим інтєррадіально. Від залоз (мішкоподібних яєчників чи сім'яників) відходять статеві протоки, які підходять до великих інтєррадіальних пластинок на аборальному полюсі і відкриваються на них статевими порами.

Закінчуючи огляд внутрішньої будови морських їжаків, слід згадати про так званий *осьовий комплекс*, що характерний і для представників двох наступних класів: *Asteroidea* та *Ophiuroidea*. Він є просторовим об'єднанням осьового органа, кам'янистого каналу з мадрепоровою пластинкою, двох відокремлених ділянок целома — лівого та правого осьових синусів та статевих синусів (ділянки целома навколо задньої кишки, в якому міститься статевий тяж). Детальніше осьовий комплекс розглянемо в класі *Asteroidea*.

Морські їжаки досить плодючі: в яєчнику однієї особини розвивається одночасно 10—60 млн яєць, а розмноження протягом року відбувається кілька разів. Запліднення зовнішнє і відбувається звичайно протягом першої доби після виходу статевих клітин. Ембріональний розвиток завершується утворенням джгутиконосною бластули; у деяких видів на *анімальному полюсі* вона несе ще пучок довших нерухомих джгутиків. Бластула звільняється від оболонки і стає вільноплаваючою личинкою. Після закінчення процесу гастрюляції в будові личинки починаються зміни, які призводять до формування характерної для їжаків білатеральносиметричної личинки *ехіноплутеуса* (рис. 203), яка характеризується наявністю чотирьох — шести пар бічних виростів, так званих *рук* і має всередині досить складний личинковий скелет. Ехіноплутеус веде пелагічний спосіб життя, плаваючи по спіралі і активно поїдаючи дрібні планктонні організми.

Перехід до радіальносиметричної дорослої особини проходить досить швидко (до години) і супроводжується формуванням молоді особини їжака з боку личинки, яка неначе

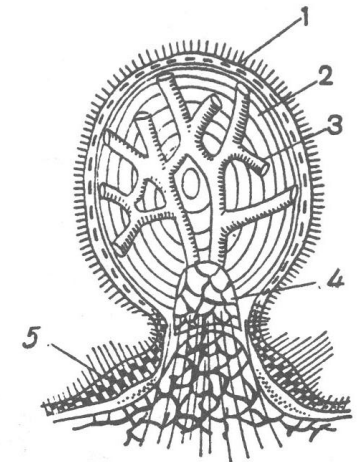


Рис. 202. Сферидій морського їжака (у розрізі):

1 — війчастий епітелій; 2 — вапнякове тіло сферидія; 3 — система каналів; 4 — стебельце сферидія, зчленоване з горбиком панцира; 5 — чутливі клітини

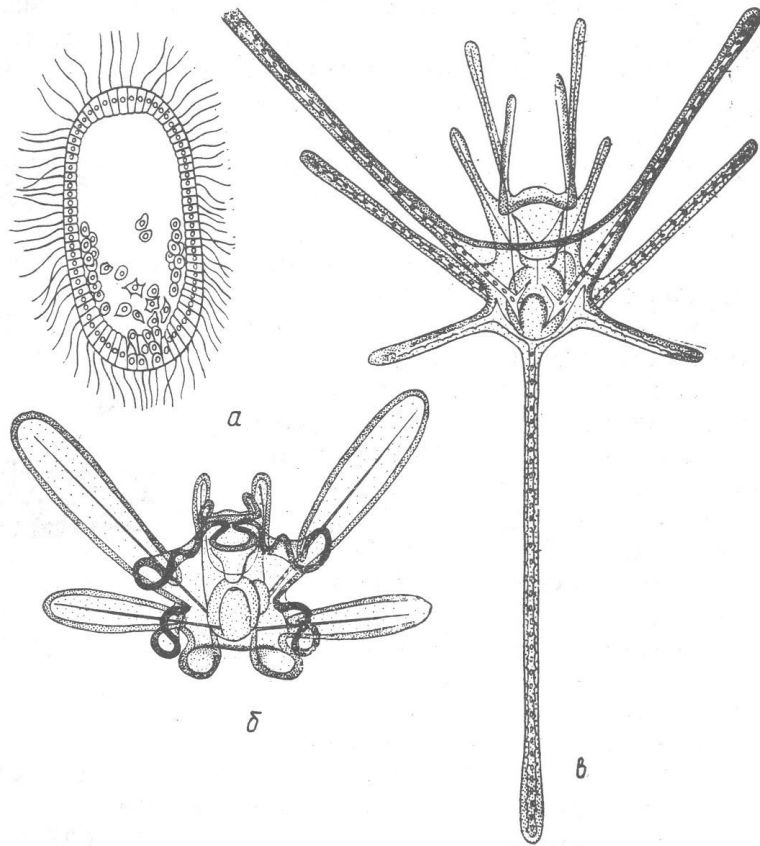


Рис. 203. Личинки морських їжаків:

a — бластула *Echinocyamus pusillus*; *b, c* — ехіноплутеуси *Clypeaster humilis* та *Loevenia elongata* відповідно

вібруньковується з ехіноплутеуса, більша частина якого руйнується. Під час метаморфозу, коли починається редукція рук, тіло тварини стає більш компактним і важким і осідає на дно; тільки-но сформований їжак починає повзати.

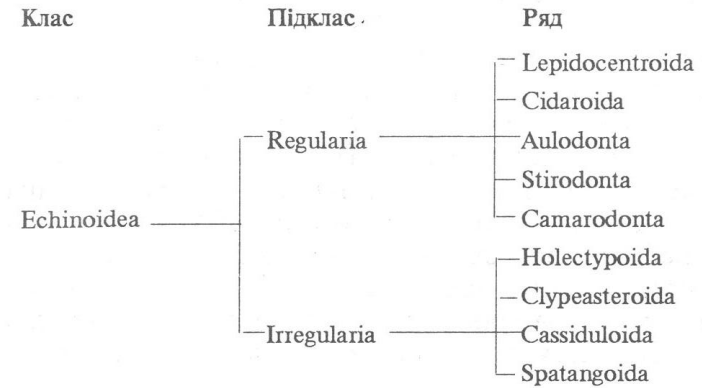
У деяких морських їжаків, що мають великі багаті на жовток яйця, розвиток прямий.

Незважаючи на міцний панцир та отруйні педицеларії, морських їжаків залюбки поїдає багато інших тварин: морські зірки, ракоподібні, червононогі молоски, птахи, морська видра, псці. Існують спостереження, що птахи піднімають їжаків і кидають їх із висоти на скелі, після чого викльовують м'які частини.

Ікра деяких видів морських їжаків дуже поживна і використовується в їжу людиною в сирому, підсоленому або від-

вареному вигляді. Її також консервують для довгого зберігання.

Клас Echinoidea включає два підкласи та дев'ять рядів.



ПІДКЛАС ПРАВИЛЬНІ ЇЖАКИ (REGULARIA)

До цього підкласу належать морські їжаки, що мають власне ознаки, відмічені для всього класу. Тіло їх має більш-менш кулеподібну форму, анальний отвір лежить в центрі перипрокта. До підкласу належить більшість сучасних поширених видів.

Ряд Лепідоцентроїди (Lepidocentroida). Більшість видів цього ряду вимерли приблизно 250 млн років тому, і до наших днів дожили лише представники підряду шкірястих їжаків (*Echinopothugiina*). Як вже згадувалось, скелетні пластинки панцира в них роз'єднані ділянками шкіри, завдяки чому вони рухомі й можуть заходити одна за одну. Більшість лепідоцентроїдів глибоководні, хоча кілька видів знайдено на невеликій глибині; так, пурпурово-червона *Agaesonia thetidis* живе в прибе-

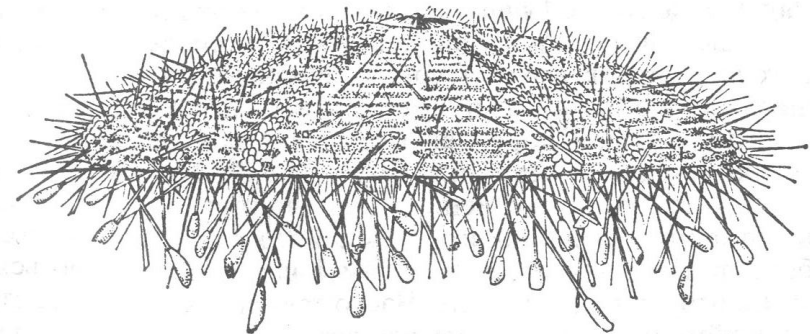


Рис. 204. Ряд Lepidocentroida: *Hydrosoma luculentum*

режних водах Нової Зеландії. Вийнята з води, вона відразу здувається, і її сферичний панцир перетворюється на диск через втрату рідини. На глибині 200—400 м живе *Hydrosoma luculentum*, що має цікаву будову голок з копитоподібними розширеннями на кінцях (рис. 204).

Ряд Списоносні (*Cidaroida*). Представники цього ряду, на відміну від інших їжаків, не мають перистома, і навколоротове поле в них повністю вкрите амбулакральними та інтерамбулакральними пластинками. Поряд з невеликими голками на радіальних пластинках на інтеррадіусах у них є нечисленні товсті дуже довгі голки (рис. 205) різної форми: гладенькі, ребристі або схожі на спис (звідки й назва ряду). Більшість списоносних віддають перевагу малим глибинам (до 500 м), хоча трапляються і значно глибше. Звичайно вдень вони ховаються, а вночі виходять на своїх голках-ходулях.

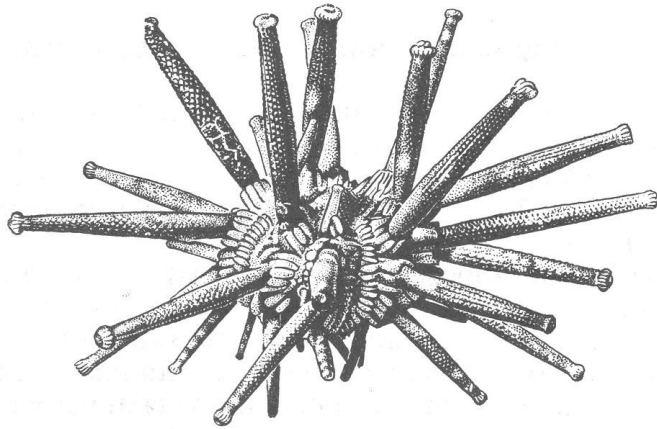


Рис. 205. Ряд *Cidaroida*: *Eucidaris tibuloides*

Ряд Аулодонти (*Aulodonta*). Найвідоміша родина цього ряду — діадемові (*Diadematidae*), що мають численні довгі й тонкі голки (іноді на вершині вони розширюються — рис. 206), зі спіральнорозташованими шипиками, гострі вершини яких спрямовані назад. Шкіра навколо голок має залозисті клітини, які виділяють отруйний секрет. Голки дуже рухливі й миттєво реагують на найменше подразнення. Якщо людина ледь доторкнеться до такого їжака, його голки впиваються глибоко в тіло, закорюються там і часто обломлюються; виділена отрута збільшує біль. Часто такі скабки викликають важкі гнійні процеси. Діадемові дуже поширені в субтропічних та тропічних водах.

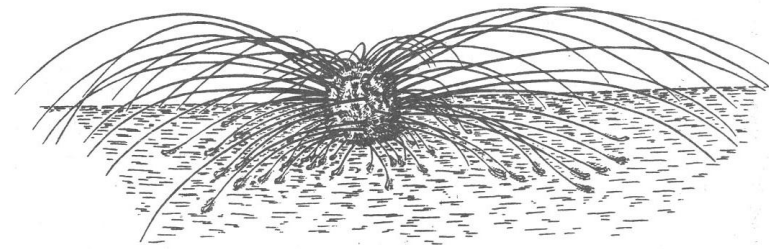


Рис. 206. Ряд *Aulodonta*: *Plesiodiadema indicum*

Ряд Списоподібнозубі (*Stirodonta*). Найважливіша ознака представників ряду — наявність на зубах аристотелевого ліхтаря внутрішнього кілеподібного виступу, що робить їх схожими на спис. Панцир *Stirodonta* вкритий довгими міцними голками. Найбільш відомі види родини *Arbaciidae*, наприклад досить звичайний у Середземному морі біля берегів Африки *Arbacia lixula*, що живе на скелях у зоні прибою у вузьких розщелинах. Ніжки його мають досить сильні присоски, за допомогою яких він може підніматись по абсолютно прямовисних скелях у пошуках їжі.

Ряд Камародонти (*Camardonta*). До цього ряду належать усі інші правильні їжаки, у тому числі основна частина істівних видів. Представники ряду мають особливо міцний жувий апарат. Внутрішні відростки (епіфізи) щелеп (пірамідок) аристотелевого ліхтаря з'єднуються, утворюючи склепіння, звідки й назва ряду (*camara* — склепіння).

Одна з найвідоміших родин морських їжаків — *Strongylocentrotidae*, серед яких багато істівних, як наприклад, найбільший серед сучасних їжаків *Strongylocentrotus franciscanus* (їх діаметр досягає 25 см), що мешкає біля узбережжя Каліфорнії (США), або значно менший (діаметр до 4 см) *Hemientrotus pulcherrimus*, якого добувають у великій кількості (до 16 тис. тонн на рік) біля берегів Японії.

Цікаву будову голок мають представники родини *Echinometridae*, що живуть на літоралі Індійського та Тихого океанів.

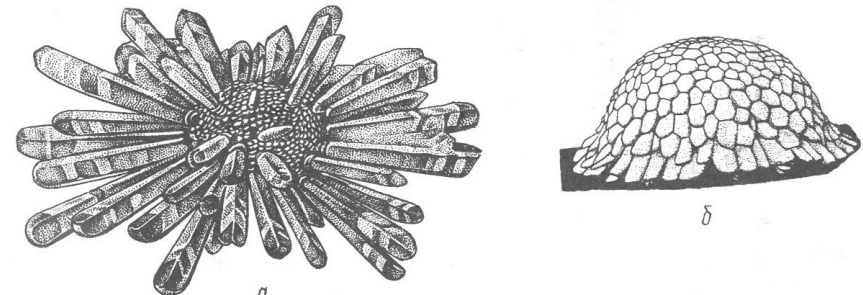


Рис. 207. Ряд *Camardonta*:
а — *Heterocentrotus mammillatus*; б — *Podophora pedifera*

нів. Так, *Heterocentrotus mammillatus* (рис. 207, а) має товсті міцні голки різної довжини, що використовуються при ритті піроку у коралових вапняках, а *Podophora pedifera* (рис. 207, б), що живе в зоні сильного прибою, вкритий зверху короткими багатокутними голками, а по краю оральної сторони — лопатоподібними.

Деякі види їжаків із цієї родини завдають певної шкоди портовим спорудам. Так, пурпурний стронгілоцентротус (*S. purpuratus*), вкритий численними міцними пурпурного кольору голками, висвердлює ними заглиблення в сталевих сваях. Серед їжаків родини *Toxoneustidae* є також їстівні види, але є й отруйні, отрута яких небезпечна і для людини. Укол голкою *Toxoneustes pileolus* одного пальця викликає тимчасовий параліч майже всього тіла.

ПІДКЛАС НЕПРАВИЛЬНІ ЇЖАКИ (IRREGULARIA)

Тіло неправильних їжаків сильно сплюснене в орально-аборальному напрямі і має різну форму. Анальний отвір зміщується по інтєррадіусу з центра аборального полюса до краю, а іноді й на оральний полюс. Інтєррадіус, на якому розташований анальний отвір, називається заднім, а протилежний йому радіус — переднім. Інші радіуси та інтєррадіуси розташовуються більш-менш симетрично по боках площини, проведеної через передній радіус та задній інтєррадіус, через що тіло тварини стає білатеральносиметричним (рис. 208). Амбулакральні ніжки верхньої частини

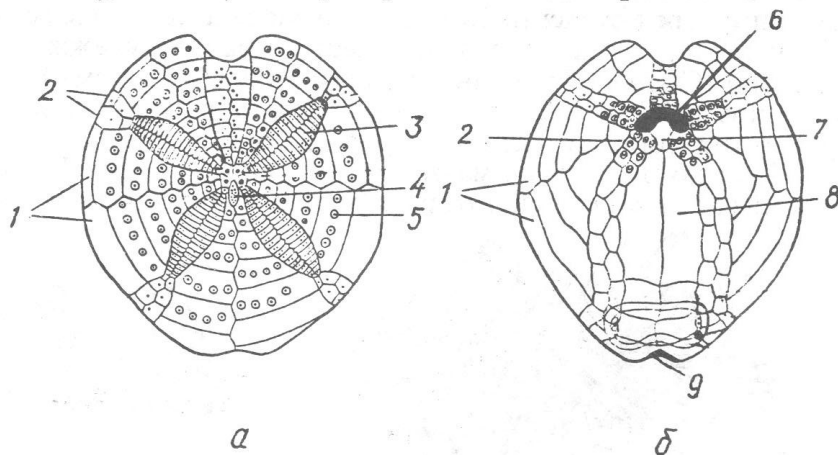


Рис. 208. Схема будови панцира неправильних їжаків — зі спинної (а) та черевної (б) сторін:

1, 2 — інтєрамбулакральні та амбулакральні пластинки; 3 — петалоїд; 4 — мадрепорова пластинка; 5 — горбки для прикріплення голки; 6 — ротове поле; 7 — скребок; 8 — грудні пластинки; 9 — анус

тіла втратили функцію руху і перетворились на органи дихання — шкірні зябра.

До підкласу *Irregularia* належать чотири ряди. Представники двох з них — *Holactyroida* та *Cassiduloida* — процвітали в юрському та крейдяному періодах мезозойської ери, після чого майже вимерли, і до наших днів дійшли два види першого і близько 30 видів другого ряду. Розглянемо два інші ряди — *Clypeasteroida* та *Spatangoida*.

Ряд Щитоподібні (*Clypeasteroida*). Тіло щитоподібних дуже сплюснене і лише в небагатьох видів трохи потовщене. Його обриси майже колоподібні, іноді по краях є наскрізні отвори, як, наприклад, у *Echinodiscus biperforata*, або вирізи, як у *Rotulus orbiculus* (рис. 209). На верхній частині тіла є характерна фігура у вигляді п'ятипелюсткової квітки, що утворена розширеними амбулакральними рядами (*петалоїдами*). Голки панцира коротенькі й ніжні; вони так густо вкривають тіло їжака, що справляють враження оксамитового покриття. Більшість представників ряду живе в тропічних морях на м'якому ґрунті.

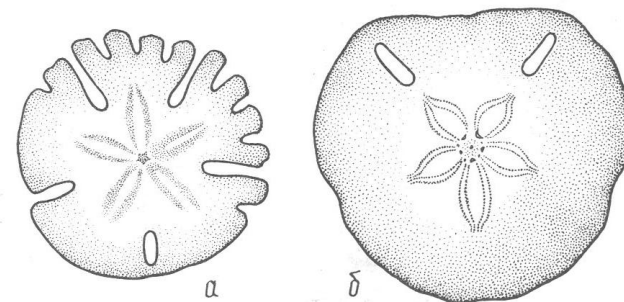


Рис. 209. Ряд *Clypeasteroida* (панцири):
а — *Rotulus orbiculus*; б — *Echinodiscus biperforatus*

Ряд Серцеподібні (*Spatangoida*). У багатьох *Spatangoida* на зовнішньому кінці переднього радіуса є заглиблення, через що їх тіло набуває серцеподібної форми, але серед них є й види яйцеподібні, пляшкоподібні тощо. У ряду видів не тільки анальний, але і ротовий отвір переміщується по передньому радіусу вперед, іноді до краю тіла, і тоді білатеральність таких їжаків ще більше посилюється (рис. 210).

На відміну від щитоподібних, у серцеподібних верхня частина тіла опукла, і на ній є чотири петалоїди. У внутрішній будові серцеподібних є також ряд відмін — у них немає аристотелевого ліхтаря, і має місце редукція однієї, двох або трьох гонад.

Представники ряду живуть у м'якому ґрунті, закопуючись у нього на два або й більше сантиметрів (до 15—20 см) і розшуковуючи в цьому шарі їжу або добуваючи її в інший спосіб. Коли їжак сидить у ґрунті, з поверхнею його зв'язує

вертикальний хід (трубка), стінки якого укріплені слизистими виділеннями їжака. Через цей хід завдяки енергійним рухам голок створюється кругообіг води, який забезпечує киснем шкірні зябра, що розташовані на петалоїдах. Вертикальний хід використовується також для добування їжі: передні амбулакральні ніжки значно видовжуються, і за до-

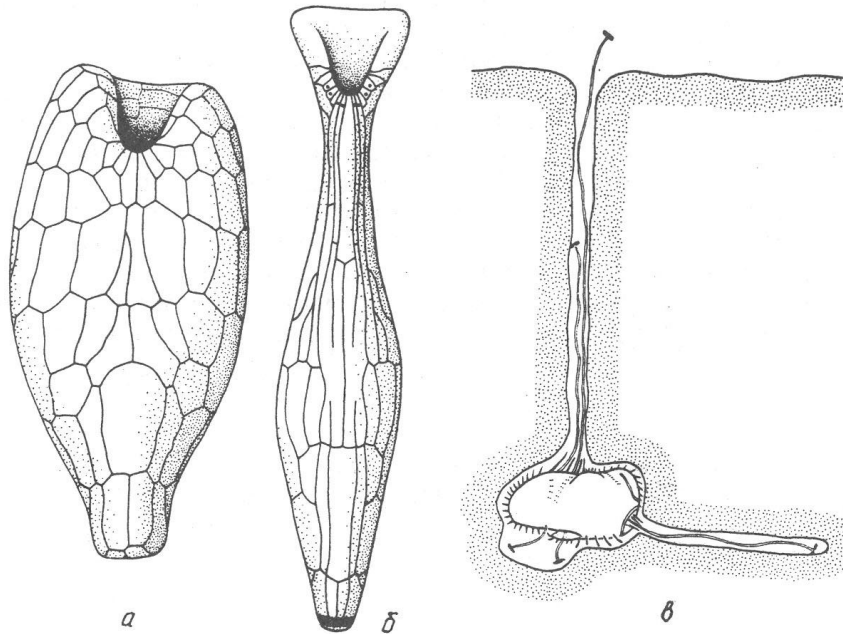


Рис. 210. Ряд Spatangoida:

а — *Pourtalesia jeffreysi*; б — *Echinozygra paradoxa*; в — схема розташування їжака в ґрунті

помогою їх потовщеного липкого кінця на поверхні ґрунту навколо ходу досить швидко збирається необхідна кількість їжі. Потім ніжки втягуються в нірку, і їжа передається голками до рота. Водночас задні ніжки розтягуються назад у задню трубку, куди спрямовуються екскременти.

ПІДТИП АСТЕРОЗОЇ (ASTEROZOA)

У цьому підтипі об'єднано два класи: Морські зірки (*Asteroidea*) та Офіури, або Змієхвостки (*Ophiuroidea*).

КЛАС МОРСЬКІ ЗІРКИ (ASTEROIDEA)

Представники цього класу — мешканці морів та океанів, які ніколи не трапляються у водах із солоністю нижче 30 ‰.

Лише один вид *Marthasterias glacialis* зустрічається в Чорному морі поблизу Босфора (див. рис. 229, б). Відомо понад 300 викопних та близько 1500 сучасних видів.

Розміри тіла — від одного до 80 і більше сантиметрів. Зірки часто яскраво забарвлені в найрізноманітніші кольори, іноді строкато.

Тіло морських зірок більш-менш сплюснене по орально-аборальній осі; у ньому, за невеликими винятками, розрізняють центральний *диск*, що поступово переходить у радіальні *промені*, або *руки*. Руки можуть бути зовсім короткі, як, наприклад, у *Patiria rectinifera*, що часто трапляється в Японському морі. Вони можуть лише трохи виступати по краях диска, і тоді тіло набуває форму п'ятикутника, або бути довшими, і довжина *радіуса* тіла (відстань від центра до кінця променя) значно перевищуватиме довжину *інтеррадіуса* (відстань від центра диска до його краю між радіусами). Оральною стороною морські зірки завжди звернені до субстрату. Типовою для зірок є п'ятипроменева будова, проте досить численні види — з шістьма або й більше (до 50) променями.

Поверхня тіла вкрита тонкою кутикулою, під нею міститься одношаровий війчастий епітелій, в якому, крім епітеліальних, є залозисті клітини (рис. 211). Основну масу стінки тіла (шкіри) становить сполучна тканина, у товщі якої залягають вапнякові пластинки скелета та м'язові волокна. Зсередини шкіра вистелена перитонеальним епітелієм, що обмежує целом.

На відміну від морських їжаків, тіло зірок не вкрите суцільним панцирем. Їх скелет складається з численних вапнякових пластинок, з'єднаних між собою сполучною тканиною та м'язами. Скелет оральної сторони розвинений сильніше, ніж протилежної, аборальної. По оральній і частково бічній стороні кожного променя розташовані вісім рядів скелетних пластинок (рис. 212). По краю кожного променя міститься один або два ряди *крайових*, або *маргінальних*, пластинок, до середини від них — по ряду *амбулакральних* і по центру — два ряди *амбулакральних пластинок*, що розташовані під кутом одна до одної, утворюючи двосхилий дах над амбулакральною борозною. На кожній амбулакральній пластинці є невелике заглиблення, через яке проходить каналце амбулакральної ніжки.

Будова скелетних пластинок навколоротової ділянки тіла дещо інша. Тут перші амбулакральні пластинки значно розширені й перетворюються на оральні, а перші амбулакральні, теж розширені, мають загострені, так звані зубні відростки, напрямлені до ротового отвору. Ступінь розвитку

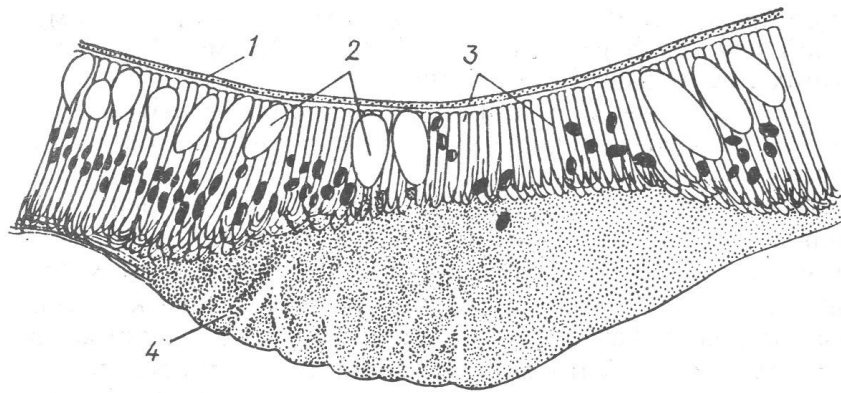


Рис. 211. Розріз через зовнішню стінку тіла *Asterias rubens*:
1 — кутикула; 2 — залозисті клітини; 3 — клітини епітелію; 4 — шар нервової тканини

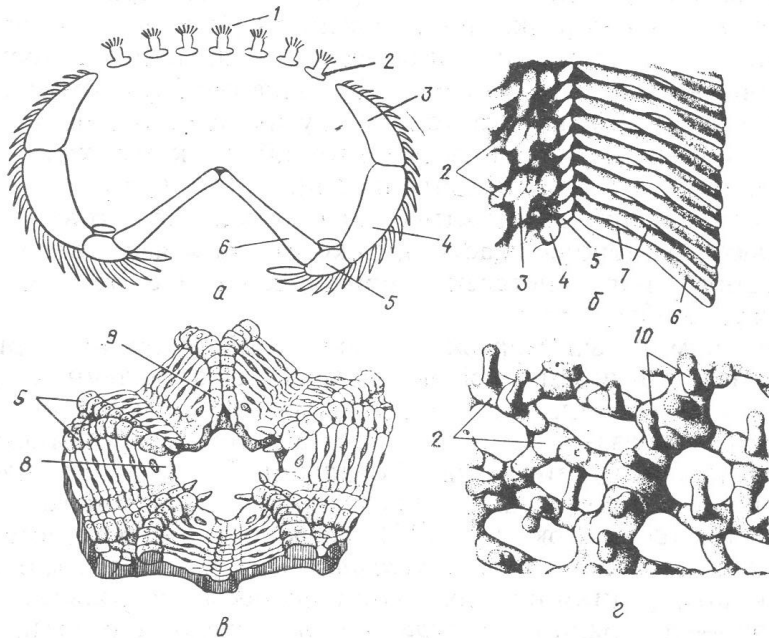


Рис. 212. Скелет морських зірок:

a — схема розташування скелетних пластинок на поперечному розрізі променя; *b* — вигляд зовні скелетних пластинок амбулакрального жолобка; *в* — скелетні пластинки навколо ротової ділянки; *г* — абсорбційний скелет (вигляд зверху); 1 — паксили; 2 — пластинки абсорбційного скелета; 3 — верхня крайова пластинка; 4 — нижня крайова пластинка; 5, 6 — адамбулакральна та амбулакральна пластинки; 7 — отвори для амбулакральних ніжок; 8 — перша амбулакральна (оральна) пластинка; 9 — перша амбулакральна пластинка із зубним відростком; 10 — голки

скелета абсорбційної сторони в різних видів різний. Скелет складається з вузьких вапнякових пластинок, що можуть утворювати неправильну сітку або вкривати всю поверхню.

Серед скелетних пластинок абсорбційної сторони виділяється велика мадрепорова пластинка.

Скелетні пластинки як оральної, так і абсорбційної сторін несуть на своїй поверхні (крім пластинок амбулакрального ряду) численні скелетні придатки, здебільшого у вигляді голок та шипів. Голки можуть бути простими або у вигляді так званих *паксил* — вапнякових стовпчиків із дрібними шипиками та голками на верхівці. Як і в морських їжаків, частина голок видозмінена в педицелярії різної форми (рис. 213), що мають такі самі, як і в їжаків, функції — санітарну та захисну.

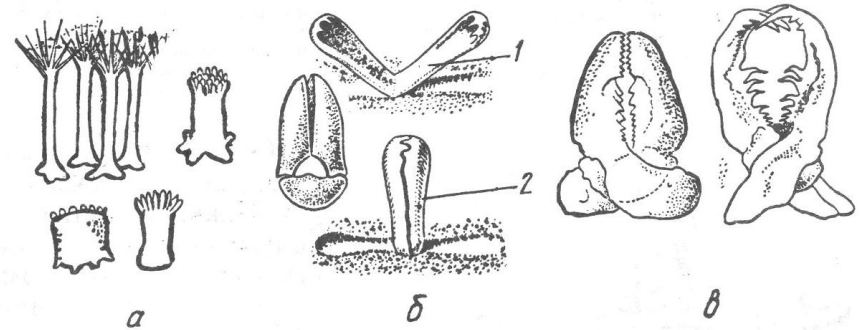


Рис. 213. Паксили (*a*) та педицелярії (*б, в*) морських зірок:
1 — відкрита педицелярія; 2 — закрита

Амбулакральна система морських зірок подібна до такої в морських їжаків, проте є невеликі відмінності. Мадрепорова пластинка веде в ампулу і далі в кам'янистий канал, стінки якого вкриті вапняковими кільцями. Канал може бути звичайним або навіть спіральним обвивати осевий орган. Оральний кінець каналу зв'язаний з навколоротовим кільцевим каналом, що оточує ротовий отвір. Зверху на амбулакральному кільці попарно розташовані *тідеманові тільця*, їх звичайно буває дев'ять; в одному з інтеррадіусів на місці тідеманового тільця впадає кам'янистий канал. Існує думка, що тідеманові тільця виконують функцію лімфатичних вузлів і продукують амебоцити, як і лімфоїдна частина осевого органа. У кільцевий канал можуть впадати *полієві міхури* (іноді їх немає). Число їх варіює, іноді їх буває кілька навіть в одному інтеррадіусі.

Від кільцевого каналу беруть початок радіальні амбулакральні канали, які проходять до кінця кожного променя по дну амбулакральних борозенок під захистом амбулакральних пластинок орального скелета. По обидва боки від радіальних каналів відходять численні бічні відгалуження, які проходять

через отвори між амбулакральними пластинками і з'єднуються з амбулакральними ніжками. Всередину тіла від кожного з бічних каналців відходить ампула — тонкостінний мускулястий пухирець. На кінці амбулакральної ніжки є добре розвинений присосок (рис. 214), його немає лише на ніжках, розташованих на кінці променя. Тут амбулакральні ніжки виконують дотикову функцію.

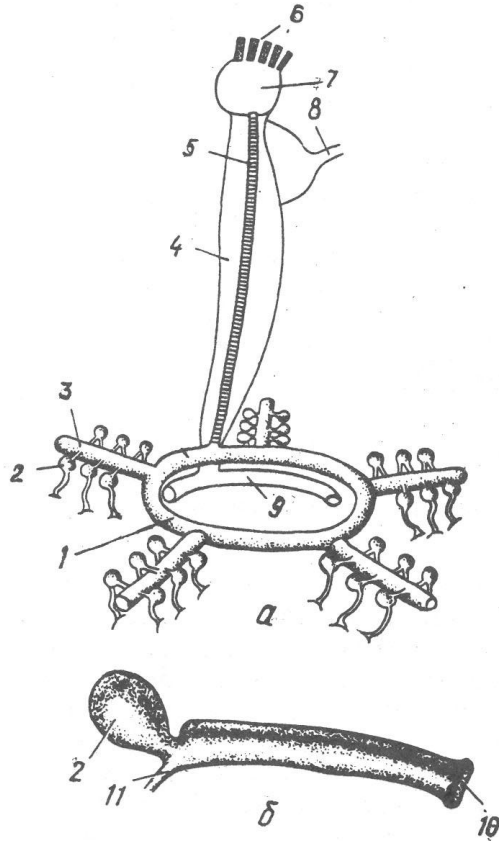


Рис. 214. Амбулакральна система морської зірки:

a — схема будови; *б* — амбулакральна ніжка; 1 — кільцевий канал; 2 — ампула амбулакральної ніжки; 3 — радіальний канал; 4 — осьовий синус; 5 — кам'янистий канал; 6 — мадрепорова пластинка; 7 — ампула; 8 — статевий столон; 9 — оральне перигемальне кільце; 10 — присосок; 11 — бічна гілочка радіального каналу

Основна функція амбулакральних ніжок — рух. Ніжки можуть скорочуватись або витягуватись у будь-якому напрямі. Скорочення відбувається завдяки роботі поздовжніх м'язів, що залягають в їхніх стінках, розтягування — внаслідок гідростатичного тиску амбулакральної рідини, яка нагнітається в ніжку з ампули при її скороченні. Витягуючи групу ніжок, зірка чіпляється присосками до субстрату, при цьому зчеплення

посилюється клейким слизом, що виділяється залозистими клітинами епітелію присоска. Потім ніжки скорочуються, рідина повертається в ампули, і зірка підтягує своє тіло. Далі ніжки відриваються від субстрату, витягуються, і все повторюється. У такий спосіб, при одночасній роботі багатьох ніжок, зірка рухається.

Травна система морських зірок пряма і дуже коротка. Ротовий отвір оточений м'якою перистомальною мембраною, що дає змогу йому широко розтягуватись. Від ротового отвору відходить коротенький стравохід, який переходить у

шлунок, розділений звуженням на два відділи. Перший — *кардіальний шлунок*, який може вивертатись назовні, має п'ять радіальних кишень; від другого — *пілоричного шлунка* — відходять п'ять радіальних трубчастих виростів, що заходять у промені і тут роздвоюються, перетворюючись на парні канали гроноподібних травних залоз, які іноді називають

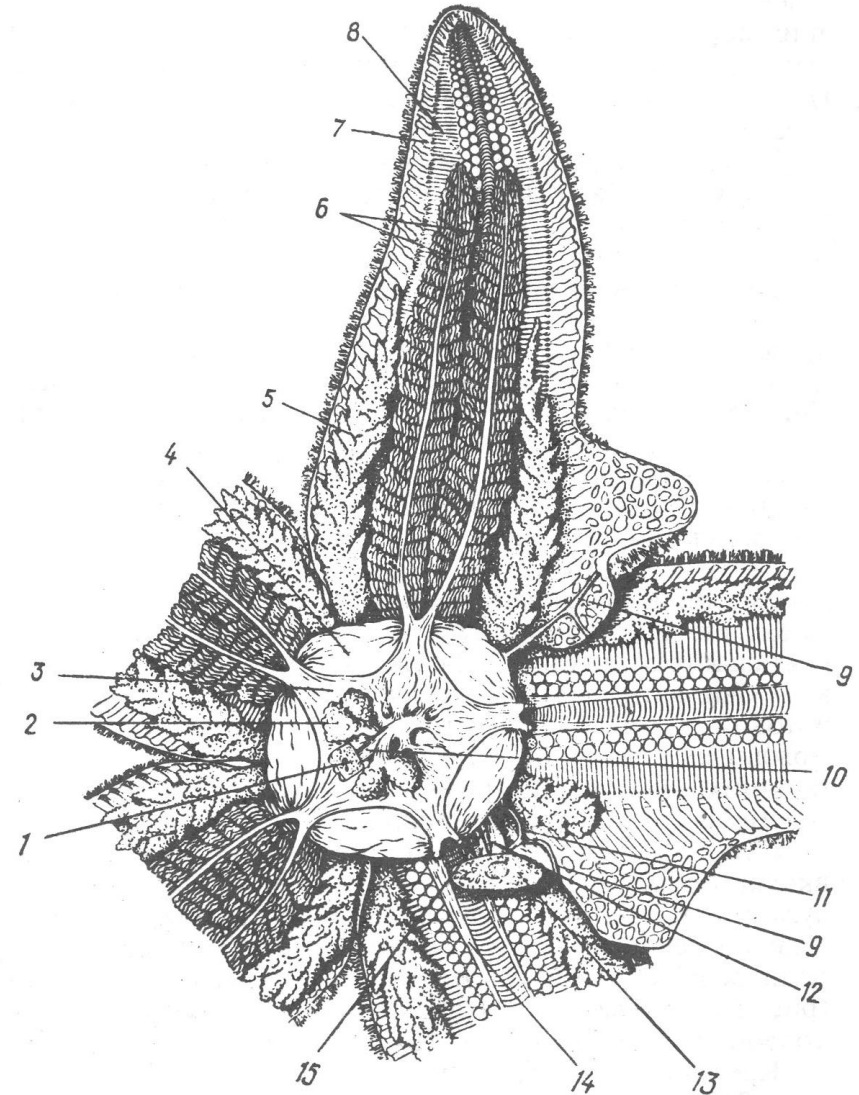


Рис. 215. Фрагмент розтину зірки *Asterias rubens* (вигляд з аборальної сторони): 1 — ділянка шкіри з анальним отвором; 2 — ректальні залози; 3 — пілоричний відділ шлунка; 4 — кардіальний відділ шлунка; 5 — гонада; 6 — печінкові виростки; 7, 8 — бічні та амбулакральні пластинки; 9 — статевий столон; 10 — задня кишка; 11 — статева протока; 12 — стінка осьового синуса; 13 — ділянка шкіри з мадрепоровою пластинкою; 14 — м'язи-ретрактори шлунка; 15 — кам'янистий канал

печінковими (рис. 215). Ці залози продукують ряд ферментів, що прискорюють перетравлення їжі. Тут же відбувається всмоктування поживних речовин. Пілоричний шлунок продовжується коротеньким тонким кишечником, від якого відходять два гронаподібні сліпі вирости; їх функція поки не відома. Потім іде ледь помітна пряма кишка, яка закінчується в центрі аборальної поверхні мікроскопічним анусом. У деяких морських зірок будова травної системи може бути спрощена, при цьому зникають задній відділ кишечника і анус. Неперетравлені рештки їжі у всіх зірок викидаються назовні через рот.

Більшість морських зірок — активні хижаки, що поїдають різних молюсків, ракоподібних, кишковопорожнинних, губок, інших голкошкірих, риб або їхні трупі. Серед зірок є й такі, що поїдають лише певні види тварин. Утримання жертви, розкривання стулок молюсків тощо відбувається за допомогою амбулакральних ніжок на рухливих руках. При нападі на велику здобич зірка вивертає свій кардіальний шлунок і огортає ним жертву, після чого починається її перетравлення. Цей процес закінчується в тілі зірки після того, як шлунок разом з напівперетравленою їжею особливими м'язами втягується назад. Проте серед зірок є й детритофаги, абсолютні або часткові. Встановлено, що частинки детриту, що потрапляють на оральну сторону морської зірки, переносяться разом зі слизом уздовж амбулакральних борозенок за допомогою амбулакральних ніжок та війок. У ряду морських зірок, що живляться детритом, відзначено великі розміри ректальних сліпих виростів, які регулярно скорочуються, виконуючи роль водяного насоса. При цьому вода надходить у ротовий отвір, а виводиться через анус. Доведено також можливість адсорбції епідермальними клітинами зірок органічних речовин, що розчинені у воді, і подальша їх асиміляція органами травної системи.

Перигемальна, або псевдогемальна система включає навколоротовий та радіальні канали, від яких відходять розгалуження в стінки амбулакральних ніжок, та каналці, які з'єднуються із загальним целомом. У зірок перигемальні канали розділені вертикальною перегородкою на дві частини (рис. 216). Як вже згадувалось, у товщі перегородок міститься кровоносна система.

Кровоносна система побудована за променевим типом (рис. 217). Від орального кільця в промені відходять радіальні кровоносні лакуни, що містяться в перегородці перигемальних каналів, і осьовий орган, який іде до аборальної сторони тіла. Він має вигляд довгастого мішка, що складається з

губчастої сполучної тканини, пронизаної густою сіткою кровоносних лакун. Біля аборальної сторони ця сітка судин переходить в аборальне кільце, яке залягає всередині статевого тяжа. Від аборального кровоносного кільця відходять лакуни до гонад.

До кровоносної системи слід, як і в їжаків, віднести перикардій (ділянку целома, що входить до складу осьового комплексу); його пульсація зумовлює проштовхування рідини в кровоносних лакунах осьового органа.

Осьовий комплекс (рис. 218) проходить в одному з інтеррадіусів між оральною та аборальною стінками тіла зірки. Він відокремлений від загального целома сполучнотканинними стінками. Внутрішня порожнина осьового комплексу поділяється на дві половини (правий та лівий осьові синуси). Правий синус (перикардій) розташований дещо ближче до аборальної сторони. Посередині осьового комплексу через обидва синуси проходять осьовий орган та кам'янистий канал із мадрепоровою пластинкою.

Функції осьового комплексу досить різноманітні. Рух води через мадрепорову пластинку регулює гідростатичний тиск в амбулакральній системі. У товщі осьового органа утворюються амебоцити, що вільно рухаються в порожнині тіла, тобто він виконує функцію лімфатичної залози, і, крім того, тут накопичуються продукти розпаду. Аборальна частина осьового органа постачає кров статевим

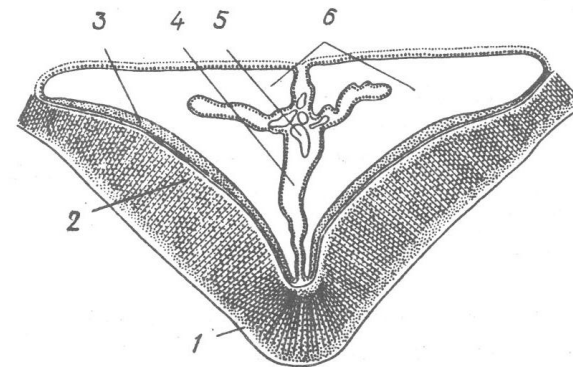


Рис. 216. Поперечний розріз променя нижче радіального амбулакрального каналу:

1 — зовнішній епітелій; 2, 3 — ектоневральна та гіпоневральна нервові системи; 4 — перегородка; 5 — радіальні лакуни кровоносної системи; 6 — перигеммальні радіальні канали

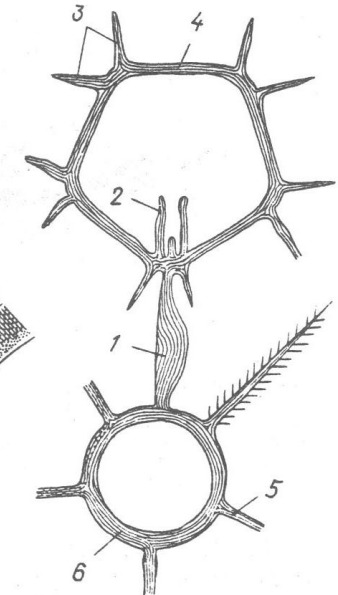


Рис. 217. Схема кровоносної системи морської зірки

1 — осьовий орган; 2 — гілки до кишечника; 3 — гілки до гонад; 4 — аборальне кільце; 5 — радіальний канал; 6 — оральне кільце

залозам і, можливо, виконує ще й функцію залози внутрішньої секреції. Аборальний відділ осьового синуса (перикардій), як уже згадувалось, здатний скорочуватись, викликаючи рух крові в осьовому органі.

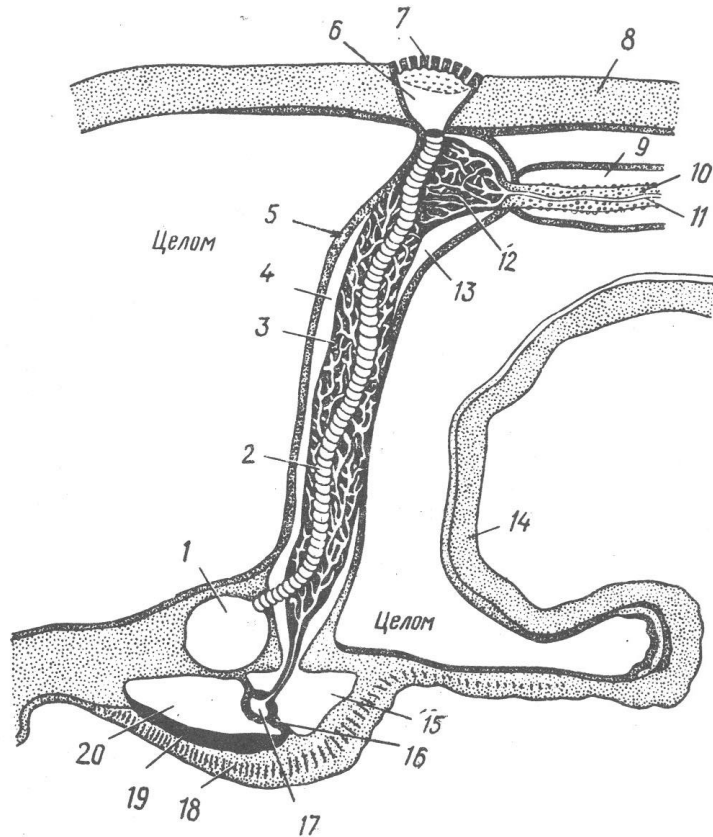


Рис. 218. Схема будови осьового комплексу морської зірки (вертикальний зріз через інтєррадіус):

1 — кільцевий канал амбулакранальної системи; 2 — кам'янистий канал; 3 — оральний відділ осьового органа; 4 — лівий осьовий синус; 5 — стінка осьового синуса; 6 — ампула; 7 — мадрепорова пластинка; 8 — стінка тіла; 9 — статеий синус; 10 — статеий столон; 11 — аборальна кровоносна лакуна; 12 — аборальний відділ осьового органа; 13 — правий осьовий синус; 14 — стінка шлунка; 15 — внутрішнє перигемальне кільце; 16 — септа; 17 — кільцева оральна кровоносна лакуна; 18, 19 — ектоневральна та гіпонеувральна нервові системи; 20 — зовнішнє перигемальне кільце

Дихають морські зірки за допомогою шкірних зябер — численних тонкостінних вип'ячувань стінок тіла, в які заходить порожнина тіла; найбільше їх на аборальній стороні та по боках променів. Кисень крізь шкіру надходить безпосередньо в целомічну рідину. Газообмін відбувається і через інші тонкостінні ділянки тіла, у тому числі амбулакранальні ніжки.

Нервова система зірок типова для голкошкірих: вона включає всі три різною мірою розвинені відділи (рис. 219). Ектоневральний відділ залягає майже цілком у зовнішньому епітелії і, крім плетива нервових клітин, має їх згущення у вигляді радіальних нервів, що йдуть уздовж дна амбулакранальних борозенок, та навколоротового нервового кільця, з яким вони з'єднуються. У гіпонеувральному відділі, що межує з ектоневральним, є також добре розвинені радіальні нерви, в той час коли гіпонеувральне кільце недорозвинене. Апікальний відділ нервового апарату представлений п'ятьма радіальними тяжами, розташованими в целомічному епітелії на аборальній стороні тіла; усі вони з'єднуються між собою на аборальному полюсі.

Із спеціальних органів чуття в більшості зірок є примітивні вічка типу очних ямок (рис. 220), які розташовані на кінці кожного променя біля основи видозміненої в щупальце амбулакранальної ніжки. Слід, проте, відзначити, що й позбавлені очей морські зірки реагують на зміну інтенсивності освітлення, сприймаючи її нервовими клітинами, розсіяними в шкірі.

Незважаючи на те, що морські зірки, як і інші голкошкіри, мають досить примітивну будову нервової системи і в них

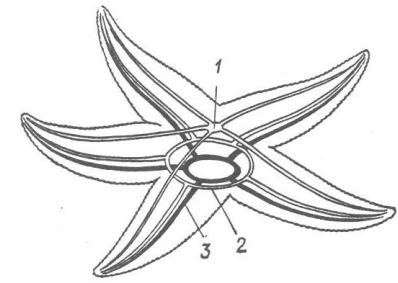


Рис. 219. Схема будови нервової системи морської зірки:

1, 2, 3 — відповідно апікальний, гіпонеувральний та ектоневральний відділи

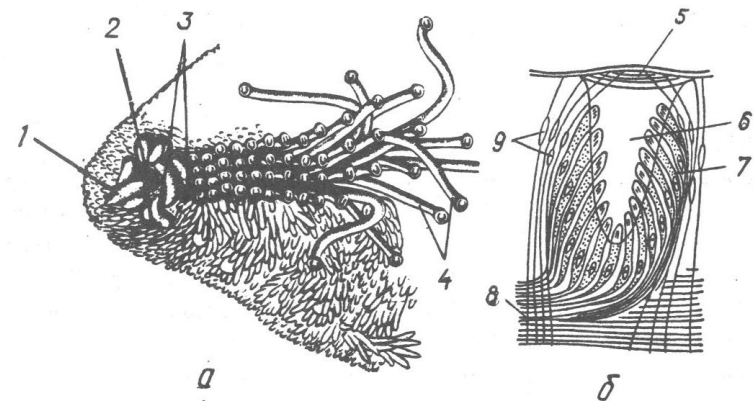


Рис. 220. Органи чуття морської зірки:

а — кінець променя; б — схема будови вічка; 1 — кінцеве щупальце; 2 — вічко; 3 — голки, що оточують щупальце; 4 — амбулакранальні ніжки; 5 — лінза; 6 — очна ямка; 7 — чутливі клітини; 8 — нервові волокна; 9 — опорні клітини

немає ніяких мозкових гангліїв, було експериментально доведено, що в деяких зірок можна виробити умовні рефлекси.

Більшість морських зірок роздільностатеві, проте відомі й випадки гермафродитизму в різних його проявах. Так, у *Marthasterias glacialis*, поряд із роздільностатевими, трапляються особини з мозаїчними гермафродитними гонадами, а в деяких популяціях *Asterina gibbosa* гонади молодих особин продукують сперматозоїди, а в старшому віці — яйцеклітини. Статевого диморфізму, як правило, немає, але інколи в період розмноження особини різної статі різко відрізняються за розміром та забарвленням.

Гонади розташовані попарно в кожному промені, починаючись від його основи (рис. 221, див. також рис. 215), і в статевозрілих особин мають вигляд грон. Від кожної гонади відходить самостійна протока, яка відкривається в інтєррадіусі. Плодючість морських зірок дуже велика і може доходити до 200 млн яєць. Запліднення зовнішнє.

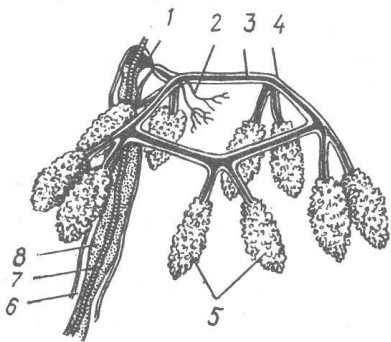


Рис. 221. Схема розташування гонад:

1 — аборальна частина осевого органа; 2 — шлункові гілочки кровоносної системи; 3 — статевий столон; 4 — статевий синус; 5 — гонади; 6 — лівий осевий синус; 7 — кам'янистий канал; 8 — оральна частина осевого органа

Розвиток морських зірок може відбуватись зі складним метаморфозом і прямим шляхом. Як і в морських їжаків, у більшості видів із заплідненого яйця ще на стадії бластули або гастрული виходить проста личинка, вкрита джгутіками. Личинки, які розвиваються з бідних на жовток яєць, проходять складний метаморфоз; вони ускладнюються і перетворюються на короткочасну стадію — *диплеврулу*, яка перетворюється на *біпінарію*; для останньої характерна наявність коротких трикутних лопатей, облямованих війчастим шнуром (рис. 222, а). Пізніше на передротовій лопаті біпінарії з'являються три придатки циліндричної форми — *брахіоли* — з клейкими прикріпними дисками, і вона перетворюється на *брахіолярію* (рис. 222, б). Брахіолярія може прикріплюватись до різних підводних предметів. Крім того, вона має мускулястий присоскоподібний орган, яким надовго прикріплюється до субстрату, і в цьому стані закінчує перетворення на невеличку зірку; при цьому відбувається редукція частини тіла личинки.

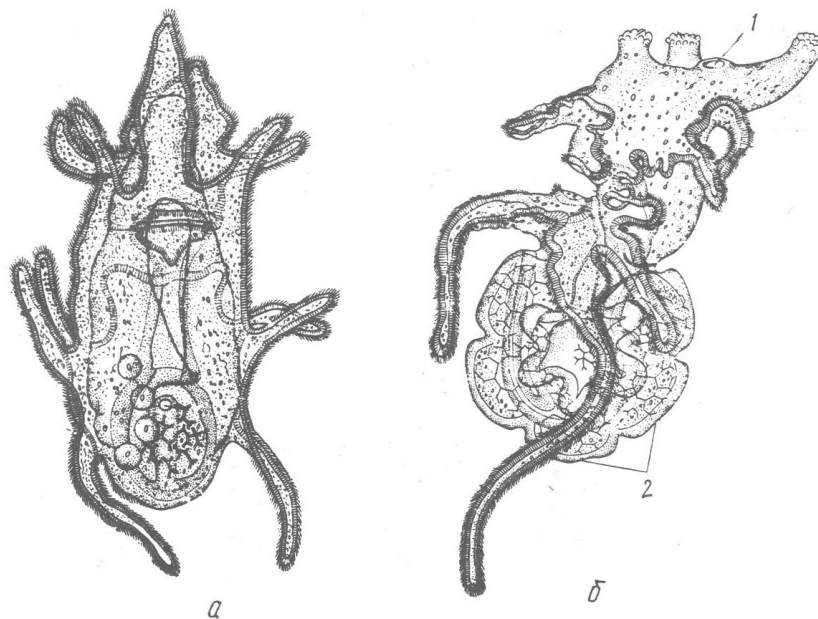


Рис. 222. Личинки *Asterias rubens* — біпінарія (а); брахіолярія (б):
1 — присосок; 2 — тіло зірки, що закладається

Личинки, які розвиваються з багатих на жовток яєць, прямо перетворюються на маленьку зірочку. У зірок, що розвиваються без метаморфозу, часто має місце турбота про нащадків.

Поряд зі статевим у деяких морських зірок відоме й нестатеве розмноження шляхом поділу диска через інтєррадіус навпіл або аутотомії рук з наступним поновленням бракуючої частини. Зі здатністю до розмноження шляхом поділу в морських зірок пов'язана здатність до регенерації цілого організму з одного променя або навіть його частини (рис. 223).

Морські зірки завдають великих економічних збитків, знищуючи устриць та інших цінних у промисловому відношенні моллюсків, у тому числі об'єктів марікультур. Останніми роками точно встановлено, що морські зірки є серйозними конкурентами за їжу багатьом промисловим видам тварин: близько 80 % усіх донних тварин, якими вони живляться, поїдаються і морськими зірками.

У 60-х роках нашого століття на багатьох коралових рифах західної частини Тихого океану було відзначено катастрофічне збільшення кількості великої за розмірами (40—50 см у діаметрі) багатопроменевої зірки *Acanthaster planci*, що має ще назву «терновий вінець», яка поїдала коралові поліпи. Виникла небезпека руйнування коралових рифів, у тому числі

Великого бар'єрного рифу біля берегів Австралії. Тут знищення акантастерів провадилось аквалангістами, які вводили в тіло зірок формалін. У 90-х роках чисельність цих зірок зменшилась до звичайної норми.

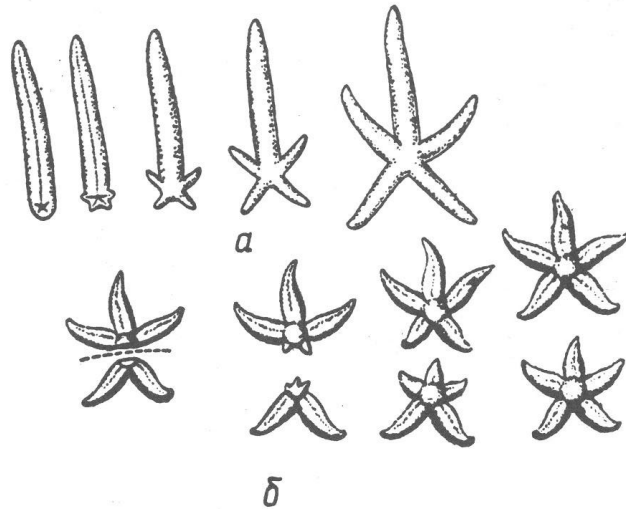


Рис. 223. Нестатеве розмноження морських зірок: а — утворення зірки з відокремленого променя в *Linckia*; б — після поперечного поділу в *Neranthia*

За останніми даними, сучасних представників *Asteroidea* поділяють на 9 рядів.

Клас	Ряд
Asteroidea	— Platyasterida
	— Paxillosida
	— Notomyotida
	— Tumulosida
	— Valvatida
	— Spinulosida
	— Zorocallida
	— Brisingida
	— Forcipulatida

Ряд Плоскі морські зірки (Platyasterida). Представники цього ряду вимерли переважно в палеозої, а до наших часів дійшли лише види родини *Luidiidae* (рис. 224), в яких амбулакральні ніжки не мають присосків. Звичайні на невеликих глибинах теплих морів досить великі види роду *Luidia* мають довгі гнучкі промені з численними голками по краях. Серед морських

зірок тільки в них шкірні зябра у вигляді розгалужених виростів. Живляться вони переважно офіурами та морськими їжаками, заковтуючи їх.

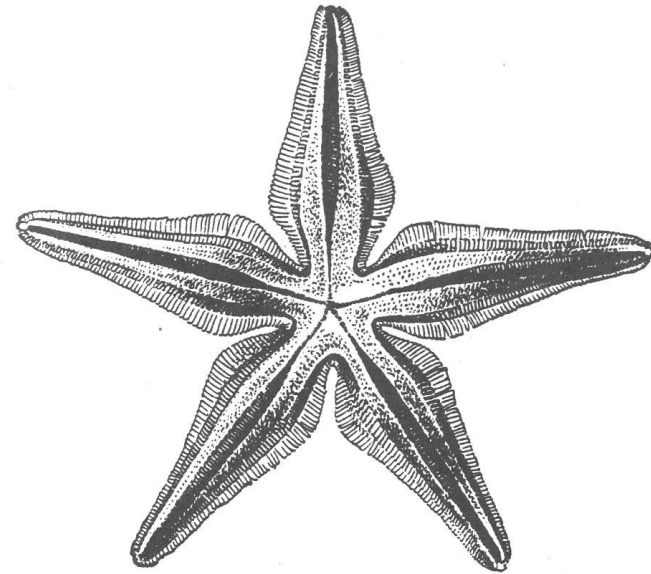


Рис. 224. Ряд *Platyasterida*: *Luidia latiradiata*

Ряд Паксилоносні (Paxillosida). Усі паксилоносні, як і види попереднього ряду, не мають присосків на амбулакральних ніжках; їх спинна сторона, як правило, вкрита паксилами, звідки й назва ряду. Дуже характерною ознакою є наявність добре помітних крайових пластинок, що облямовують диск та промені. Педицелярії завжди простої будови, без ніжок, містяться безпосередньо на скелетних пластинках.

Одна з найбільших родин ряду — це так звані Гребінчасті зірки (*Astropectinidae*), в яких крайові пластинки звичайно озброєні голкоподібними шипами. Ці плоскі п'ятипроменеві зірки, часто забарвлені в оранжево-червоні тони, часто оселяються на піщаному ґрунті, в який дуже швидко закопуються. В амбулакральних борозенках гребінчастих зірок часто поселяються багатощетинкові черви родини *Aphroditidae*. Зірка забезпечує червів їжею, а вони, у свою чергу, очищають її навколоротовий простір від залишків їжі.

Представники родини *Porcellanasteridae* (рис. 225) — найхарактерніші серед зірок мешканці океанічних глибин, де вони живуть на м'якому мулястому дні, зариваючись у нього. Вони не мають «печінкових» виростів та задньої кишки з анусом, живляться переважно детритом.

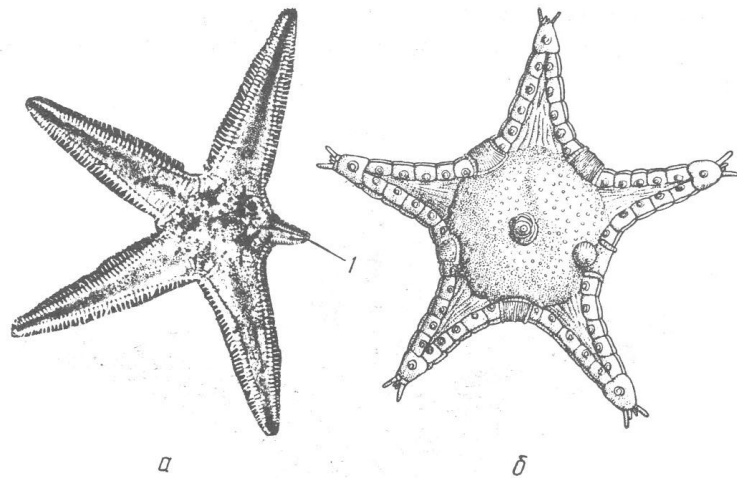


Рис. 225. Ряд Paxillosida:
а — *Astropecten aurantiacus*; б — *Porcellanaster coeruleus*; 1 — промінь, що регенерує

Ряд Нотоміютиди (Notomyotida). Це невеличкий ряд глибоководних п'ятипроменеви́х зірок, в яких є парні поздовжні м'язові тяжі по обох боках кожної руки.

Ряд Кулеподібні (Tumulosida). Зараз відомо всього чотири види єдиного сучасного роду *Podosphaeraster*, які мають вигляд кульки діаметром близько 1 см; зовні вони більше нагадують морських їжаків (рис. 226). Проте п'ять амбулакральних борозенок проходять у представників ряду лише по нижній півкулі, що відповідає оральній стороні.

Ряд Вальватиди (Valvatida). Назва ряду пов'язана з наявністю у вальватид лише простих двостулкових педицелярій.

До цього ряду належать численні різноманітні за будовою зірки, що об'єднуються в 12 родин; особливо багато їх на мілководдях у тропічній зоні Тихого та Індійського океанів. Так, тут живуть зірки роду *Archaster*, в яких (єдиний серед зірок випадок) під час розмноження має місце парування. Самці і самиці об'єднуються попарно за допомогою променів і потім одночасно викидають у воду статеві продукти; яйця одразу ж запліднюються.

На коралових рифах часто трапляється яскраво-синя зірка з п'ятьма довгими циліндричними променями — *Linckia laevigata*, для якої, як і для інших представників ряду, дуже характерним є особливий тип нестатевого розмноження. Лінкії мають здатність періодично довільно відкидати свої промені на певній відстані від диска. Частина променя, що відділилась, відповзає від материнської особини і починає самостійне життя. На місці злому спочатку формується зірка

з групою крихтих променів на кінці великого променя, а потім поступово розвивається зірка звичайного вигляду (див. рис. 223). У материнської особини досить швидко виростає нова рука. До цього самого ряду належить сумнозвісна зірка *Acanthaster planci* (рис. 227), про яку ми вже згадували.

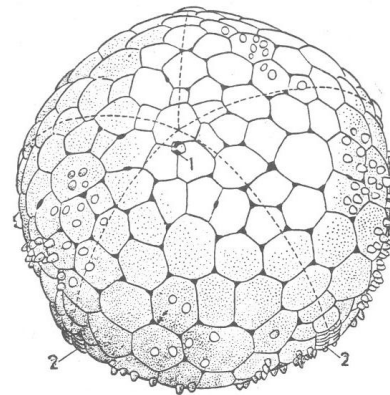


Рис. 226. Ряд Tumulosida: *Podosphaeraster polyplax* (вигляд зверху):
1 — анальний отвір; 2 — амбулакральні борозенки (пунктиром відмічено радіуси, що відповідають аборальній стороні променів)

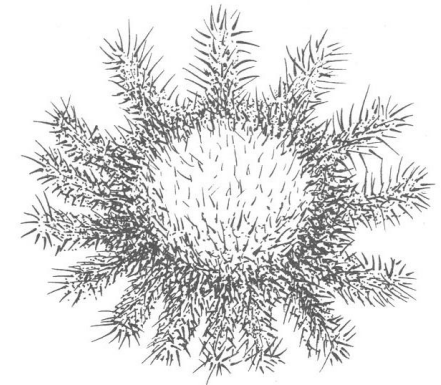


Рис. 227. Ряд Valvatida: *Acanthaster planci*

Ряд Голчасті (Spinulosida). Представники цього ряду позбавлені педицелярій, і в більшості з них слабо розвинені крайові скелетні пластинки; кількість променів і їх довжина різні. Дуже гарні рожеві з білими кінчиками променів багатопроменеві *Solaster papposus*.

У помірних і холодних водах морів і океанів обох півкуль дуже поширені представники роду *Henricia* — невеликі п'ятипроменеви́ зірки з вузькими майже циліндричними променями та маленьким диском. Скелетні пластинки дорзальної сторони вкриті в них дрібними голками настільки густо, що справляють враження оксамитового покриву. Цікаві живородні представники цього роду. Їхні зародки, з'єднані в клубок єдиним тяжем, виношуються зіркою на нижній стороні тіла під ротом. А в представників ро-

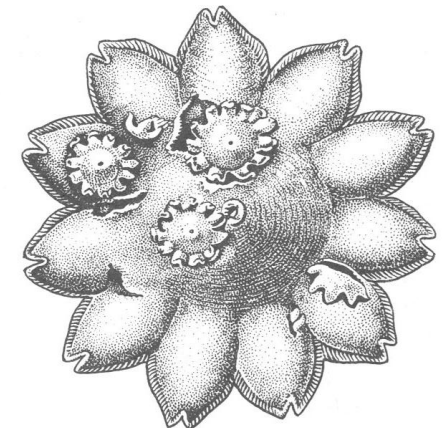


Рис. 228. Ряд Spinulosida: *Pterastris obscurus*

дини Pterasteridae (рис. 228), що мешкають переважно на великих глибинах, розвиток зародків відбувається в спеціальній *виводковій камері*, яка не має аналогів серед інших зірок. Ця камера утворюється на аборальній стороні тіла між власне його стінкою та розташованою над нею шкірною оболонкою (мембраною), яка підтримується верхівками спинних паксил. Порожнина камери сполучається із зовнішнім середовищем центральним отвором — оскулумом, численними дрібними отворами по всій поверхні та бічними отворами по боках променів. Завдяки ритмічним рухам мембрани в камері весь час циркулює вода, яка приносить кисень як до зародків, так і до шкірних зябер на дні камери.

У багатьох голчастих зірок паразитують ракоподібні, турбеларії тощо.

Три наступні ряди — Zorocallida, Brisingsida та Forcipulatida — відрізняються від інших зірок характерною будовою педицеларій, які складаються з трьох рухомо з'єднаних скелетних частин — основної та двох стулок. Звичайно педицеларії сидять на мускулястих гнучких ніжках і можуть мати прямі стулки у вигляді пінцета або ж схрещені як ножиці. У першому ряду Zorocallida педицеларії тільки прямі, у Brisingsida — тільки перехрещені. Обидва ряди нечисленні, і ми розглянемо лише ряд Forcipulatida.

Ряд Педицеларієві (Forcipulatida). Ці зірки мають звичайно невеликий диск і довгі гнучкі промені. Між оральною та аборальною сторонами в них немає різкої межі, оскільки маргінальні пластинки майже не відрізняються від аборальних. Педицеларії прямі або схрещені. Шкірні зябра є як на аборальній, так і на оральній стороні. Більшість видів ряду належить до родини Asteriidae. Типові представники цієї родини — рід *Asterias* (рис. 229) — звичайні мешканці мілководдя помірної зони північної півкулі. Один з найбільш вивчених видів — *Asterias forbesi*, який живе на Атлантичному узбережжі США. Це невелика п'ятипроменева зірка, не більше 20 см в діаметрі. Живиться вона переважно мідіями та устрицями, а також іншими молюсками, дрібними ракоподібними, червами, мертвими і живими рибами, які заплутались у сітях. При відсутності їжі здатна до канібалізму. Ці зірки наносять величезні збитки устричним господарствам через свою ненажерливість. Пересуваючись по горизонтальних поверхнях, вони використовують свої ніжки як ходулі, і тільки рухаючись по схилу або вертикальній площині, підтягують тіло слідом за амбулакральними ніжками.

Живлячись двостулковими молюсками, *A. forbesi* спочатку присмоктується численними амбулакральними ніжками

до стулок і потім починає їх роз'єднувати, прикладаючи при цьому силу до 4,5 кг. У більшості випадків їм вдається розслабити м'яз-замикач молюска, і як тільки між стулками утворюється щілина, зірка проштовхує в неї свій вивернутий назовні шлунок, який поступово перетравлює тіло молюска всередині його черепашки.

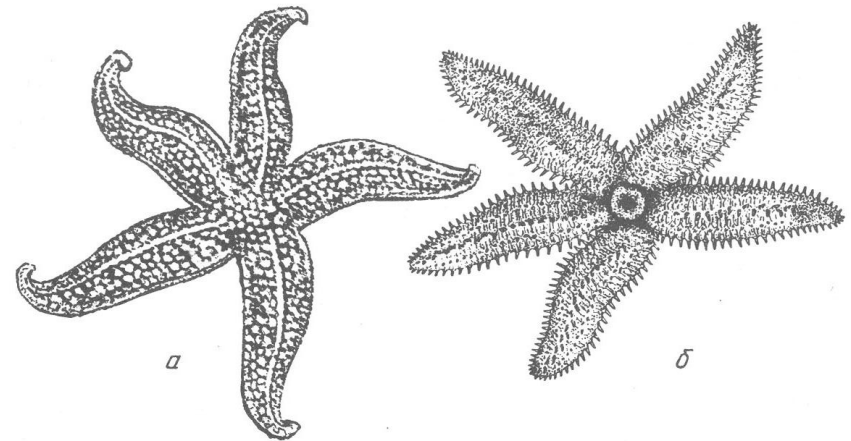


Рис. 229. Ряд Forcipulatida:
а — *Asterias forbesi*; б — *Marthasterias glacialis*

До родини Asteriidae належить одна з найбільших зірок — *Руспородія helianthoides*, що живе на скелястих ділянках дна серед водоростей біля північно-східного узбережжя Тихого океану. Найбільші екземпляри досягають довжини 80 см і маси 4,5 кг.

КЛАС ОФІУРИ, або ЗМІЄХВОСТКИ (ORHIIUROIDEA)

Офіури, як і морські зірки, — типові мешканці морського дна; трапляються вони на всіх видах ґрунтів та на різних глибинах, проте менш вибагливі до солоності води. Чотири види живуть у Чорному морі, один з них, *Amphiura stepanovi*, ендемік цього моря. Описано більше 2000 видів офіур, що живуть в наш час, і 180 викопних.

Зовні офіури дуже схожі на морських зірок, проте їх промені, або руки, членисті і чітко відділені від центрального диска. Розміри офіур (від кінця одного променя до кінця протилежного) коливаються від кількох сантиметрів до одного метра, причому промені в кілька, а іноді і в 20 разів довші за диск. Середні розміри диска в більшості офіур — один-два сантиметри, хоча в окремих видів можуть досягати 10 см.

Забарвлені офіури менш яскраво, ніж зірки, хоча є серед них яскраво-червоні або малинові; здебільшого ж вони жовті, зеленуваті або бурі з різними контрастуючими плямами.

Тіло офіур, як і зірок, сплющене, диск має п'ятикутну або округлу форму, здебільшого до нього причленовані п'ять променів, рідше — шість—дев'ять. Звичайно промені прості, звужені до кінців, проте в деяких видів вони деревоподібно розгалужені.

Характерною ознакою офіур є наявність у них як зовнішнього, так і внутрішнього скелета. Зовнішній скелет, за невеликими винятками (ряд *Phynorphiurida*), добре розвинений, і, на відміну від багатьох голкошкірих, не вкритий епітелієм, який є тільки в молодих офіур, але потім деградує так само, як і в морських лілей.

Диск змієхвосток (рис. 230) звичайно вкритий дископодібними пластинками, що утворюють суцільний панцир. Пластинки на аборальній стороні мають різні розміри. Іноді серед них розрізняють більші (*первинні*) пластинки, які складають скелет молодих офіур і зберігаються в процесі росту тварини поряд з новими (*вторинними*) пластинками, які з'являються. Первинні пластинки, у свою чергу, поділяють на ряд груп.

Оральна частина панцира, що вкриває диск, включає ряд різноманітних скелетних пластинок навколо ротового отвору, скелетні пластинки рук, що по радіусах далеко заходять на диск, та численні вторинні пластинки, розташовані в інтеррадіусах; іноді інтеррадіуси зтягнуті тонкою шкірою.

Форма ротового отвору зіркоподібна, через те що його оточують п'ять трикутних скелетних утворів — *щелеп*, на верхівках яких розташовані *щелепні пластинки* із скелетними голочками на краях. Поряд зі щелепними пластинками містяться парні бічні та великі непарні інтеррадіальні ротові пластинки. Одна з непарних пластинок має пору, що сполучається з ампулою кам'янистого каналу, тобто виконує функцію мадрепорової пластинки.

Руки офіур мають як зовнішній скелет, так і внутрішній (рис. 231), причому елементи скелета групуються в членики, рухомо з'єднані між собою. У кожному членику є чотири пластинки зовнішнього скелета (оральна, аборальна та дві бічні) та складно збудований *хребець* — внутрішній скелет. Хребці поєднані між собою рухомо за допомогою м'язів, завдяки чому руки дуже гнучкі (звідси й назва — змієхвостки).

Бічні щитки зовнішнього скелета мають різно збудовані скелетні голки. Іноді зовнішній скелет може бути недорозвиненим або його зовсім немає.

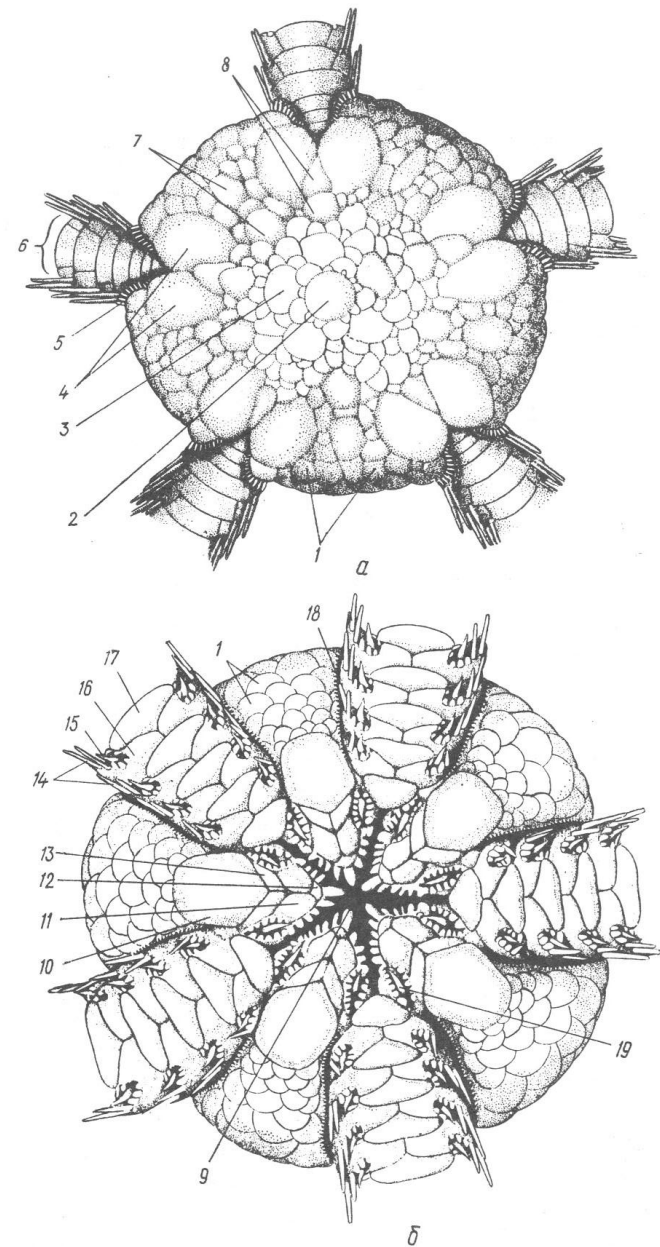


Рис. 230. Диск *Orphiura sagii* — з аборальної (а) та оральної (б) сторін:

1 — вторинні пластинки; 2 — центродорсальна пластинка, 3 — інфразальна; 4 — парні радіальні; 5 — папіли; 6 — рука зі скелетними пластинками та голками; 7, 8 — базальні та непарні радіальні пластинки; 9 — ротовий отвір; 10, 11, 12, 13 — відповідно оральна, кутова, щелепна, адоральна пластинки; 14 — скелетні голки; 15 — амбулакральні ніжки; 16, 17 — бічна та оральна пластинки рук; 18 — бурсальна щілина; 19 — біляротова амбулакральна ніжка

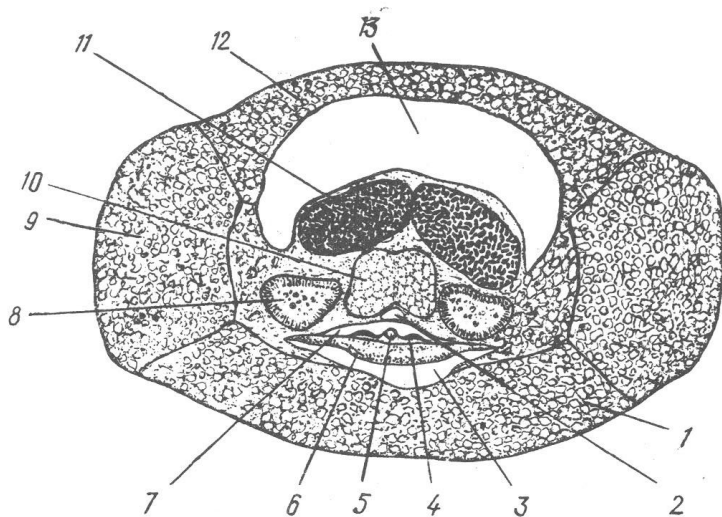


Рис. 231. Поперечний розріз через руку *Orphiura sarsi*:

1 — оральна скелетна пластинка; 2 — радіальний канал амбулакральної системи; 3 — епіневральний канал; 4 — гіпонеуральна нервова система; 5 — кровоносна лакуна; 6 — ектонеуральна нервова система; 7 — перигемальний канал; 8 — оральні міжхребцеві м'язи; 9 — бічна скелетна пластинка; 10 — хребець; 11 — аборальні міжхребцеві м'язи; 12 — аборальна пластинка; 13 — целом

Целом в офіур розвинений лише в диску, але й тут його об'єм значно зменшується через розвиток 10 бурс — глибоких інтєррадіальних вп'ячувань, розташованих в інтєррадіусах, які сполучаються із зовнішнім середовищем широкими щілинами (рис. 232) і беруть активну участь у розмноженні та газообміні. У променях целом має вигляд вузького каналу.

Амбулакральна система офіур у загальних рисах схожа з такою в морських зірок, але мадрепорова пластинка, яка

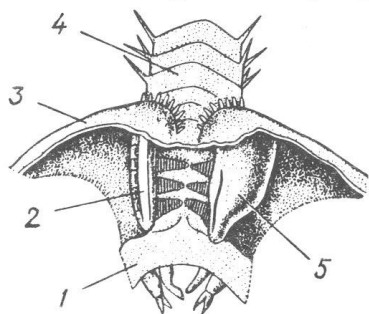


Рис. 232. Розтин частини тіла в межах одного радіуса офіури (зліва стінку бурси вирізано):

1 — скелетна пластинка; 2 — бурсальна щілина; 3 — стінка тіла; 4 — рука; 5 — бурса

розташована на оральній стороні, як уже згадувалось, має лише одну щілину, а радіальні канали, що беруть початок від кільцевого, заховані в оральному жолобку хребців рук. Амбулакральні ніжки виходять назовні через отвори на оральній пластинці скелета кожного члена рук; вони не мають ані ампул, ані присосків і виконують переважно функції дотику та дихання, хоча деякі види використовують їх як органи руху.

Травна система офіур збудована дуже просто: вона починається зіркоподібним ротовим отвором, озброєним п'ятьма рухомими щелепами. Останні не тільки утримують та подрібнюють їжу, але й беруть участь в її добуванні. Ротова порожнина вузьким отвором з'єднується зі шлунком, що має вигляд сплющеного мішка. Задньої кишки та анального отвору немає. Шлунок має тонкі складчасті стінки, в які в інтєррадіусах глибоко вдаються бурси (рис. 233).

Живляться офіури здебільшого планктоном, органічними дрібними рештками, поліпами, на яких часто селяться. Окремі види їдять виключно водорості, але є й види, що поїдають черв'яків, моллюсків, дрібних морських їжаків тощо.

Осьовий комплекс має таку саму будову, як і в морських зірок, але через те, що в офіур мадрепорова пластинка розташована на оральній стороні, аборальна частина їх загинається донизу.

Перигемальна система офіур, крім навкологлоткового кільця та п'яти радіальних каналів, має аборальне кільце, від якого йдуть невеликі канали до статевих залоз.

Кровоносна система нагадує кровоносну систему морських зірок, але розвинена вона значно слабше, а в невеликих за розміром форм взагалі редукована.

Ектонеуральний відділ нервової системи подібний до такого у зірок, але занурений значно глибше, і радіальні нерви, що відходять від нервового кільця, розташовані на дні епіневральних каналів. У будові добре розвиненого гіпонеурального відділу звертає на себе увагу наявність на радіальних нервах невеликих гангліїв у кожному хребці. Апікальний відділ подібний до такого в їжаків: від тоненького нервового кільця відходять в інтєррадіусах короткі нервові тяжі до гонад та статевих бурс.

Більшість офіур роздільностатеві, рідше трапляються гермафродити. Гроноподібні гонади (див. рис. 233) складаються з коротких товстих трубочок. Вони розташовані на аборальній стороні по боках від бурс, в які кожна трубочка відкривається окремим отвором. Зрілі статеві продукти спочатку попадають у порожнину бурси, а потім виводяться назовні; іноді яйця залишаються в бурсі, причому на ранніх стадіях розвитку зародок зв'язаний зі стінками бурси, поглинаючи їх виділення. Різні форми виношування молоді відзначено майже в 60 видів офіур, більшість з яких гермафродити.

У деяких офіур розвиток яйця відбувається безпосередньо в яєчнику, як, наприклад, у *Orhionotus hexactis*, в яких водночас розвивається лише одне яйце, а інші ооцити дегенерують і, можливо, використовуються як поживний матеріал.

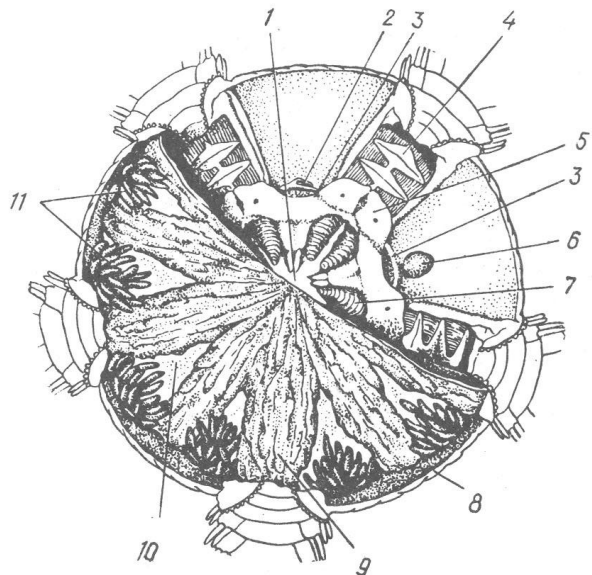


Рис. 233. Внутрішня будова офіури (частину шлунка видалено):

1 — ротовий отвір; 2 — осьовий комплекс; 3 — кільцевий канал амбулакральної системи; 4 — хребці рук; 5 — перистомальна пластинка скелета; 6 — полів міхур; 7 — біляртова амбулакральна ніжка; 8 — стінка тіла; 9 — шлунок; 10 — бурса; 11 — гонади

Народжується молода офіура з діаметром диска 8 мм та довжиною рук до 20 мм.

У більшості ж офіур з яйця виходить бластула, яка поступово перетворюється на пелагічну личинку — *офіоплутеус* (рис. 234) з довгими відростками (руками), дуже схожу на ехіноплутеуса морського їжака. Усе перетворення личинки відбувається в товщі води, і тільки після формування дорослої невеликої за розміром офіури вона опускається на дно.

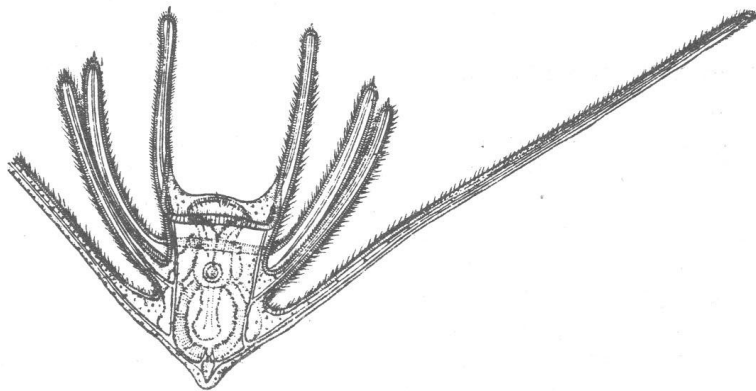


Рис. 234. Офіоплутеус офіур

Деякі змієхвостки можуть розмножуватись шляхом поперечного поділу. Це передусім шестипроменеві офіури роду *Orhiactis*. У результаті поділу завжди утворюється трипроменева особина, яка швидко відновлює ще три промені та

частину диска. Як і зірки, офіури мають здатність до регенерації частин тіла, при цьому вони можуть поновлювати не тільки промені, але й аборальну частину диска і частину внутрішніх органів.

Офіури — найбільш рухливі тварини серед голкошкірих. Вони рухаються за допомогою променів. Деякі види підтягуються, захоплюючи предмети одним або двома променями і підштовхуючись рештою, інші використовують при русі амбулакральні ніжки, опираючись ними на ґрунт. У лабораторних умовах доведено, що офіури здатні за допомогою ніжок рухатись по вертикальних стінках акваріумів; при цьому виділяється особливий слиз, яким ніжка прикріплюється до поверхні.

Деякі офіури мають здатність світитись жовтувато-зеленуватим світлом, причому світяться тільки промені та їх відгалуження, а іноді ще й оральні скелетні пластинки.

Паразити та коменсали офіур не дуже численні, проте на тілі офіур часто поселяються різні веслоногі рачки; в офіурах паразитують також інфузорії, молюски, різні ракоподібні, черви. У свою чергу, змієхвостки часто живуть серед голок морських їжаків, на губках та коралах.

До класу офіур належать три ряди.

Клас	Ряд
Ophiuroidea	Oegophiurida
	Phrynophiurida
	Ophiurida

Розглянемо лише два ряди офіур, бо до *Oegophiurida* належить більшість викопних і лише кілька сучасних видів.

Ряд Фринофіуриди (Phrynophiurida). До цього ряду належать усі офіури, що мають розгалужені промені, та деякі види з простими променями. Промені звичайно дуже гнучкі, можуть обвиватись навколо різних предметів у вигляді спіралі. Диск та промені зтягнуті товстою шкірою, суцільного зовнішнього скелета немає. Один із найвідоміших представників ряду — *Asteronux loveni* (рис. 235, а), що дуже поширений у теплих та помірних водах Світового океану. Це коралово-червона, досить велика (до 40 см) у розмаху променів, офіура. Молодь астероніксів повзає по дну, живлячись детритом, а потім прикріплюється до морських пер і переходить на живлення планктонними організмами, а можливо й кораловими поліпами, на яких оселяється.

Не менше відомі представники родини Горгоноголові (*Gorgonocerphalidae*, рис. 235, б), які на ранніх стадіях розвитку

ведуть паразитичний спосіб життя на коралових поліпах, живлячись їхніми м'якими тканинами. Після того, як у них з'являються перші розгалуження на променях, вони деякий час залишаються на поліпах, але поїдають дрібну здобич, що накопичується в розгалуженнях їхніх рук. Дорослі особини ведуть звичайний для офіур донний спосіб життя, живлячись дрібними тваринами, яких збирають на ґрунті або відловлюють сіткою своїх розгалужених рук.

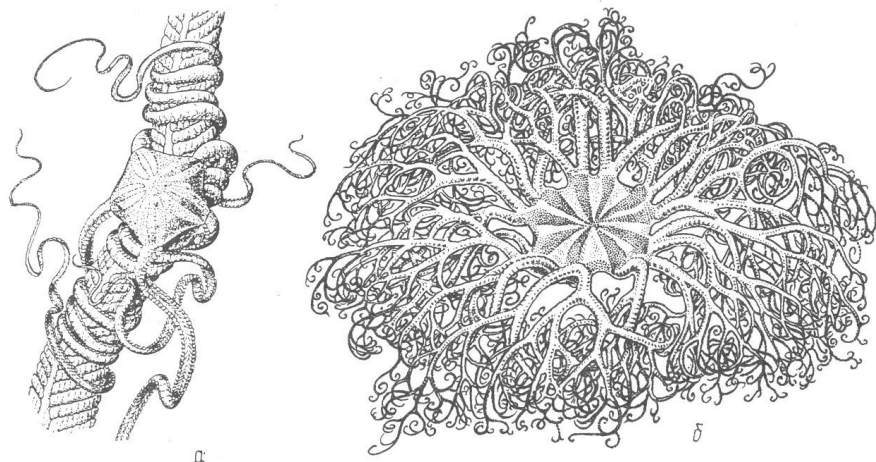


Рис. 235. Ряд Phrynophiurida:
а — *Asteronux loveni* на морському пері; б — *Gorgonocephalus caryi*

Ряд Справжні офіури (Ophiurida). До цього ряду належить переважна більшість видів офіур. Для них характерна будова скелета, що описана в загальній характеристиці класу, і тільки в окремих випадках зовнішній скелет диска або рук може бути недорозвиненим. Промені ніколи не галузяться і можуть вигинатись лише в горизонтальній площині.

Одна з найбільших родин — *Ophiacanthidae* — об'єднує велику кількість видів, що дуже поширені в Світовому океані і трапляються на великих глибинах. Представників родини можна впізнати за будовою аборальної сторони диска, що вкритий численними шипиками, горбками, голочками, які маскують скелетні пластинки, а промені мають велику кількість часто довгих голок.

Так само численна родина Справжніх офіур (*Ophiuridae*), що мають товстий диск та порівняно короткі промені. Цікаві представники роду — *Astrophiura*, тобто зіркоофіури. Зверху їхній кулькоподібний диск вкритий своєрідним щитком, що утворений пластинками диска та променів, а вільні частини рук позбавлені оральних та аборальних скелетних пластинок (рис. 236).

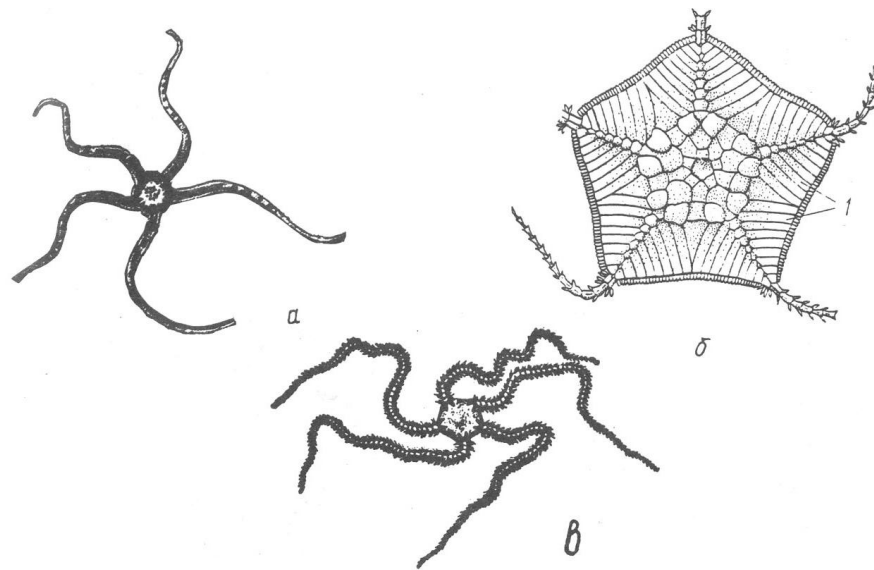


Рис. 236. Ряд Ophiurida:
а — *Ophiura sarsi*; б — *Astrophiura permira*; в — *Amphiura stepanovi*; 1 — бічні пластинки рук

Становлять неабиякий інтерес представники родин *Ophiocomidae* та *Amphiuridae*, серед яких багато видів має здатність інтенсивно світитись. Серед представників другої родини є гермафродитні види, що проявляють турботу про нащадків. Так, у чорноморської офіури *Amphiura stepanovi*, яка живе в черепашках устриць або заривається в пісок, молодь виношується в бурсах, з яких виходять вже повністю сформовані особини.

Крім описаних двох класів підтипу *Asterozoa*, відомий ще один клас *Somasteroidea*, до якого належить усього один вид.

* * *

Закінчуючи розгляд типу голкошкірих, слід згадати про новий, шостий, клас цього типу — *Concentricycloidea*, який було описано в 1986 р. для нового роду і виду *Xyloplax medusifomes* (рис. 237).

Ці невеличкі істоти діаметром до 1 см зовні дуже нагадують морських зірок з роду *Saumanostella*, яких також було знайдено на шматках деревини, піднятої з глибин понад 5000 м.

Xyloplax medusifomes має п'ятипроменеву симетрію, аборальна сторона його тіла вкрита скелетними пластинками, серед яких виділяються п'ять термінальних пластинок. На оральній стороні три ряди пластинок (кільцеві, адамбулак-

ральні та крайові) вкривають лише її краї, а центральна частина затянута тонкою мембраною. По краях тіло облямоване шипами, що робить його схожим на квітку (звідки й їхня назва «морські маргаритки»).

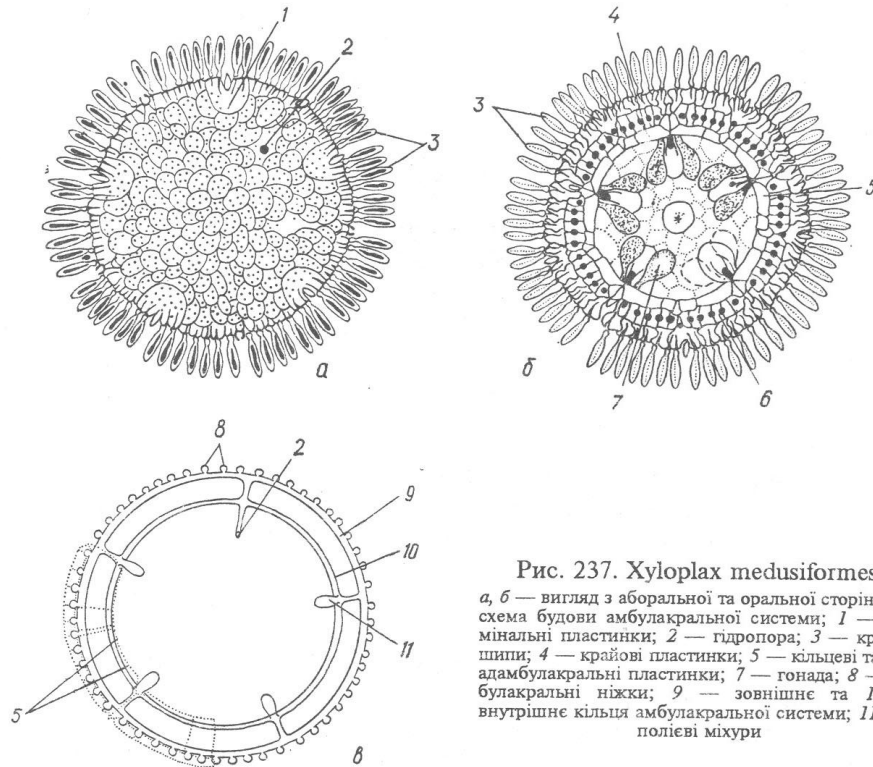


Рис. 237. *Xyloplax medusifformes*:
а, б — вигляд з аборальної та оральної сторін; *в* — схема будови амбулакальної системи; *1* — термінальні пластинки; *2* — гідропора; *3* — крайові шипи; *4* — крайові пластинки; *5* — кільцеві та *6* — адамбулакральні пластинки; *7* — гонада; *8* — амбулакральні ніжки; *9* — зовнішнє та *10* — внутрішнє кільця амбулакальної системи; *11* — полове міхури

Ксилоплакс має амбулакральну систему, будова якої відрізняється від такої інших голкошкірих. До її складу входять два кільцевих канали, з'єднані короткими інтєррадіальними каналами. Внутрішнє кільце відповідає кільцевому каналу інших голкошкірих, а зовнішнє не має аналогів. На ньому є ряд амбулакральних ніжок, які виходять назовні через отвори в адамбулакральних пластинках.

У ксилоплакса немає травної системи. Існує думка, що він живиться шляхом зовнішнього травлення, наповзаючи червною мембраною на скупчення бактерій або інших дрібних організмів.

В інтєррадіусах порожнини тіла містяться п'ять пар гонад, в яких було знайдено ембріони на різних стадіях розвитку, що свідчить про живородіння.

Виділення нового класу не є загально визнаним. Дехто вважає, що *Xyloplax medusifformes* слід включити до класу

Морських зірок, але тільки подальше вивчення цих дивних тварин дасть змогу прийняти виважене рішення.

ВИКОПНІ ГОЛКОШКІРІ

Голкошкірі добре зберігаються завдяки наявності вапнякового скелета у вигляді суцільного панцира або окремих спікул; відомі починаючи з кембрію. Описано 16 тис. викопних видів, які об'єднують у 25 класів та чотири підтипи, з яких дожили до наших днів представники трьох підтипів та шістьох класів.

До підтипу Гомалозої (*Homalozoa*) належать виключно викопні голкошкірі, які відомі з кембрію — девону. Підтип об'єднує білатеральносиметричних повзаючих голкошкірих. Основу їх тіла становила чашечка різноманітної форми. Її скелет був утворений шаром багатокутних платівок (*табличок*), які не мали отворів (пор).

Вважають, що чашечка лежала на субстраті нижньою плескатою та ввігнутою стороною, а її верхня сторона була плеската або опукла.

Відомо кілька класів гомалозой, з яких найбільше вивчено представників класу Карпоїдей (*Carpoidea*), (рис. 238, *а, б*). Карпоїдеї були бентосними організмами. На передньому кінці тіла у них був розташований рот та членистий відросток, вкритий двома рядами табличок. Анальний отвір знаходився на протилежному кінці тіла. Таку будову мав, наприклад, поширений в ордовицьких морях *Microcystites*. На поверхні його тіла в напрямі до ротового отвору було розташовано кілька травних жолобків з амбулакральними ніжками, які підганяли їжу до рота. В інших представників карпоїдей, наприклад, у ордовицького *Rhipidocystis*, рот був оточений десятьма членистими додатками (руки, або *брахіоли*), на які продовжувались травні жолобки. На протилежному кінці тіла в цієї тварини було розташоване членисте стебельце; ймовірно, за його допомогою тварина тимчасово прикріплювалась до субстрату і ловила брахіолами здобич подібно до щупалець кишквопорожнинних.

До підтипу *Crinozoa*, крім сучасних морських лілей, належить кілька викопних класів, з яких розглянемо найцікавіші.

Клас Морські пухирі (*Cystoidea*). Жили в ордовику—девоні. Скелет складався з кулястої чашечки (10—15 см у діаметрі), зверненої до субстрату аборальним полюсом; стебельце було слабо розвинене або його зовсім не було (рис. 238, *г, д*). На оральному полюсі містилися ротовий та

анальний отвори й отвір амбулакральної системи. Чашечка складалась з великої кількості хаотично розташованих пластинок, пронизаних порами, з'єднаних каналами. Вважають, що ця система була призначена для газообміну. Їжу збирали за допомогою брахіол, які були розташовані навколо ротового отвору або вздовж п'яти радіально розміщених щілин, які розходились від рота. Вони мали радіальну симетрію невизначеного порядку, інколи — з елементами п'ятипроменевої (радіальні щілини, або жолобки).

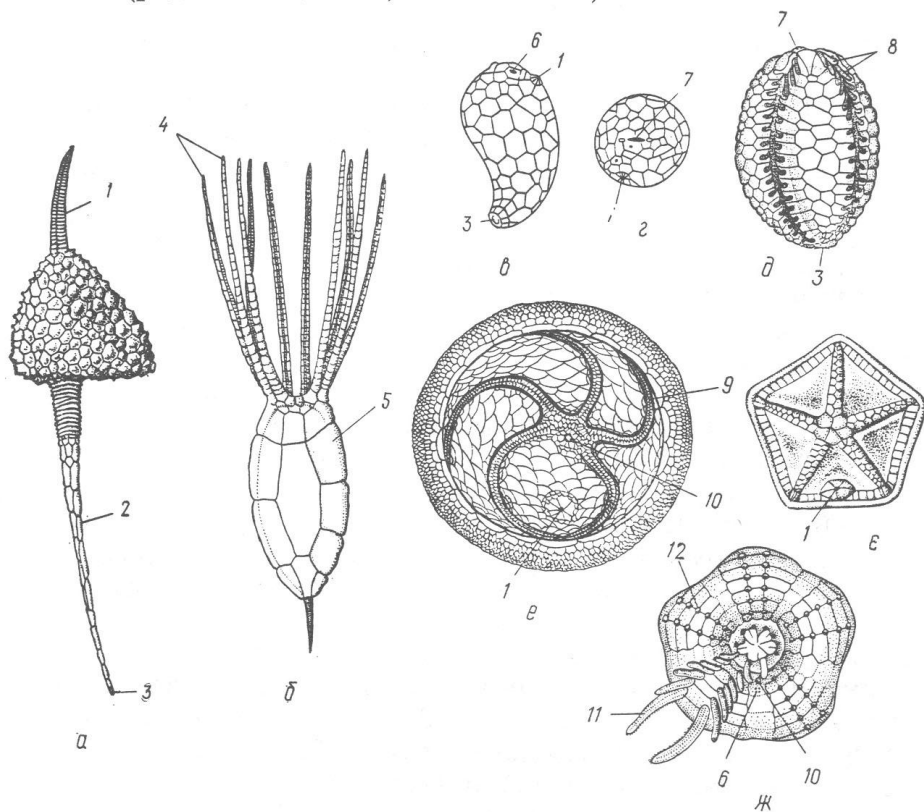


Рис. 238. Викопні голкошкірі:

a — Heckericystis та *б* — Rhipidocystis (клас Carpoidea); *в* — Aristocystis, вигляд збоку та *г* — з орального полюса; *д* — Proteroblastus (клас Cystoidea); *е* — Lepidodiscus та *ж* — Cyathocystis (клас Edrioasteroidea); *з* — Eucladia (клас Ophiocystia); *1* — анальний конус або піраміда; *2* — стебельце; *3* — місце прикріплення до субстрату; *4* — руки; *5* — чашечка; *6* — статева пора; *7* — рот; *8* — амбулакральна борозна з брахіолями; *9* — амбулакральні пластинки; *10* — мадрепорова пластинка; *11* — амбулакральні ніжки; *12* — отвори для ніх

Клас Морські бутони (Blastoidea) об'єднує голкошкірих, які з'явилися в силурійській і зникли в пермській періоди. Скелет у них складався з бутоноподібної чашечки, стебельця та брахіол. У них чітко визначена п'ятипроменева симетрія. До рота йшло п'ять жолобків з членистими брахіолами. Під

жолобком містились каналці, в які вода потрапляла через отвори в пластинках скелета, а виходила через 5 або 10 отворів, розташованих навколо рота. Відомі з ордовіка — пермі.

Представники класу **Edrioasteroidea** (кембрій — початок карбону) були прикріпленими бентосними організмами, що не мали брахіол. Чашечка мала плескату нижню та опуклу верхню сторони, рот та анальний отвір знаходились зверху. Від рота відходили п'ять часто серпоподібно вигнутих (рід *Lepidodiscus*) або прямих (рід *Cyathocystis*) рядів амбулакральних пластинок з численними порами (рис. 238, *е*, *ж*).

Власне **морські лілеї (Crinoidea)** відомі починаючи з ордовіка. Вони належать до кількох підкласів, з яких лише один (*Articulata*), відомий з другої половини тріасу, дожив до наших днів та об'єднує всі сучасні види, тоді як представники всіх інших підкласів вимерли в пермі — тріасі. Цікаво, що деякі викопні морські лілеї досягали довжини 20 м.

З підтипу **Echinozoa** Голотурії (*Holothuroidea*) у викопному стані трапляються нечасто внаслідок редукції мінерального скелета; вапнякові спікули цих тварин з певністю відомі починаючи з девону.

Підтип **Asterozoa** об'єднує кілька викопних та три сучасних класи, які відомі з ордовіка. Крім описаних вище класів *Asteroidea* та *Ophiuroidea* до наших днів, як уже зазначалось, дожив один вид класу **Somasteroidea** — це була невелика група голкошкірих з п'ятипроменевою симетрією, пелюсткоподібними променями і нечітко відокремленим від них диском. Рот великий п'ятикутний, звернений до субстрату, анальний отвір розташований на аборальній стороні. П'ять радіальних амбулакральних каналів оточені скелетом з напівкільцевих пластинок, від яких відходять паличкоподібні пірчасті утвори, завдяки яким промені схожі на пера.

З викопних класів цього підтипу найбільший інтерес становлять представники класу **Офіоцистії (Ophiocystia)**, що відомі починаючи з ордовіцьких відкладів (вимерли з середини девону). Їхнє тіло було овальне, мало нижню плескату та верхню опуклу сторони, покриті численними табличками (рис. 238, *ж*). Повзали на оральній стороні, анальний отвір був розташований аборально. Вони не мали рук, натомість на нижній стороні тіла по радіусах було розташовано кілька (звичайно п'ять) пучків довгих амбулакральних ніжок, за допомогою яких, як вважають, відбувались рух та захоплення здобичі.

ОГЛЯД БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН ПО ЕРАХ ТА ПЕРІОДАХ

Тварини з'явилися на Землі в протерозойську еру, однак для розуміння передумов їх виникнення слід мати певну уяву і про більш ранні етапи розвитку життя на нашій планеті.

Архейська ера. На початку архею утворилися такі оболонки Землі, як літосфера, гідросфера та атмосфера. Залишки перших живих організмів мають вік близько 3,5 млрд років. Це мікроскопічні кулясті, паличкоподібні чи зірчасті форми, що, безумовно, належать до бактерій, та строматоліти. Останні — це вапнякові оболонки колоній ціанобактерій, або синьозелених «водоростей»; подібні види існують і досі. Отже, в архейську еру в морях існували екосистеми, що склалися з автотрофних та гетеротрофних прокаріотичних організмів. Завдяки їх діяльності утворилися поклади залізної руди, фосфоритів, графіту тощо. Фотосинтезуюча діяльність ціанобактерій привела до того, що наприкінці ери вміст кисню в повітрі мало відрізнявся від сучасного. Це дало змогу для розвитку енергетично економного аеробного дихання, що відкрило дорогу до інтенсифікації обміну речовин і подальшої еволюції живих істот.

Протерозойська ера. У цю еру виникають еукаріоти, а пізніше — багатоклітинні організми, у тому числі й тварини з променевою чи двобічною симетрією. Життя існувало тільки в морях; постійних прісних водойм тоді ще не було. Суходіл являв собою мертву пустелю. Залишки перших еукаріот, подібних до сучасних джгутикових, відомі починаючи з середини ери; у викопних мулах та стінках строматолітів знайдено ходи, які, безумовно, були зроблені якимись багатоклітинними тваринами. Однак багата фауна безхребетних розвивається лише наприкінці протерозою — у венді.

Вендський період був досить теплим; існував єдиний суперконтинент, оточений мілководними морями, де переважно й мешкали тварини. Фауна венду характеризується досить великими (до метра завдовжки чи в діаметрі) за розмірами тваринами без будь-яких скелетних утворів або черепашок. Відсутність багатоклітинних некрофагів призвела до того, що залишки цих організмів добре збереглися у скам'янілому мулі у вигляді відбитків. З цього періоду відомо багато залишків особливих багатоклітинних водоростей (вендотеніди), ймовірно, зелених, які склали багату харчову базу для рослиноїдних тварин.

Близько 2/3 фауни венду склали різноманітні кишково-порожнинні з класів Scyphozoa та Hydrozoa, а також відомі

лише з цього періоду представники класів Cuscozoa, Inordoza та Trilobozoa, які описані в першій книзі трьохтомного видання підручника.

Повзаючих, плаваючих чи сидячих вендських безхребетних з двобічною симетрією за браком даних про їх будову важко віднести до відомих систематичних груп: це так звані проблематики венду. Серед них були несегментовані й сегментовані форми; у деяких з останніх був добре розвинений головний відділ та нечленисті кінцівки. На межі венду та кембрію єдиний суперконтинент розпався на окремі платформи, що призвело до майже повної загибелі вендської біоти. У нових умовах морські мілководдя стали осередками розвитку наступної, кембрійської, фауни.

Палеозойська ера. Це час виникнення всіх типів та класів безхребетних; життя опановує прісні водойми та суходіл. Виняткове значення в історії розвитку безхребетних має **кембрійський період**.

Для безхребетних кембрійської фауни надзвичайно характерне виникнення захисних структур (черепашок) або захисно-рухових систем (скелетів). На відміну від сучасних видів, скелет у яких переважно вапняковий, у кембрії були поширені, поряд з вапняковими, і фосфатні скелети (наприклад, у кембрійських Brachiopoda; з їхніх залишків складаються поклади фосфоритів в Естонії тощо). Залишки кембрійських тварин знаходять в усіх частинах світу, однак найкраще збережені скам'янілі тварини відомі зі сланців Берджис у Канаді; американські вчені зробили багато достовірних реконструкцій цих організмів; деякі з них будуть розглянуті далі.

Єдиний вендський суперконтинент у кембрії розпався на великий материк південної півкулі — Гондвану та кілька північних материків — Європейський, Сибірський, Китайський та Північноамериканський. До складу Гондвани входили Південна Америка, Африка, Аравія, Південно-Східна Азія, Австралія та Антарктида.

У кембрії життя концентрувалось на мілководдях, де температура води була в межах 25—35°C. Багата флора придонних зелених та червоних водоростей і добре розвинений фітопланктон склали харчову базу тварин. Вже з раннього кембрію відомі найпростіші — форамініфери та радіолярії. Кембрійські форамініфери мали однокамерну аглютиновану дископодібну черепашку (рід *Lukatiella*), а радіолярії — простий сферичний скелет з двоокису кремнію. Цікаво, що кембрійські радіолярії, на відміну від сучасних, мешкали лише на мілководді — один з доказів того, що в цей період глибини океану ще не були освоєні живими організмами. З

губок домінували археоціати, які поряд зі строматолітами утворювали рифи; відомі також численні знахідки спікул Demospongiae. У ранньому кембрії з'являються перші рецептакуліти, що належали до особливого класу Radiocyatha.

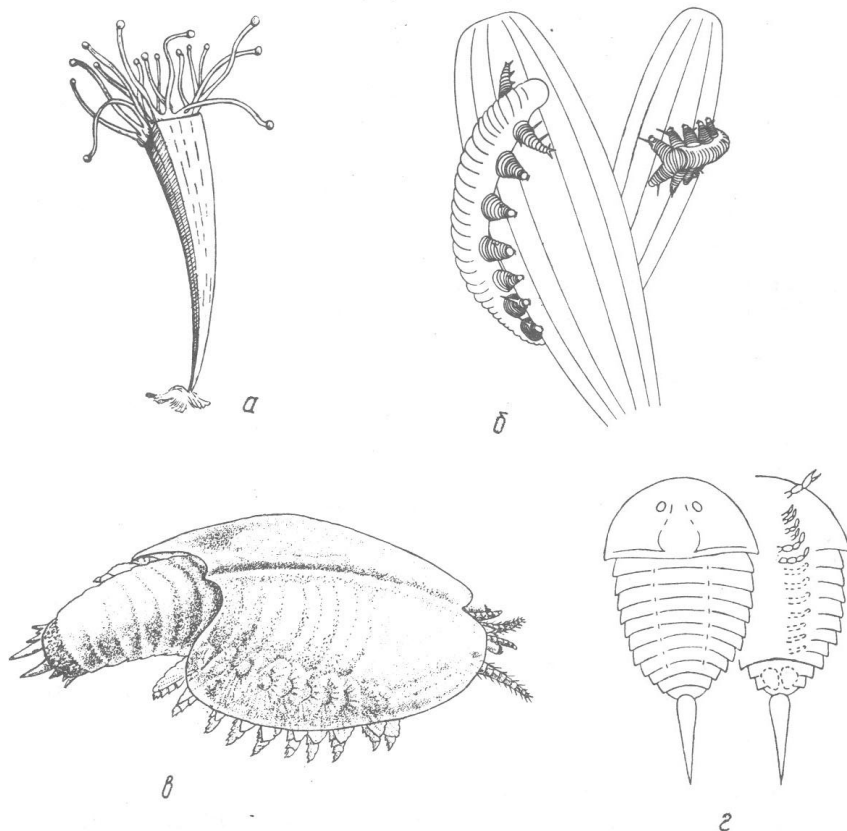


Рис. 239. Реконструкції представників кембрійської фауни: а — Archaeosponularia (клас Scurphozoa, підклас Conulata); б — Aysheia (тип Onychophora); в — Canadaspis (клас Malacostraca); г — Aglaspella (клас Хурhosura)

На відміну від венду, кишковопорожнинні в кембрії нечисленні. Це група поліпів Hydrozoozoa, залишки яких являють собою невеликі (кілька міліметрів) порожнисті конуси, та окремі відбитки сифонофор та сцифомедуз, а також пірамідальні скелети сидячих сцифоїдних поліпів з окремого підкласу Conulata (рис. 239, а). Нещодавно в США та Росії (у Східних Саянах) знайдено залишки кембрійських видів ряду Hydrida.

Приапуліди відомі починаючи з середнього кембрію; вони нічим не відрізнялись від сучасних, сягали значної видової різноманітності та, ймовірно, займали ту саму адаптаційну

зону, що й зараз — бентосні ріючі хижки. Добре відомі трубки сидячих поліпів та кілька представників Egentia, наприклад Canadia. З середнього кембрію відомий єдиний викопний представник Onychophora — Aysheia pedunculata (рис. 239, б), який, ймовірно, живився губками; яким чином і коли оніхофори вийшли на суходіл, невідомо.

У морях мешкає багато членистоногих. Це, по-перше, різноманітні зябродишні. Усі вони жили на мілководді морів: щитні (Notostraca), вусонігі (Cirripedia), черепашкові рачки (Ostracoda) та один представник Malacostraca, що належить до викопного ряду Archaeostraca — Canadaspis (рис. 239, в). З раннього кембрію відомо близько 50 видів трилобітоподібних; на кінець періоду вони досягли значної видової різноманітності, освоїли різні адаптаційні зони та стали однією з домінуючих груп. З хеліцерових знайдено мечохвостів, які належали до особливого кембрійського ряду Aglaspidida (рис. 239, г).

Багато форм членистоногих, знайдених переважно в сланцях Берджис (Канада), не належить до жодного з відомих класів. Розглянемо найцікавіші з них.

Marrella splendens (рис. 240, а) — бентосна тварина до 2 см завдовжки, сегментацією тіла нагадувала трилобітів, але на відміну від останніх мала на голові дві пари напрямлених назад загострених відростків; сегменти її тулуба не мали

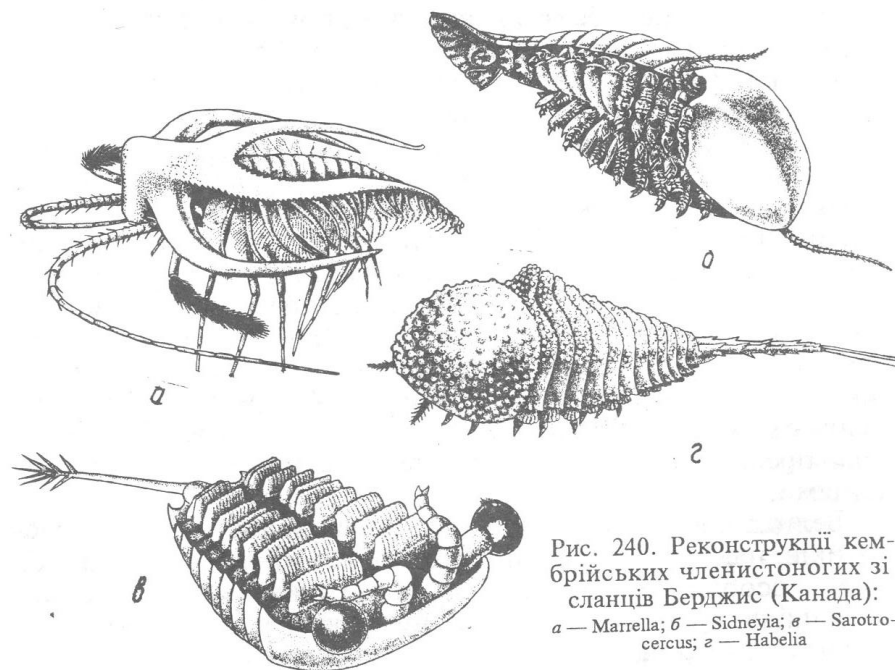


Рис. 240. Реконструкції кембрійських членистоногих зі сланців Берджис (Канада): а — Marrella; б — Sidneyia; в — Sarotrocercus; г — Habelia

характерних для трилобітів бічних виростів. Канадські вчені запропонували виділити для цього виду окремий клас — *Magrellomorpha*, близький до *Trilobitomorpha*.

Sidneyia (рис. 240, б) мала великі розміри (до 20 см); подібно до річкового рака повзала по дну й плавала. Її широке плоске тіло складалося з протоцефалона, тулуба та хвостової частини. З боків протоцефалона розташовувались парні очі та багаточленникові антени; кінцівки тулуба були одногіллястими з жуйними відростками; п'ять пар задніх кінцівок були коротші за передні і мали зяброві вирости. Хвостова частина складалася із трьох сегментів без кінцівок та лопатеподібного тельсона.

Sarotrochiscus (рис. 240, в) — тварина, що плавала на спині. Тіло її складалося з протоцефалона, тулуба та шипоподібного тельсона з кількома голками на кінці; тулубні кінцівки перетворені на гребені пластинки.

Habelia (рис. 240, г) — бентосна тварина з широким, опуклим зверху тілом, що складалося з голови, вкритого товстим шипуватим панцирем тулуба та вузької хвостової частини з шипами.

З початку кембрію відомі такі групи молюсків, як моноплакофори, гастроподи, двостулкові (рід *Fordilla*), стенотекоїди, ксеноконхії, хіоліти. Головногі з'являються в середньому кембрії; вони мали конічну черепашку та належали до особливого ряду наутилоїдей — *Plectonoceratida*. *Brachiopoda* (як замкові, так і беззамкові) відомі починаючи з раннього кембрію, а наприкінці періоду стають рифоутворювачами та домінують у морях разом із трилобітами. З кембрію відомі також і фороніди. У кембрійських відкладах знайдено трубки якихось бентосних тварин, яких було названо *Sabelliditida*. Тривалий час їх вважали близькими до сидячих *Polychaeta*, однак сучасні дослідження показали, що насправді це трубки *Rogonophora*. У кембрії були досить поширені як сидячі, так і повзаючі *Echinodermata*, що належали до восьми класів. Із сидячих (підтип *Crinzoa*) відомі лише представники вимерлого ряду *Eocrinoidea*, з повзаючих — *Edrioasteroidea* та *Nolithuroidea*, а також представники ще деяких маловідомих вимерлих наприкінці періоду класів. У середньому кембрії з'являються й представники *Nemichordata* з класу *Pterobranchia*, представлені бентосними та псевдопланктонними колоніями.

Велика кількість кембрійських видів належить до проблематиків, наприклад хіоліти, яких все ж більшість дослідників вважає особливою групою молюсків. Нижче наводяться найцікавіші з проблематиків, які не мають аналогів ні серед викопних, ні серед сучасних (рецентних) таксонів.

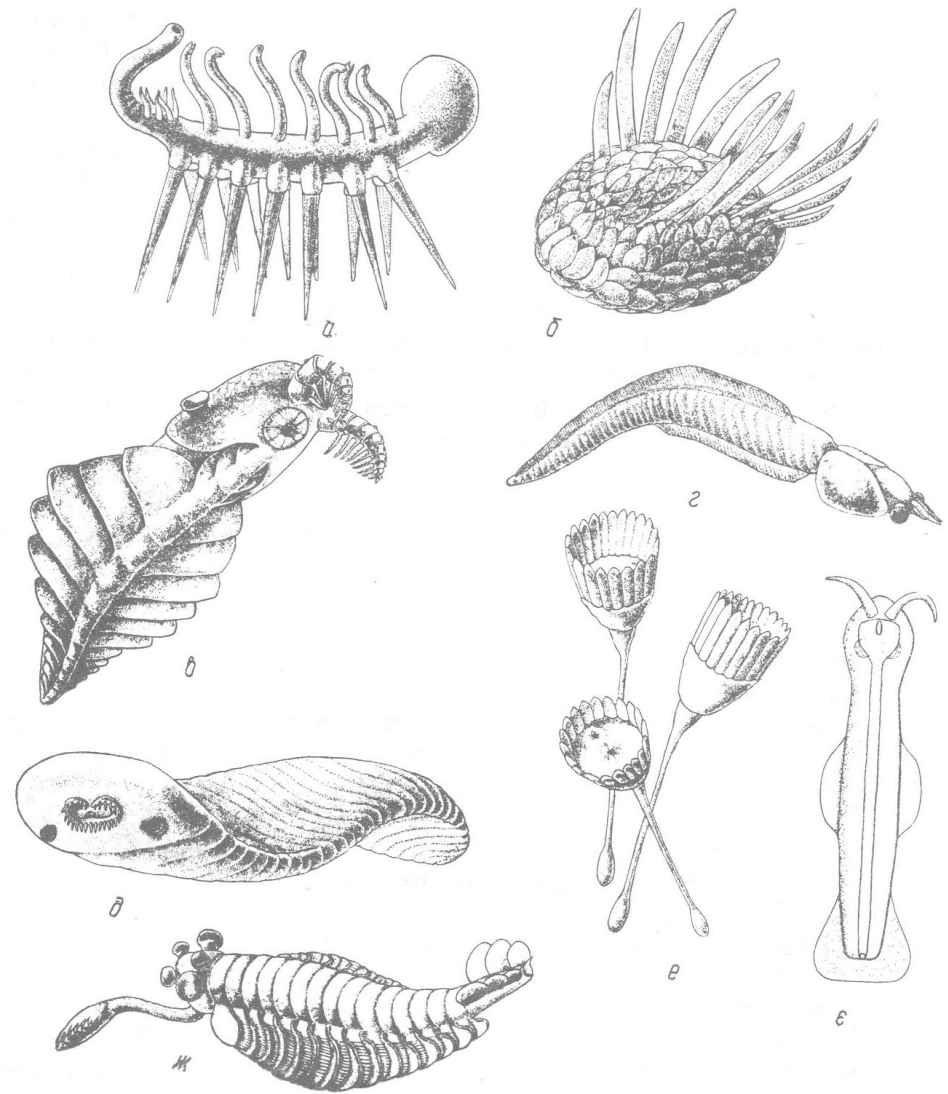


Рис. 241. Реконструкції тварин-проблематиків кембрію:

a — *Hallucigenia*; б — *Wiwaxia*; в — *Anomalocaris*; г — *Nectocaris*; д — *Odontogriphus*; е — *Dinomischus*;
 є — *Amiskwia*; ж — *Opabinia*

Hallucigenia (рис. 241, а) — бентосна тварина 3—5 см завдовжки з м'яким нечленистим тілом. Голова сферична, без будь-яких придатків чи отворів; тулуб циліндричний з сімома парами нечленистих кінцівок-«ходуль» та такою самою кількістю м'яких трубок, напрямлених догори; хвостова частина у вигляді видовженої трубки з отвором.

Wiwaxia — невеликі (5—6 см завдовжки) бентосні повзаючі тварини овальної форми з пласкою нижньою та опуклою

верхньою сторонами. Нечленисте тіло зверху вкрите листо-подібними лусочками, серед яких виділяються два поздовжніх ряди ножеподібних жорстких утворів, напрямлених до-гори (органи захисту).

Anomalasaris — плаваючі тварини; описано два види цього роду, які досягали значних розмірів (70—100 см завдовжки). Тіло їхнє складалося з голови й тулуба. Голова мала вигляд суцільної капсули з парою великих очей на коротеньких стебельцях та парою багаточленикових щупалець, кожен член-ник яких мав пару видовжених виростів із гострими шипами. Вважають, що щупальцями тварина захоплювала їжу і спрямовувала її у рот, оточений диском, на якому розташовувались кілька рядів хітинових зубців. Видовжений плесканий тулуб мав слабо виражену сегментацію та ніс кілька пар бічних нечленистих м'яких лопатей, які утворювали гребний апарат.

Nectocaris — тварина, тіло якої складалося з головного та тулубного відділів без кінцівок. Голова з видовженими бічними лопатями мала одну-дві пари коротеньких загострених на кінці щупалець та пару очей. Сплющений з боків видовжений тулуб складався приблизно з сорока сегментів, мав довгий спинний та короткий черевний плавці.

Odontogriphus — тварина, яка мала близько 8 см завдовжки і вигляд широкого сплющеного в дорзовентральному напрямку черва. Тіло складалось із напівкруглої голови та членистого (близько 30 сегментів) тулуба, позбавленого будь-яких кінцівок. Знизу голови була розташована пара сенсорних органів у вигляді конічних заглибин та рот, оточений V-подібним рядом конічних виростів.

Dinomischus — сидячі тварини завдовжки 4—5 см. Тіло складалося з чашечки та стебельця. Диск чашечки був оточений нерозгалуженими пелосткоподібними утворами, які щільно з'єднувались між собою бічними краями. Посередині диску містився рот, трохи збоку від нього — анальний отвір.

Amiskwia була плаваючою твариною завдовжки близько 4 см, зовні дещо подібною до *Chaetognatha*, але без характерних для них щелеп та капора. Нечленисте, з м'якими тонкими покривами тіло складалося з голови та тулуба. На голові була розташована пара щупалець; тулуб мав пару бічних плавців та широкий горизонтальний хвостовий.

Orabinia — плаваюча хижа тварина. Вона мала червоподібне тіло, яке складалося з суцільної голови, багатосегментного тулуба та заднього відділу з трьох сегментів. На голові були розташовані п'ять очей та довгий, напрямлений уперед хоботок, який мав вигляд гнучкої циліндричної трубки, а на кінці були дві лопаті з довгими голками на внутрішніх

поверхнях. Можливо, тварина хоботком захоплювала їжу, потім він згинався і подавав її до рота. Сегменти тулуба мали бічні пластинчасті вирости із зябрами, а сегменти хвостового відділу — по парі округлих пластинок, напрямлених вгору і вбік; ймовірно, цей відділ грав роль руля при плаванні. Непочленовані кінцівки та наявність гнучкого хобота, який, мабуть, мав гідравлічний принцип дії, свідчать про відсутність екзоскелета в цієї тварини.

Наприкінці кембрійського періоду відбуваються зміни обрисів материків, опускання морського дна тощо, що зумовило часткову руйнацію екосистем та вимирання ряду груп: поліпів *Hydrozoozoa*, мечохвостів ряду *Aglaspida*, стентекоїдів; повністю зникають проблематики кембрію, майже цілком — археоціати.

Ордовицький період характеризується тим, що живі організми освоїли всі глибини Світового океану та прісні водойми. У геологічному відношенні це був період переважання морів над суходолом; він був такий самий теплий, як і кембрій. Значно збільшується чисельність та різноманітність форамініфер і радіолярій; вони стають породоутворювачами. Дуже поширені звичайні й скляні губки. Досягають розквіту рецептакуліти, які беруть участь у рифоутворенні поряд із кораловими поліпами підкласів *Tabulata*, *Heliolithoidea* та гідроїдними поліпами підкласу *Stromatoporoidea* (колоніальні форми, які відрізнялись масивним вапняковим скелетом особливої будови, рис. 242).

У прісних водоймах з'являються перші *Oligochaeta*. З членистоногих починається розквіт *Trilobitomorpha*; мечохвості представлені особливим рядом *Chasmataspidida*. У прісних водоймах з'являються велетенські (до 2—3 м завдовжки) хижі хеліцерові з ряду *Eurypterida*. Ракоподібні представлені тими самими групами, що й у кембрії. Серед молосків з'являються ряд *Mesogastropoda* з черевоногих, клас *Scaphopoda*, кілька рядів двостулкових. Дуже швидкими темпами йде еволюція головоногих: процвітають *Nautiloidea*, з'являються *Orthoceratoidea*, велетенські *Endoceratoidea* та *Actinoceratoidea*. У всіх них черепашки були прямими.

Brachiopoda в цей період були однією з домінуючих груп. У ранньому ордовику в морях та прісних водоймах з'являються та дуже поширюються протягом періоду моховатки (*Bryozoa*). Спостерігається справжній розквіт голкошкірих:

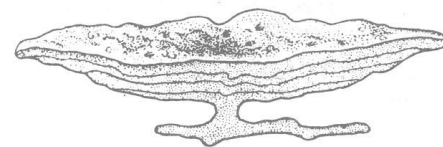


Рис. 242. Зовнішній вигляд колонії *Stromatoporoidea* (клас *Hydrozoa*) з ордовику

відомо близько 20 класів, у тому числі всі сучасні. Відомо багато видів крилозябрових (граптоліти), серед яких були бентосні, псевдопланктонні та планктонні форми.

Наприкінці періоду внаслідок геологічних і кліматичних змін вимирають деякі групи трилобітів, головоногих (Endoceratoidea) та голкошкірих.

Силурійський період характеризується появою перших наземних прибережних екосистем. Знижується різноманітність та чисельність рецептакулітів. З'являються вапнякові губки. Крім табулят, строматопорат та геліолітоїдей, помітну роль у рифоутворенні починають грати ругози. З'являються морські пера (Pennatulacea). Мечохвости представлені сучасним рядом Limulida. Чисельність та різноманітність Trilobitomorpha знижується. У зв'язку з виходом на суходіл перших наземних рослин — риніофітів — виникають наземні екосистеми, в яких із безхребетних мешкають олігохети та скорпіони. У морях із моллюсків з'являються Tentaculita, продовжують існувати майже всі ті самі підкласи головоногих, що й в ордовіці; з'являються види зі спіральною черепашкою. Силур — час розквіту морських лілей. Наприкінці періоду зникає більшість граптолітів.

Це теплий період, що характеризувався переважанням моря над суходолом. У північній півкулі кілька окремих платформ з'єдналися в єдиний материк Лавразія.

Девонський період характеризується подальшим освоєнням живими організмами суходолу, в тому числі й безхребетними. Значні зміни у фауні спостерігаються і в морях. У цей період досягли значного розвитку деякі групи форамініфер з аглютинованими та вапняковими черепашками. З'являються реброплави. Рифоутворювачами були строматопорати, табуляти та ругози; вимирають геліолітиди. Видова різноманітність трилобітів значно знижується, з'являються морські павуки — Pantopoda. Серед зябродішних з'являються два ряди Branchiopoda: Conchostraca та відомий лише з девону Lipostraca, представлений одним родом — Lepidocaris.

Із цього періоду відомі кліщі та особливий ряд панцирних павуків (Soluta, рис. 243), тіло яких, на відміну від сучасних, було вкрите товстим хітиновим спинним щитом. На суходолі з'яв-

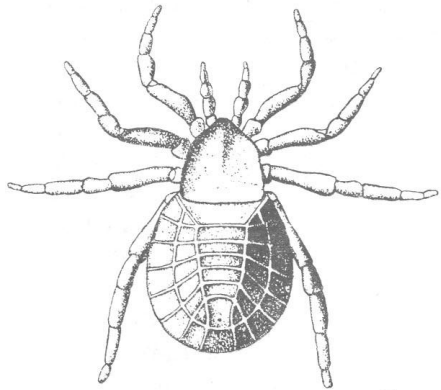


Рис. 243. Панцирний павук *Soluta martus hindii* з карбону

ляються перші трахейнодишні — ряд Collembola з класу Entognatha. У девоні відбувається бурхливий розвиток головоногих зі спіральною черепашкою (Nautiloidea). З'являється підклас Vactritoidea з прямою черепашкою, від якого виникають Ammonoidea та перші Belemnitida. Наприкінці періоду вимерли тентакуліти та багато класів голкошкірих (карпоїдеї, морські пухирі тощо); продовжується розквіт морських лілей.

Протягом девону горотворчі процеси змінювались наступом моря, однак загалом наприкінці періоду існували два великих материки: північний — Атлантия та південний — Гондвана, що зумовило різку зональність клімату.

Кам'яновугільний період (карбон) відомий насамперед як час виникнення справжніх комах (Ectognatha), що пов'язано з освоєнням живими організмами більшої частини суходолу. Перші комахи відомі з середнього карбону. Це, з одного боку, первиннобезкрилі (ряд Machilida), з іншого — кілька рядів крилатих комах. Найпримітивнішим із них був ряд Proptera. Це були комахи з гризучими ротовими органами, двома парами крил із сітчастим жилкуванням; розвиток, ймовірно, відбувався по типу архіметаболії. Вони мешкали на деревах та живились генеративними органами (спорангіями спорових чи стробілами голонасінних). Вважають, що від протоптер походять усі інші крилаті комахи; саме цей ряд вимер у другій половині карбону. Види ряду Caloneurida були більш спеціалізовані порівняно з попереднім рядом: мали видовжене тіло й довгі ноги. Вони також живились генеративними органами деревних рослин, однак відкладали великі за розмірами яйця. Це свідчить про ембріонізацію розвитку, який у калоневрид, ймовірно, мав характер геміметаболії. Види ряду Dictyoneurida мали колючо-сисний ротовий апарат та досить великі розміри (до 40 см у розмаху крил). Вони висмоктували вміст спорангіїв; це були предки клопів, рівнокрилих та деяких інших сучасних груп. У середньому карбоні виникли й такі хижаки, як бабки (Odonata). Деякі з них досягали 70 см у розмаху крил. Цікаво, що личинки бабок карбону вели наземний спосіб життя. У пізньому карбоні кількість рядів комах значно збільшується. Це пояснюється тим, що комахи почали жити рослинним опадам. З другої половини періоду відомо багато мешканців підстилки та поверхні ґрунту — детритофагів, що належали до рядів тарганових (Blattoidea), грилоблатид (Grylloblattida) (ці комахи живуть і в наш час; нагадують тарганів, однак передні крила не перетворені на надкрила) та деяких вищокрилатих груп. З кінця періоду відомі прямокрилі (Orthoptera),

представлені на той час особливими групами хижаків. Усього на кінець карбону відомо 15 рядів комах. Цікаво, що у викопних комах знайдено залишки паразитичних плоских червів, ймовірно, трематод. З цього часу відомі й ківсяки (*Diploroda*).

У ґрунті та підстилці були поширені сапробіонтні кліщі підряду *Ascariformes*; більш спеціалізовані форми (фітофаги, хижаки, паразити тощо) появились значно пізніше. У карбоні виникають деякі групи хижих павукоподібних: справжні павуки (*Aranei*) (панцирні павуки вимирають наприкінці періоду), косарики (*Opiliones*), несправжні скорпіони (*Pseudoscorpiones*), сольпуги (*Solifugae*) та особливий карбоновий ряд *Phalangiotarbi*.

У цей час суходіл освоїли і черевоногі молюски — виникає підклас легеневих (*Pulmonata*).

Досить великі зміни відбуваються і в населенні морів. Серед форамініфер з'являється і досягає розквіту підряд *Fusulinida* з вапняковими багатокамерними веретеноподібними черепашками складної будови до 20 мм завдовжки; їх залишки утворили так звані фузулінові вапняки. Серед губок домінують представники ряду *Tetrahonida*; знайдено спікули прісноводних форм із ряду *Cornacuspongida*, що нагадують сучасних. На початку періоду вимирають останні *Resceptaculita*. З коралів домінують *Tabulata* та *Rugosa*, а чисельність *Stromatoporata* різко падає. Знайдено залишки *Nemathelminthes* та *Chaetognatha*.

З трилобітів зберігається лише один ряд *Ptychopariida*. Серед зябродішних з'являються клас *Cephalocarida*, ряди *Anostraca* та *Mysidacea*. Представники цих рядів перші серед ракоподібних перейшли до планктонного способу існування.

Наприкінці періоду з'являються *Opisthobranchia*; двостулкові молюски за чисельністю та видовою різноманітністю значно поступаються *Brachiopoda*. Виникають ксеноконхії. Серед головоногих домінують форми зі спіральною черепашкою з підкласу *Nautiloidea*; також досить поширені *Bacritroidea* і *Ammonoidea*; вимирають *Orthoceratoidea*, *Actinoceratoidea* та деякі інші.

Різноманітність беззамкових *Brachiopoda* зменшується, переважають замкові. Серед голкошкірих домінують *Stinoidea*, *Blastoidea* та архаїчні форми *Echinoidea*. Протягом періоду вмирає ряд класів голкошкірих.

Ранній та середній карбон відрізнявся м'яким кліматом та переважанням моря над суходолом; у пізньому карбоні море відступає, клімат стає суворішим; відзначено часткове зледеніння Гондвани. Лавразія та Гондвана зближуються.

Пермський період — час повного освоєння живими організмами суходолу та становлення сучасних меж біосфери. Основу рослинності становили вищі спорові та голонасінні. Це період бурхливої адаптивної радіації комах; личинки багатьох груп (одноденки, бабки, веснянки тощо) освоюють прісні водойми. У цей період виникають одноденки (*Ephemeroptera*) з перетворенням типу архіметаболії; багато рядів комах з неповним перетворенням (сіноїди — *Psocoptera*, рівнокрилі — *Homoptera*, трипси — *Thysanoptera* та ін.); виникають комахи з повним перетворенням (ряди твердокрилі — *Coleoptera*, сітчастокрилі — *Neuroptera*, волохокрильці — *Trichoptera* тощо). Вимирають деякі ряди кам'яновугільного періоду (*Caloneurida*, *Dictyoneurida* та ін.). Наприкінці перму було відомо 26 рядів комах, з яких 20 існують і досі.

Серед комах-фітофагів у цей період переважали форми з колючо-сисними ротовими органами; досить численні групи з гризучим ротовим апаратом, які живились переважно генеративними органами рослин та пилком; листогризучі пермські комахи невідомі. Існувало багато видів, що живились опалим листям, а також гнилою деревиною (жуки). Серед пермських комах відомі й хижаки, що належали до різних рядів.

У морях продовжували домінувати фузулініди, які, однак, повністю вимерли наприкінці періоду. Основними рифоутворювачами були коралові поліпи *Tabulata* та *Rugosa*, які також вимерли в кінці періоду; у рифоутворенні брали участь і *Bryozoa*, *Spongia* тощо. Із *Malacostraca* з'являються ряди *Euphausiacea* та *Decapoda*.

Протягом періоду вимерли останні трилобіти та *Eurypterida*. У водоймах зростає різноманітність черевоногих із ряду *Mesogastropoda* (підклас *Prosobranchia*) та *Opisthobranchia*. З головоногих поширені *Nautiloidea*, *Ammonoidea* та *Belemnitida*. Вимирають хіоліти. Значно зменшується кількість видів моховаток внаслідок вимирання поширених у палеозої рядів — *Cryptostomata*, *Cystoporida* та *Rhabdomezozonida*; також падає чисельність плечоногих, бо в кінці періоду вмирає ряд *Productida*, а видова різноманітність інших таксонів значно знижується.

У середині періоду дуже сильно зменшується різноманітність і чисельність морських лілей та вимирають *Blastoidea*; інші класи голкошкірих трапляються досить рідко.

Протягом пермського періоду існували два суперконтиненти — північний (Лавразія) та південний (Гондвана), які наприкінці цього періоду утворили єдиний суперконтинент — Пангею. Це спричинило загальне похолодання та різку при-

родну зональність; значна частина суходолу мала помірний або холодний клімат; натомість в екваторіальній області чітко виділялись субтропічний та тропічний пояси.

Мезозойська ера. Ця ера в еволюції безхребетних відзначається тим, що впродовж її сформувалась більшість сучасних рядів та значна частина родин і родів у різних групах.

Тріасовий період характеризується значними змінами як серед наземних, так і серед водяних безхребетних. У цей час з'являються такі відомі ряди комах, як напівтвердокрилі (Hemiptera), паличники (Phasmoptera), двокрилі (Diptera) та перетинчастокрилі (Hymenoptera). Вимирає кілька палеозойських рядів. Трофічні зв'язки комах стають різноманітнішими. З фітофагів переважають сисні форми (клопи та рівнокрилі), однак з'являються і листогризучі — паличники та деякі прямокрилі. Більшість комах із гризучим ротовим апаратом живилась, як і в пермі, генеративними органами та пилком рослин (сітчастокрилі, перетинчастокрилі, жуки). Основними детритофагами були різноманітні таргани, в гнилій деревині розвивались личинки двокрилих і жуків. Хижаками були личинки сітчастокрилих, більшість прямокрилих, бабки і жуки. Прісні водойми освоїли личинки волохокрильців, бабок, одноденок, веснянок; з'являються водяні клопи та жуки.

У морях мешкали кілька рядів форамініфер, які в цей період не досягали високої чисельності. У цей час з'являється ряд Leptolida (клас Hydrozoa); винятково важливою є поява мадрепорових коралів (ряд Scleractinia), які, однак, були ще нечисленні. Вимирають конуляти — особливий підклас сцифоїдних. Основними рифоутворювачами були строматопорати та губки. З'являються нові групи ракоподібних — Coelocopa, Isopoda та Tanaidacea; Decapoda досягають досить великої різноманітності. Вимирає ряд Archaeostraca, відомий починаючи з кембрію. Чисельність і видова різноманітність Brachiopoda різко зменшується з кінця тріасу, і до нашого часу вони займають другорядне місце в морських екосистемах та мешкають на значних глибинах. Натомість двостулкові молюски освоюють мілководдя морів та прісні водойми: починається їх розквіт, який триває й до нашого часу. Серед головоногих різко падає чисельність наутилоїдей, вимирають бакритоїдеї, натомість спостерігається розквіт амоноїдей та белемнітів.

У тріасовий період існував єдиний суперконтинент — Пангея, з численними внутрішніми прісно- та солонowodними басейнами; клімат тоді був дуже суворим; крім тропічних і субтропічних регіонів були зони помірною й холодного клімату.

В юрський період продовжується адаптивна радіація комах. З'являється ряд вуховерт (Dermaptera). Комахи відіграють усе більшу роль у деструкції рослинних решток. З'являються перші споживачі деревини тільки-но загиблих рослин: рогахвости з перетинчастокрилих та жуки-златки. Личинки двокрилих комах (так звані грибні комарики — Mucetophiloidea) заселили плодові тіла шляпкових грибів. З'являються паразитичні комахи — їздці та деякі інші перетинчастокрилі; їх хазяями були переважно інші види комах. Серед фітофагів поширені не тільки сисні, але й листогризучі, представлені пильщиками з перетинчастокрилих. Хижі види відомі серед прямокрилих (домінуюча форма хижаків), личинок сітчастокрилих, скорпіонових мух, деяких двокрилих та жуків; високої різноманітності досягають бабки, представлені двома сучасними та одним вимерлим наприкінці періоду підрядами. У прісних водоймах мешкають личинки багатьох рядів комах (одноденки, бабки, двокрилі, волохокрильці та ін.), клопи та жуки; усі вони були хижаками, що жили переважно різноманітними ракоподібними, дуже поширеними в прісних водоймах (переважно Conchostraca та Coelocopa).

З юрського періоду відомі перші залишки Zoomastigophorea, Phytomastigophorea та Ciliophora. У морях знайдено медуз із сучасних рядів Semeostomea та Submedusae. Головними рифоутворювачами періоду були вапнякові губки, строматопорати, моховатки і мадрепорові корали, для яких почався період розквіту.

У морях достатньо поширені як бентосні, так і планктонні ракоподібні. Спостерігалась значна видова різноманітність двостулкових та черевоногих молюсків. Дуже численні амоноїдеї (бентосні й плаваючі форми); ці хижакі мешкали в прибережних водах на глибинах, що не перевищували 200 м. З наутилоїдей залишається лише один ряд — Nautilida, представлений багатьма видами. Белемніти — плаваючі хижакі океанських просторів — досягають найбільшої різноманітності; у цей період від них виникли кальмари та каракатиці. Амоноїдеї — також одна з домінуючих груп.

Продовжується скорочення числа видів Brachiopoda, вимирає багато груп цих тварин, і на кінець періоду об'єм типу нагадує сучасний, залишаються три ряди: Lingulida, Craniida, Terebratulida. Серед голкошкірих домінують правильні морські їжаки, однак відомі й неправильні; виникає три ряди цих тварин, які існують і зараз.

Клімат юри був тепліший, ніж клімат тріасу; це був час розпаду Пангеї спочатку знову на Лавразію та Гондвану, а потім — на дрібніші континенти (наприклад, відділення від

Гондвани Австралії). Були поширені континентальні мілководні теплі моря.

Крейдяний період характеризується насамперед біоценотичною кризою, яка відбулась у середині крейди та охопила наземні й прісноводні екосистеми. Її причиною була зміна екосистем, основою яких були мезозойські голонасінні (*мезофіт*), угрупованнями, створеними покритонасінними та деякими групами хвойних (*кайнофіт*). Це призвело до вимирання під час кризи значної кількості таксонів тварин. Це вимирання, пов'язане зі зникненням місць існування, не було компенсоване виникненням нових таксонів і знизило кількість родин комах приблизно на 10 %. Під час формування нових екосистем з покритонасінними йшли процеси паралельної еволюції комах і квіткових рослин, що призвело до значного зростання кількості таксонів комах. Вимерли передусім групи фітофагів, що живились мезозойськими голонасінними, їх паразити та хижаки. Натомість у пізній крейді починається розвиток комах-запилувачів: деяких груп жуків, бджолиних з перетинчастокрилих, вищих мух; у цей час з'являються метелики (*Lepidoptera*), личинки яких живляться переважно листям та іншими органами квіткових і хвойних; виникають суспільні комахи, найважливішими з яких були терміти (*Isoptera*) та мурашки (*Formicoidea*); вони відігравали дуже важливу роль у ґрунтоутворенні, а терміти, крім того, — ще й в початкових стадіях деструкції мертвої деревини. З'являються богомоли — спеціалізовані хижаки, кровососи та паразити хребетних — мокреці з двокрилих (*Ceratopogonidae*), воші (*Anoplura*) та блохи (*Aphaniptera*). Комплекси водяних комах ранньої крейди подібні до юрських; у пізній крейді спостерігається різке збіднення фауни водяних комах внаслідок змін характеру самих водойм; поряд із хижакими з'являються й фільтратори (личинки багатьох двокрилих тощо). Слід сказати, що в другій половині крейди закінчилось формування всіх рядів комах, які представлені й у сучасній фауні. З цього періоду відомі також перші *Tardigrada*.

У морях з'являються нові групи форамініфер (*Heterohelicalia*, *Nummulitida*), які поряд з більш давніми таксонами (*Rotaliida*, *Lagonida*, *Bulimulida*) досягають дуже високої чисельності та видової різноманітності; залишки їх черепашок утворюють поклади крейди, від якої й пішла назва періоду. Усі ці таксони існують і в наш час. Рифоутворювачами були ті самі групи, що і в юрський період.

Серед червононогих моллюсків виникає ряд *Neogastropoda* (передньозяброві); продовжується утворення нових таксонів *Pulmonata*. Серед двостулкових досягає великої різноманітності ряд *Rudista*, який виник ще в пізньому юрі; вони

мешкали на мілководдях континентальних морів і вимерли наприкінці крейди. Інші групи *Bivalvia* досягли значної чисельності. Амоноідеї досягають максимальної видової різноманітності в ранній крейді, а в пізній число їх таксонів зменшується, і вони повністю вимирають у кінці періоду. Домінують белемніти, які, однак, майже повністю зникають наприкінці крейди; досить поширені каракатиці та кальмари; виникають восьминоги. У кінці періоду вмирає понад 50 % рядів і родин морських їжаків.

Протягом періоду Лавразія та Гондвана розпадаються на окремі континенти; загалом площа суходолу була менша, ніж зараз, а клімат значно тепліший.

Кайнозойська ера. На початку цієї ери серед безхребетних існувало ще багато мезозойських груп; протягом її фауна стає дедалі ближчою до сучасної.

Палеогеновий період характеризується становленням сучасних груп комах на рівні підрядів та частково родин. Досягають розквіту всі групи запилювачів та сисні й гризучі фітофаги, які живляться будь-якими органами рослин, їх хижаки та паразити. Виникають різноманітні некро- та копрофаги, що живляться трупами і фекаліями ссавців та птахів (коротковусі двокрилі, жуки-гробарики, гнойовики тощо). Комплекс кровососів збагачується мошками, москітами, кровосисними комарами, гедзьями; з'являються оводи. Прісноводні водойми освоюють квіткові рослини, що збільшує біопродуктивність цих екосистем; тому багато груп комах знову заселює ці водойми, і їх фауна стає подібною до сучасної.

У палеогені з'являються кровосисні іксодові кліщі та гамазові кліщі — переважно мешканці ґрунтів. З найпростіших з'являються черепашкові амеби (*Testacealobosia*). У морях із форамініфер найпоширеніші нумуліти; черепашки деяких з них досягали 16 см у діаметрі; поряд з ними високої чисельності досягають і інші групи, відомі з часів крейди; наприкінці періоду видова різноманітність форамініфер значно зменшується.

Вимирають строматопорати; основними рифоутворювачами, як і в наш час, були мадрепорові корали.

Серед ракоподібних виникають *Cladocera*, які відразу ж стають суттєвим компонентом планктону як прісних, так і морських водойм; з'являються також бокоплавці (*Amphiroda*). Продовжується розквіт червононогих та двостулкових. Белемніти представлені лише однією родиною, яка вмирає наприкінці періоду; поширені також кальмари та каракатиці, трапляються й восьминоги. Починається новий розквіт морських їжаків.

Протягом періоду горотворчі процеси змінювались наступом морів, що призводило до змін клімату, який, однак, був тепліший ніж зараз. Існувало кілька континентів, наприклад, Атлантия (з'єднання Європи з Північною Америкою), Індія, Ангарія, Африка (без півночі, де було море), Південна Америка тощо.

Неогеновий період. Ще в кінці палеогену почали виникати трав'янисті біоценози (степи тощо), які остаточно сформувалися в неогені. Ці екосистеми заселяли специфічні комплекси комах (хортобіонти). По-перше, це травоїдні групи, чільне місце серед яких зайняли саранові, та їх паразити і хижаки. По-друге, це копрофаги, некрофаги, кровососи і паразити степових ссавців та птахів. По-третє, в умовах різнотрав'я утворюються специфічні до певних рослин запилювачі, насамперед, бджолині.

У морях фауна безхребетних близька до сучасної: дуже знижується кількість нумулітів; зростає роль планктонних форамініфер, частина яких вимерла наприкінці періоду.

Протягом неогену обриси материків стають переважно подібними до сучасних; встановились кліматичні зони — від тундри до тропіків. Кожна з цих зон має свій комплекс специфічних видів, що привело до загального збільшення видової різноманітності наземних безхребетних. Протягом періоду спостерігалось кілька зледенінь, з яких саме значне було в Південній півкулі 11 млн років тому, коли більша частина Австралії, Нова Зеландія та Патагонія знаходились під шаром криги і були заселені наново після кінця зледеніння.

Антропогеновий період характеризується кількома зледеніннями та появою антропогенного фактора. Фауна безхребетних протягом періоду істотно не відрізняється від фауни кінця неогену. Господарча діяльність людини загрожує стійкості біосфери в цілому та веде до вимирання багатьох видів, у тому числі й безхребетних.