

Эдвард Э. Рупперт
Ричард С. Фокс
Роберт Д. Барнс

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В четырех томах

Том 4

ЦИКЛОНЕЙРАЛИИ,
ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ И
ВТОРИЧНОРОТЫЕ

Для будущих зоологов

INVERTEBRATE ZOOLOGY

A FUNCTIONAL EVOLUTIONARY APPROACH

seventh edition

Edward E. Ruppert

Clemson University, South Carolina

Richard S. Fox

Lander University, South Carolina

Robert D. Barnes

Late of Gettysburg College

THOMSON
BROOKS/COLE

Australia • Canada • Mexico • Singapore • Spain • United Kingdom • United States

<http://jaraassic.ra/>

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Седьмое издание

Эдвард Э. Рупперт

Университет Клемсон, Южная Каролина

Ричард С. Фокс

Университет Лэндера, Южная Каролина

Роберт Д. Барнс

Геттисберг-колледж



Москва

Издательский центр «Академия»

2008

<http://classical.ru/>

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Перевод с английского



Москва
Издательский центр «Академия»
2008

<http://classics.ru/>

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Том 4

ЦИКЛОНЕЙРАЛИИ, ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ И ВТОРИЧНОРОТЫЕ

Перевод с английского

Под редакцией В. В. Малахова

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по направлению «Биология»
и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2008



Филологический факультет СПбГУ
2008

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73
Р869

Перевод и научное редактирование организованы филологическим факультетом
Санкт-Петербургского государственного университета

Рупперт Э.Э.

Р869 Зоология беспозвоночных : Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. Т. 4. Циклонейралии, щупальцевые и вторичноротые / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Барнс ; пер. с англ. О. В. Ежовой, А. Н. Никулушкина, И. А. Шейко ; под ред. В. В. Малахова. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 352 с.

ISBN 978-5-7695-3497-3 (Т. 4) (рус.)

ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

В четырех томах учебника рассматриваются группы животных от простейших до хордовых включительно. Помимо морфологических характеристик приводятся сведения о физиологии и биологии беспозвоночных животных. Описание строения организмов сопровождается подробным анализом особенностей их функционирования.

В четвертом томе описаны круглоротые черви, головохоботные черви и гастротрихи, коловратки, скребни, гнатостомулиды и недавно открытая группа микрочелюстных Gnathifera, а также щетинкочелюстные, лофофорные (форониды, лешанки и плеченогие) и вторичноротые в традиционном составе полухордовых, иглокожих и низших хордовых (исключая позвоночных). Классификация групп животных построена на принципах филогенетической систематики.

Для студентов высших учебных заведений. Может заинтересовать широкий круг специалистов-биологов.

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73

Thomson Learning и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

Copyright © 2004 Brooks / Cole, a division of Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ is a trademark used herein under license. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach By Edward E. Ruppert, Richard S. Fox & Robert D. Barnes, 7th edition
© Ежова О.В., Никулушкин А.Н., Шейко И.А., перевод на русский язык, 2008
© Издание на русском языке, оформление. Издательский центр «Академия», 2008

ISBN 978-5-7695-2740-1 (рус.)
ISBN 978-5-7695-3497-3 (Т. 4) (рус.)
ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

GASTROTRICHA^P

Разнообразие
Gastrotricha

NEMATODA^P

Форма тела

Стенка тела

Нервная система
и органы чувств

Движение

Питание

Выделение

Размножение и развитие

Паразитизм

Разнообразие *Nematoda*

NEMATOMORPHA^P

Разнообразие
Nematomorpha

PRIAPULIDA^P

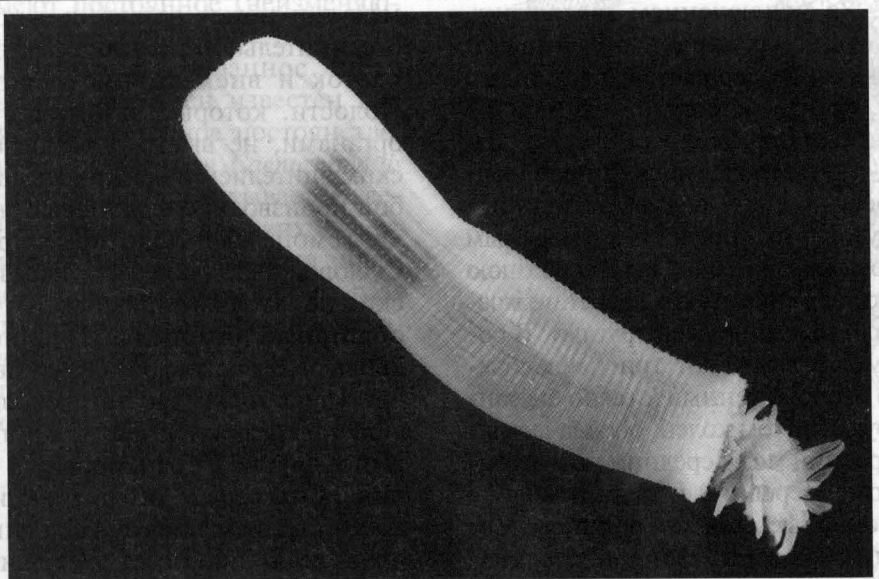
Разнообразие *Priapulida*

LORICIFERA^P

Разнообразие *Loricifera*

KINORHYNCHA^P

Разнообразие *Kinorhyncha*

ФИЛОГЕНИЯ**CYCLONEURALIA****ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СИСТЕМА****CYCLONEURALIA**

К циклонейралиевым относятся шесть таксонов животного царства, которые обычно (за исключением нематод) не привлекают должного внимания зоологов. Эта систематическая группа включает морских, водных и наземных многоклеточных животных, относящихся к типам *Gastrotricha* (брюхоресничные), *Nematoda* (нематоды, или круглые черви), *Nematomorpha* (волосатики), *Priapulida*, *Kinorhyncha* и *Loricifera*. Некоторые из них имеют важное значение как паразиты человека, животных, но большинство из них — мелкие свободноживущие организмы, размеры которых варьируют от микроскопических до нескольких сантиметров.

Представители таксона циклонейралиевые имеют секретируемую кутикулу, которая у всех, кроме гастротрих, может сбрасываться и иногда содержит хитин. За исключением гастротрих, двигательные реснички отсутствуют, и движение совершается с помощью мышц. Реснички могут сохраняться в протонефридиях (если они есть), изредка — в гастродермисе, а производные ресничек — в чувствительных структурах. Мозг представлен нервным кольцом, которое окружает переднюю часть кишечника (такое строение мозга и дало название всей группе). В составе мозга выделяют три последовательно расположенных и тесно связанных друг с другом колец, обозначаемых как передний мозг, средний мозг и задний мозг. Передний и задний мозг — ганглионарные образования и состоят главным образом из клеточных тел (перикарионов), тогда как средний мозг представляет собой нейропил, состоящий почти исключительно из нервных

волокон. Рот переместился из брюшного положения (характерного для большинства первичноротых) в терминальное положение на переднем конце тела. Глотка радиально-симметричная (вместо исходной билатерально-симметричной), цилиндрическая с тремя пучками эпителиально-мышечных клеток (мезодермальными миоцитами), которые расходятся лучами от центра к поверхности (см. рис. 22.15). Сокращение радиальных мышц расширяет просвет глотки, функционирующей как всасывающий насос. Поскольку мезодермальная мускулатура является плезиоморфной для таксона, эпителиально-мышечная глотка вероятно возникла независимо у *Gastrotricha*, *Nematoda* и *Loricifera*.

Большинство циклонейралиевых лишены полости тела (такое состояние называют ацеломатным), и промежутки между органами заполнены соединительной тканью, состоящей из клеток и внеклеточного матрикса. Полости, которые возникают между органами, не выстланные целомическим эпителием и представляющие собой производное бластоцеля, называют гемоцелом. Некоторые крупные *Cycloneuralia*, такие, как паразитические нематоды и приапулиды, имеют обширный гемоцель, заполненный кровью (гемолимфой). Кровь выполняет функцию гидростатического скелета и внутренней среды организма, выполняющей транспортную функцию, хотя сердце отсутствует и жидкость перемещается в различных направлениях просто за счет движений тела животного. Вторичная полость тела у большинства представителей отсутствует.

У видов с тонкой, гибкой кутикулой есть антагонистические кольцевые и продольные мышцы, которые опираются на гидростатический скелет. Гемоцель, заполненный жидкостью либо соединительной тканью, представляет собой гидростатический скелет. У представителей таксонов, имеющих толстую и жесткую кутикулу, кольцевая мускулатура редуцирована. В этих случаях остаются только продольные мышцы, антагонистом к которым выступает толстая кутикула. Для многих форм характерны прикрепительные железы, секрет которых выходит наружу через особые кутикулярные трубки. Хотя передний конец тела несет рот и органы чувств, оформленной головы нет. Кишечный канал обычно представляет собой прямую трубку. Типичные выделительные органы — протонефридии. Тело состоит из относительно небольшого числа клеток, часто их всего около 1000. Многие виды (особенно среди нематод) имеют постоянное (неизменяющееся), видоспецифичное и генетически запрограммированное число клеток. Этот феномен известен как эutelия, или клеточное постоянство. У самца круглого червя *Caenorhabditis elegans*, например, насчитывается всего 1031 клетка. У эutelических животных митозы прекращаются на определенной стадии эмбрионального развития и последующий рост происходит только за счет увеличения размера клеток. Большинство циклонейралиевых раздельнополы, а их развитие строго детерминировано.

ненных в 50 родов. Эти крошечные многоклеточные животные населяют промежуточные пространства морских и пресноводных осадков, аллювиального детрита, поверхности погруженных в воду растений и животных и водную пленку, покрывающую почвенные частицы в наземных местах обитания. Гастротрихи являются обычными обитателями прудов, рек и озер. Литоральная зона морского берега населена 40 или более видами гастротрих, которые обитают в промежутках между песчинками. Их плотность велика: в 20 мл песка насчитывается до 1000 особей. Тип гастротрихи делится на две группы: морские *Macrodasysida* (рис. 22.1) и преимущественно пресноводные *Chaetonotida*.

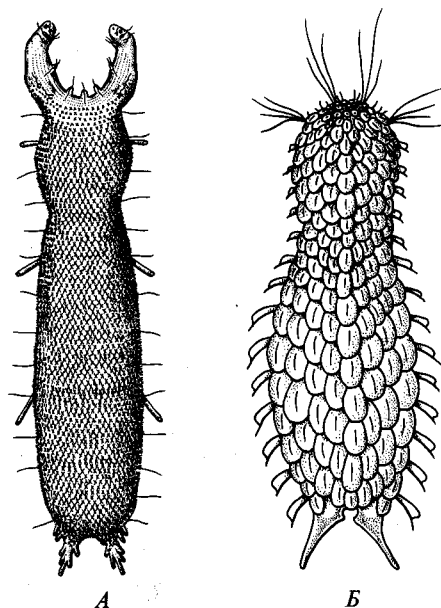


Рис. 22.1. Gastrotricha:

А — морская макродазида *Pseudostomella*; Б — морская хетонотида *Halichaetonotus* (А — из Ruppert E. E. 1970. On *Pseudostomella* Swedmark 1956 with descriptions of *P. plumosa* nov. spec., *P. cataphracta* nov. spec. and a form of *P. roscovita* Swedmark 1956 from the West Atlantic coast. *Cah. Biol. Mar.* 11: 121—143)

GASTROTRICHA^P

Гастротрихи — это небольшой, но разнообразный таксон, состоящий приблизительно из 500 видов, объеди-

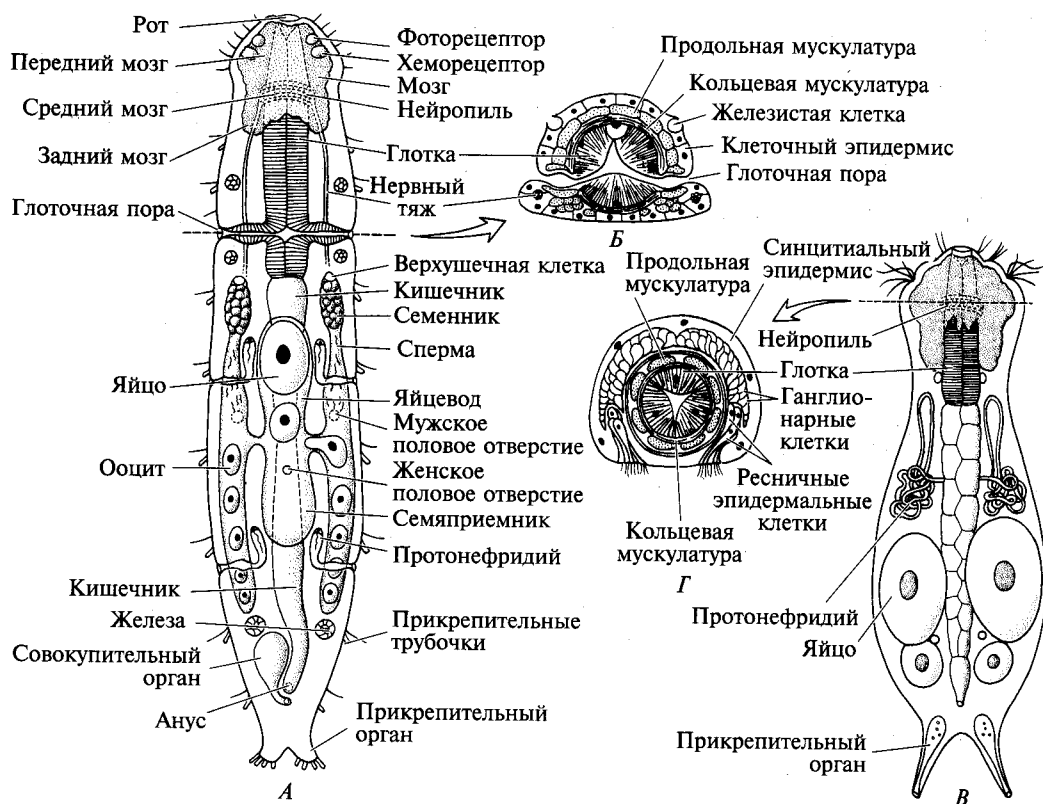


Рис. 22.2. Анатомическое строение Gastrotricha:

А, Б — схема строения макродазиид; В, Г — схема строения хетонотид; А, В — вид со спинной стороны; Б, Г — поперечный срез через глоточный район (*неперисовано с изменениями из Ruppert E. E. 1991. Gastrotricha. In Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 4. Aschelminthes. Wiley-Liss, New York. Pp. 41—109*)

Большинство гастротрих — микроскопические животные с длиной тела от 50 до 100 мкм, хотя некоторые виды достигают 4 мм. Они имеют двусторонне-симметричное, кегле- или ремнеобразное тело, уплощенное на брюшной и выпуклое на спинной стороне (рис. 22.2). Голова несет органы чувств, мозг и глотку, тогда как в удлиненном туловище находятся средняя кишка и половые органы. Хобота у гастротрих нет.

Передвижение осуществляется скольжением с помощью ресничек. Двигательные реснички имеются только на брюшной поверхности тела, хотя их

расположение варьирует у представителей таксона. Ресничками может быть одета вся брюшная сторона, они могут быть организованы в виде продольных тяжей, поперечных рядов, пятен, или собраны в пучки (цирры), напоминающие таковые у брюхоресничных инфузорий (рис. 22.3). Прimitивные таксоны гастротрих имеют моноцилиарные эпидермальные клетки — особенность, характерная среди нецеломических первичноротых только гнатостомулидам. Название «гастротрихи» связано с тем, что эти животные имеют реснички только на брюшной стороне (*gastro* = желудок, *trich* = волосы).

Прикрепительные трубочки обеспечивают обратимое прикрепление к субстрату. Они содержат железы, выделяющие клейкий секрет, и железы, освобождающие от прикрепления (такие пары желез имеются и у турбеллярий). Прикрепительные трубочки могут быть многочисленными и расположенными вдоль всего тела по бокам или быть собранными в парный орган на заднем конце (рис. 22.4; см. рис. 22.2, А, В).

Стенка тела состоит из наружной кутикулы, эпидермиса, кольцевых и продольных мышечных волокон. Эпидермальная базальная пластинка развита слабо. Полость тела отсутствует, промежутки между органами заполнены клетками. Собственно соединительная ткань развита слабо. У макродазиевых большие вакуолированные Y-клетки, окружающие кишку, способны функционировать как гидростатический скелет. Кровеносная система или специализированные дыхатель-

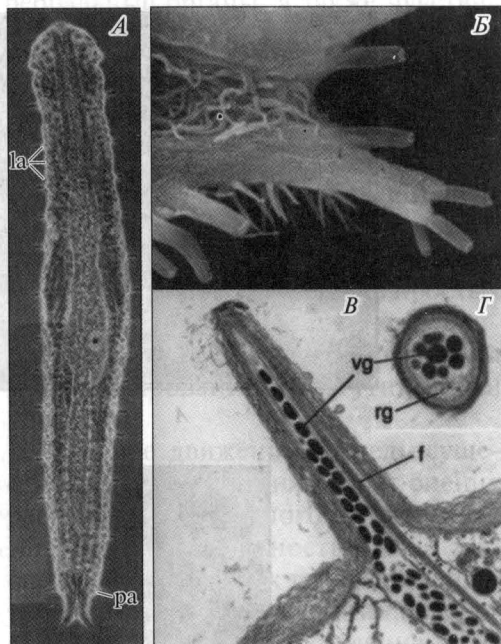


Рис. 22.4. Gastrotricha, прикрепительные трубочки макродазиидной гастротрихи *Turbanella*:

А — фотография живой гастротрихи, показаны боковые и задние прикрепительные трубочки. Каждая боковая прикрепительная трубочка сопровождается чувствительной ресничкой; В — задние прикрепительные трубочки при большом увеличении; В и Г — продольный и поперечный срезы прикрепительной трубочки: ра — задняя прикрепительная трубочка; la — боковая прикрепительная трубочка; f — фибрилла; vg — прикрепительная железа; rg — открепительная железа (из Tyler S. and Rieger G. E. 1980. *Adhesive organs of the Gastrotricha. I. Duogland organs. Zoomorphologie* 95: 1—15)

ные органы у этих маленьких животных отсутствуют.

Кутикула подразделяется на волокнистую внутреннюю эндокутикулу и внешнюю эпикутикулу (экзокутикулу), состоящую из многочисленных двойных слоев с перемежающимися электронно-плотными и электронно-светлыми зонами (рис. 22.5, А). Эти множественные двойные слои окружают все тело, включая каждую ресничку,

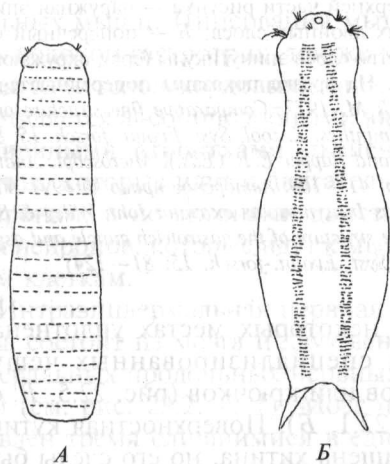


Рис. 22.3. Gastrotricha, расположение ресничек на брюшной стороне у макродазиды *Thaumastoderma* (А) и у хетонотиды *Chaetonotus* (Б) (no Remane A. 1936. *Gastrotricha*. In Bronn H. G. (Ed.): *Klassen Ordn. Tierreichs*. 4:1—242)

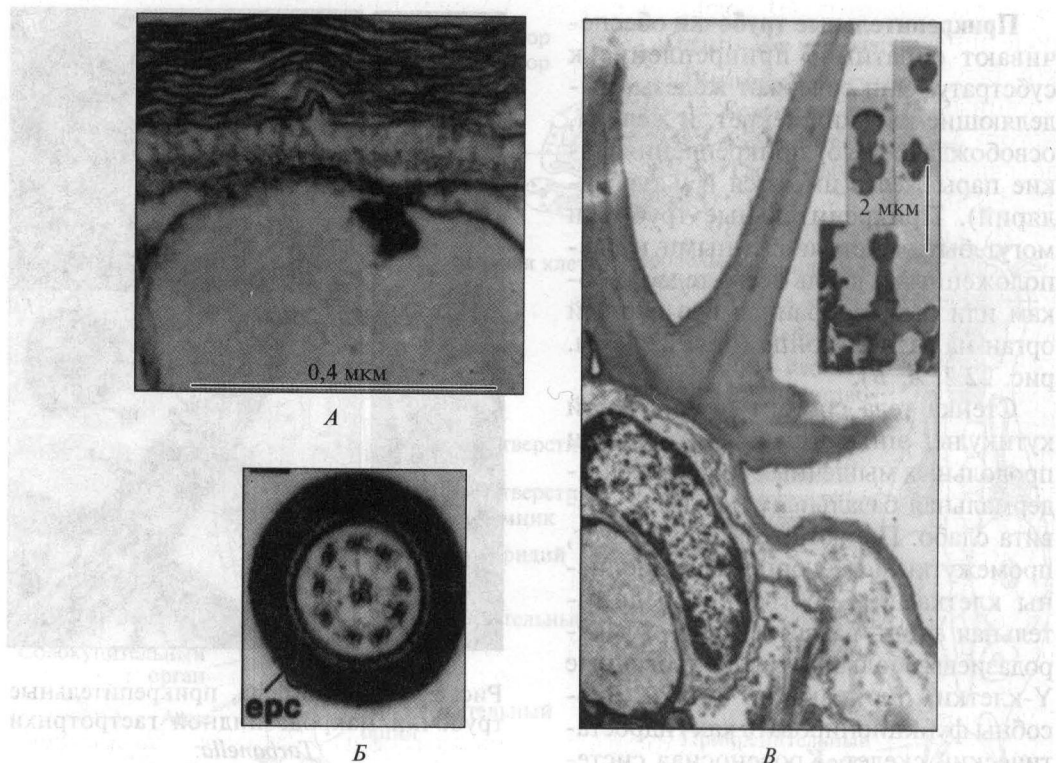


Рис. 22.5. Gastrotricha:

А* — кутикула и часть эпидермиса *Turbanella ocellata*, показана толстая, светлая эндокутикула, прилегающая к клетке эпидермиса с большой везикулой. В верхней части рисунка — наружная эпикутикула, которая состоит из многочисленных параллельных двойных слоев; **Б** — поперечный срез локомоторной реснички *Urodasyr nodostylis*, показано множество слоев эпикутикулы (epc), окружающих ресничку; **В*** — кутикулярные шипы *Tetranchyroderma* sp. На врезке показаны поперечные срезы шипов на разных уровнях (**А** — из Rieger G.E. and Rieger R.M. 1977. Comparative fine structure of the gastrotrich cuticle and aspects of cuticle evolution within the Aschelminthes. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 15: 81–124; **Б** — из Ruppert E.E. 1991. Gastrotricha. In Harrison F.W. and Ruppert E.E. (Eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 4. Aschelminthes. Wiley-Liss, New York. Pp. 41–109. Авторское право © 1991 Wiley-Liss, Inc. Этот материал использован с разрешения Wiley-Liss Inc., помощь оказана John Wiley & Sons, Inc.; **В** — из Rieger G.E. and Rieger R.M. 1977. Comparative fine structure of the gastrotrich cuticle and aspects of cuticle evolution within the Aschelminthes. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 15: 81–124)

и возможно функционируют как физиологический барьер (рис. 22.5, **А**, **Б**). У некоторых гастротрих эндокутику-

Таким знаком (*) здесь и далее отмечены рисунки, правообладателей которых не удалось найти и разрешение на их опубликование не получено. В последующих изданиях, при получении издательством соответствующего уведомления от правообладателя, сведения о нем будут скорректированы или данный материал будет исключен.

ла в некоторых местах уплотнена в виде специализированных чешуй, шипов или крючков (рис. 22.5, **В**; см. рис. 22.1, **Б**). Поверхностная кутикула лишена хитина, но его следы были найдены в кутикуле, выстилающей глотку. В отличие от всех других циклонейралиевых гастротрихи не линяют.

Эпидермис может иметь клеточное строение, как у макродазиевых, или образовывать синцитий, как у боль-

шинства хетонотид. На брюшной стороне эпидермис несет реснички. У некоторых хетонотид ресничные клетки организованы в два продольных ряда, которые образуют утолщенные продольные гребни, или тяжи (см. рис. 22.2, Г, 22.3, Б).

Мускулатура может быть поперечно-полосатая, косо исчерченная или гладкая в зависимости от вида. Мускулатура стенки тела обычно представлена наружными поясами кольцевой мускулатуры и внутренними полосами продольных мышц (см. рис. 22.2, Б, Г). Вентролатеральные продольные мышцы развиты сильнее. Они простираются на всю длину тела, сокращая и изгибая его на брюшную сторону. Сокращение кольцевой мускулатура позволяет гидростатическому скелету растягивать тело, как это имеет место у большинства видов Macrodasysida, имеющих мягкую, эластичную кутикулу. У многих видов Chaetonotida кольцевая мускулатура стенки тела отсутствует и толстая, эластичная кутикула выступает как антагонист продольных мышц. Иннервация мышечных волокон гастротрих, так же как у нематод (и головохордовых), чаще осуществляется аксоноподобными **иннервационными отростками** мышечных клеток, которые идут к двигательным нейронам, а не аксонами двигательных нейронов, которые идут к мышечным клеткам.

Интраэпидермальная нервная система состоит из мозга и двух вентролатеральных продольных нервных тяжей (см. рис. 22.2, А, Г). Мозг представлен тремя слившимися в единый воротничок кольцами, что типично для циклонейралиевых. Нервные тяжи проходят вдоль вентролатеральных мышц и соответствующих утолщений вентрального эпидермиса (когда они есть). К органам чувств относятся це-

ребральные органы, а также чувствительные «щетинок» (на самом деле это неподвижно торчащие реснички. — *Примеч. ред.*), расположенные на всей поверхности тела. Церебральные органы чувств состоят из ресничных «щетинок», ресничных пучков (они функционируют как механорецепторы), ресничных ямок и мягких отростков (хемотрецепторов), а также из простых рудиментарных глазков (фоторецепторов). Все рецепторы образованы модифицированными жгутиковыми клетками.

Главное движение вперед осуществляется у гастротрих за счет биения ресничек вентрального эпидермиса. Мышечная деятельность важна при специализированных типах движения, таких как реакции избегания опасности, повороты и совокупление (рис. 22.6). Реакция избегания опасности может проявляться в отдергивании назад головы и туловища к прикрепленному заднему концу тела или в медленных червеобразных отступательных движениях. Во время копуляции оба животных используют мускулатуру для плотного соединения задних концов.

Кишечный канал — это рот, глотка, средняя кишка, анус. Расположенный на переднем конце рот открывается в глотку, которая представлена удлинённой, железистой, мышечной трубкой (см. рис. 22.2). Стенка глотки образована толстым слоем эпителиально-мышечных клеток. В глотке кольцевые и продольные мышечные слои окружают толстый слой радиальных мышц. Просвет глотки трехлучевой (трехгранный, или Y-образный, см. рис. 22.2, Г) и одет кутикулой. У макродазиевых глотка открывается наружу через пару боковых **глоточных отверстий** (см. рис. 22.2, А, Б), расположенных перед слиянием глотки с сред-

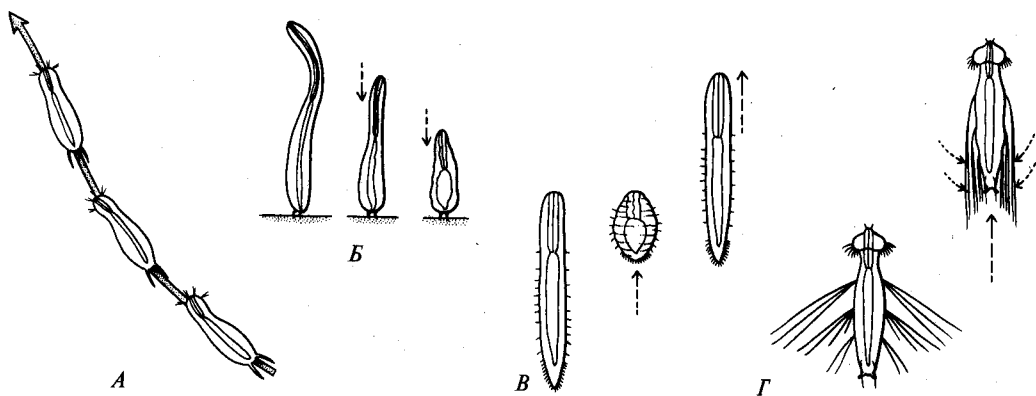


Рис. 22.6. Gastrotricha:

A — ресничное скольжение *Chaetonotus* по поверхности; B — сокращение тела, прикрепленного задним концом, у *Neodasys*; B — передвижение *Macrodasys*; Г — скачкообразное движение пелагической *Stylochaeta* с использованием кутикулярных шипов, снабженных мускулатурой (A, B и Г — переписано из Remane A. 1936. *Gastrotricha*. В Bonn H. G. (Ed.): *Klassen Ordn. Tierreichs*. 4: 1—242)

ней кишкой. В месте слияния располагается клапан, который предотвращает обратный ток содержимого кишечника. Средняя кишка представляет собой клеточную, цилиндрическую трубку, которая постепенно сужается по направлению к расположенному на заднем конце тела брюшному анусу. Реснички в средней кишке отсутствуют, но апикальная поверхность клеток несет щеточную каемку микроворсинок. Изначально стенка средней кишки включает кольцевые и продольные мышцы, но у хетонотид кольцевые мышцы отсутствуют.

Гастротрихи питаются мелкими органическими частицами (мертвыми или живыми), такими как бактерии, диатомовые водоросли, простейшие. Они всасывают их в рот с помощью нагнетающего движения глотки. У макродазиевых парные глоточные отверстия выводят излишек воды из проглоченной пищи. Пищеварение внутриклеточное и внеклеточное. Адсорбция происходит в средней кишке. У хетонотид (как морских, так и пресноводных) на переднем конце тела име-

ется единственная пара протонефридиев, у морских макродазид — несколько пар протонефридиев, которые расположены вдоль всего тела (см. рис. 22.2, A, B). Протонефридии выполняют главным образом осморегляторную функцию. Нефридиальные поры открываются на вентролатеральной поверхности тела.

В отличие от других циклонейралий, гастротрихи гермафродиты и сперма переносится не напрямую. Анатомия половой системы и механизмы оплодотворения варьируют внутри гастротрих, и у многих форм они еще до конца не выяснены. У *Macrodasys* (которые возможно демонстрируют предковое состояние) имеется пара гермафродитных половых желез, каждая из которых состоит из переднего семенника и заднего яичника (см. рис. 22.2, A). Сперматозоиды выводятся через семяпроводы, они могут быть упакованы в сперматофоры. Пара половых отверстий расположена на брюшной стороне в середине тела. Мужские, женские половые отверстия часто прорываются только на время размножения.

Копулятивный орган расположен на заднем конце тела. Перед копуляцией этот орган контактирует с мужскими половыми отверстиями, заполняется спермой, а затем переносит сперму в семяприемник другой особи через женское половое отверстие. Оплодотворение внутреннее, оно происходит внутри женской половой системы. Оплодотворенные яйца высвобождаются через разрыв в стенке тела. Существует множество вариаций процесса оплодотворения и откладки яиц. По крайней мере один вид является живородящим. Мужская система пресноводных хетонотид дегенерировала и не функционирует, так что по существу все особи являются самками и воспроизводятся партеногенетически (см. рис. 22.2, B).

В последнее время у широко распространенного вида *Lepidodermella squamata* (и у ряда других видов) были обнаружены сперматозоиды, но неизвестно, являются ли они функционирующими. (Возможно, гастротрихи-хетонотиды являются протандрическими гермафродитами, т.е. сначала производят сперматозоиды, а затем яйцеклетки. — *Примеч. ред.*)

У пресноводных хетонотид, размножающихся партеногенетически, образуется два типа яиц, прикрепляющихся к субстрату. Первый тип яиц находится в состоянии покоя, как у коловраток, ветвистоусых, пресноводных плоских червей, и может противостоять высыханию и низким температурам. Яйца другого типа быстро развиваются, и молодь вылупляется из них через 1—4 дня. Яйца невелики (около 50 мкм), но в сравнении с размерами тела самих гастротрих они выглядят гигантскими, занимая большую часть туловища. Вот почему яйца развиваются и откладываются по одному.

Дробление билатеральное, развитие детерминированное, прямое. Все

развитие протекает на дне. У молодых особей гастротрих при вылуплении есть большая часть органов, характерных для взрослых особей, и они достигают половой зрелости в течение примерно трех дней. Рост происходит за счет растяжения клеток туловища и морфогенеза репродуктивной системы. Максимальная продолжительность жизни *Lepidodermella* в лабораторной культуре составляет 40 дней, из которых за первые 10 дней каждая особь производила четыре или пять яиц.

РАЗНООБРАЗИЕ GASTROTRICHA

Macrodasyida^C. Тело обычно червеобразное, удлиненное, сплющенное в дорсовентральном направлении. Прикрепительные трубочки расположены на переднем и заднем концах и вдоль по бокам тела. Глоточный просвет в форме перевернутой буквы Y; имеются парные глоточные поры. Эпидермис клеточный. Гермафродиты. Обитают в море и эстуариях в толще донного осадка. Представители: *Dactylopodola*, *Macrodasys*, *Pseudostomella*, *Tetranchyroderma*, *Turbanella*, *Urodasys*.

Chaetonotida^C. Тело кеглевидной формы. Прикрепительные трубочки обычно только на заднем конце тела. Глоточный просвет в форме неперевернутой буквы Y. Глоточных пор нет. Эпидермис синцитиальный. Исключение составляет примитивный морской *Neodasys*, который имеет червеобразное тело, прикрепительные трубочки сзади и на боковых сторонах тела и клеточный эпидермис. Обитают в море и в пресных водах. Пресноводные виды размножаются партеногенети-

чески. Представители: *Chaetonotus*, *Halichaetonotus*, *Lepidodermella*, *Neodasys*, *Xenotrichula*.

NEMATODA^P

Нематоды, или круглые черви, являются наиболее разнообразным таксоном циклонейралиевых и возможно самым многочисленным типом среди животных. В настоящее время описано около 20 тыс. видов, но существует предположение, что еще несколько миллионов видов ожидают своего открытия. Нематоды наиболее широко распространенные и часто встречающиеся животные из всех многоклеточных. Эти черви живут во влажных интерстициальных местообитаниях: в узких щелевидных пространствах между частицами субстрата. Многие нематоды обитают внутри растений и животных как паразиты великого множества хозяев. Нематоды встречаются от полюсов до тропиков во всех типах сред, включая пустыни, высокие горы и глубокие моря. Свободноживущие нематоды представляют собой животных, обитающих в узких промежуточных пространствах между сплетениями талломов водорослей, в толще донных осадков водоемов, в почвах на суше, где они могут быть представлены в ошеломляющих количествах. Один квадратный метр или на голландском побережье населен 4 млн 420 тыс. нематодами, один гектар хорошо возделанной почвы может содержать миллиарды нематод, а единственное разлагающееся яблоко, лежащее на земле в саду, может служить средой обитания для 90 тыс. круглых червей, принадлежащих к нескольким видам.

Нематоды встречаются в необычных местообитаниях, таких, как горя-

чие источники, в которых температура воды достигает +53°C, и маленькие водоемы, в пазухах листьев эпифитных бромелиевых высоко под пологом тропического дождевого леса. В крупных озерах, как правило, имеется выраженная зональность в распределении нематод, населяющих донные осадки от береговой линии до глубокого дна. Наземные виды на самом деле обитают в тонкой пленке воды, окружающей каждую частицу почвы, что позволяет считать их водными организмами. Одни и те же виды иногда могут жить и в почве, и в пресных водах. Хотя наземные нематоды существуют в громадных количествах в верхнем слое почвы, плотность их популяции быстро сокращается с увеличением глубины. Наибольшая плотность нематод наблюдается в прикорневой зоне растений. Они живут также в скоплениях разложившихся растительных остатков в пазухах листьев и при основании ветвей деревьев. Мхи и лишайники представляют собой среду обитания нематод, способных противостоять периодическому высыханию. При этом черви переходят в состояние временно приостановленной жизнедеятельности, называемое криптобиозом.

Кроме свободноживущих видов, существует множество паразитических видов, демонстрирующих все разнообразие отношений между паразитом и хозяином и поражающих практически все виды растений и животных. При этом часто наблюдается видовая приуроченность паразитов к определенному виду хозяев. Тот факт, что множество видов нематод обитает в организме человека и домашних животных, а также в пищевых и сельскохозяйственных растениях, делает нематод одной из важнейших групп паразитических животных. Среди нема-

тод есть один вид, который можно считать самым изученным биологическим объектом. Это — *Caenorhabditis elegans*, судьба каждой клетки которого была прослежена на всем протяжении развития, а его геном считается одним из наиболее полно изученных среди многоклеточных животных.

Повсеместная встречаемость и многочисленность нематод и тот факт, что они в больших количествах заселяют тела животных и растений, послужили основанием для знаменитого высказывания известного нематолога Н. А. Кобба, которое он сделал много лет назад: «Если бы всё на свете, кроме нематод, вдруг исчезло, наш мир был бы еще смутно узнаваем, и если бы мы, как бестелесные призраки, смогли бы исследовать его, мы обнаружили бы горы, холмы, долины,

реки, озера и океаны, представленные тонкой пленкой из нематод» (Cobb N.A. 1915. *Nematoda and their relationships*. Year Book Dept. Agric., 1914. USDA, Washington, DC. Pp. 457—490).

ФОРМА ТЕЛА

Несмотря на огромное число видов, морфология нематод необыкновенно однотипна и большинство представителей имеют общий план строения тела. Организация нематод — это квинтэссенция червеобразности. Они обладают удлинённым цилиндрическим, заостренным с обоих концов телом (рис. 22.7, А). Эта форма типична для интерстициальных животных и представляет важное приспособление

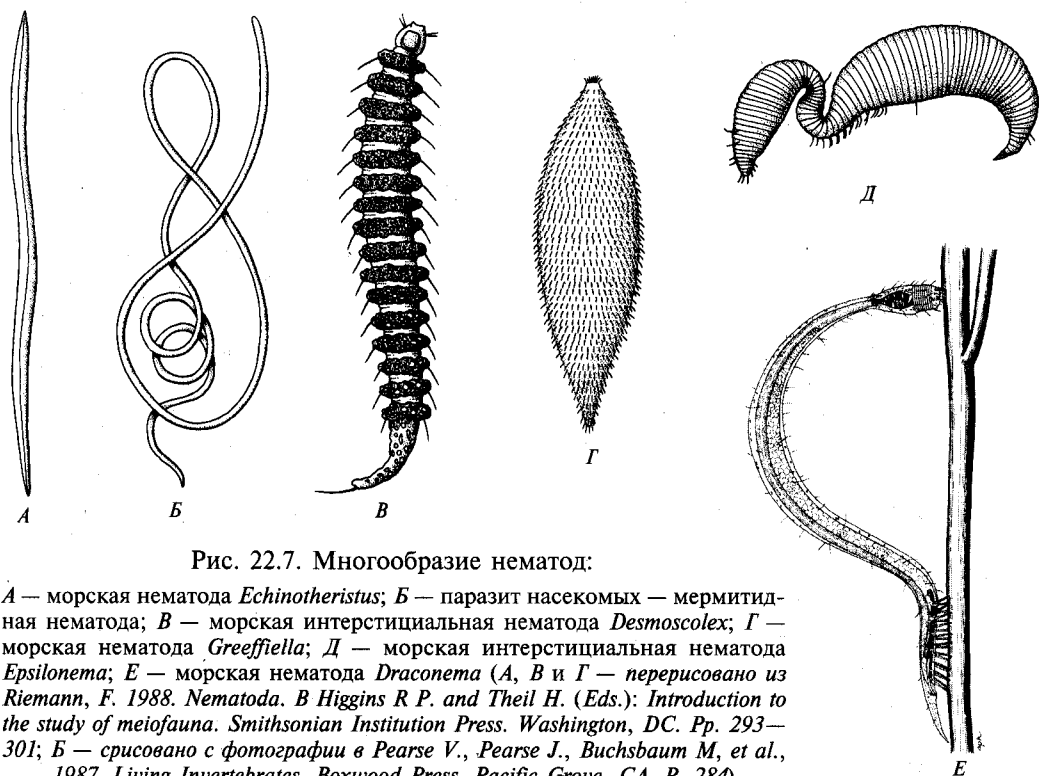


Рис. 22.7. Многообразие нематод:

А — морская нематода *Echinotheristus*; Б — паразит насекомых — мермитидная нематода; В — морская интерстициальная нематода *Desmoscolex*; Г — морская нематода *Greeffiella*; Д — морская интерстициальная нематода *Epsilonema*; Е — морская нематода *Draconema* (А, В и Г — перепечатано из Riemann, F. 1988. *Nematoda*. В Higgins R P. and Theil H. (Eds.): *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. Pp. 293—301; Е — списовано с фотографии в Pearse V., Pearse J., Buchsbaum M, et al., 1987. *Living Invertebrates*. Boxwood Press. Pacific Grove, CA. P. 284)

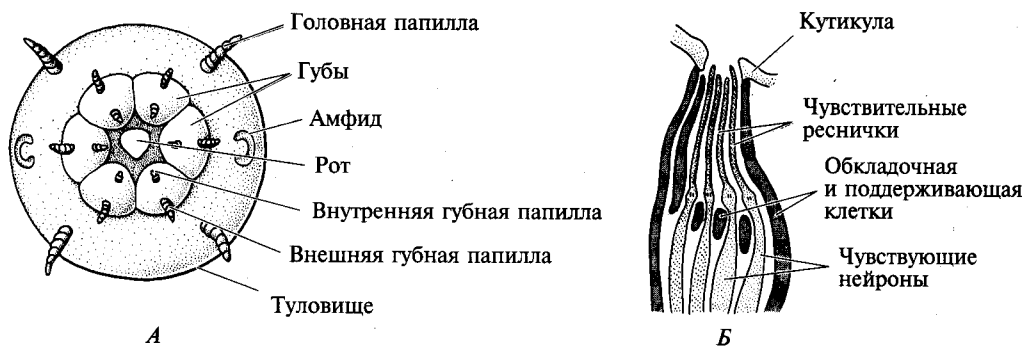


Рис. 22.8. Nematoda:

А — обобщенная схема расположения чувствительных структур вокруг рта; Б — продольный срез амфида *Caenorhabditis elegans* (А — изменено и переписано по Jones из Lee D. L. and Atkinson H. J. 1977. *Physiology of Nematodes*. Columbia University Press, New York. P. 161; Б — изменено из Ward S., Thomson J. G. and Brenner S. 1975. *Electron microscopical reconstruction of the anterior sensory anatomy of the nematode Caenorhabditis elegans*. *J. Comp. Neurol.* 160: 313—338)

для передвижения в узких пространствах. Длина тела свободноживущих нематод обычно менее 2,5 мм, а в большинстве случаев даже меньше 1 мм. Хотя свободноживущие нематоды, как правило, имеют микроскопические размеры, некоторые почвенные виды достигают 7 мм, некоторые морские нематоды имеют длину 5 см. Паразиты достигают 50 см и более (самая большая паразитическая нематода *Placentonema gigantissima* из плаценты кашалота достигает 8,4 м. — Примеч. ред.).

Тело нематод цилиндрической формы, отсюда и их общепринятое название — *круглые черви*. Как правило, тело не подразделяется на отделы, но представители рода *Kinonchulus* имеют своего рода хоботок с шестью двойными продольными рядами кутикулярных шипов (хоботок *Kinonchulus* скорее всего не гомологичен хоботу *Cephalorhyncha*. — Примеч. ред.). Передний конец тела нематод радиально-симметричен, но остальная часть тела и большинство систем органов имеют двустороннюю симметрию. Концевой рот

расположен на переднем конце тела и окружен губами и чувствительными органами (рис. 22.8, А). У примитивных морских нематод рот обрамляют шесть губ, у более специализированных почвенных и паразитических видов в результате попарного слияния образуются три губы. У примитивных видов губы и прилегающая область переднего конца несут кутикулярные сенсиллы.

Хвостовая железа (спинеретта) типична для многих свободноживущих нематод, включая большинство морских видов. Она открывается на заднем конце тела, который оттянут в виде конического хвоста. Для некоторых нематод характерна система двух типов желез (один для прикрепления, другой для открепления).

Ткани нематод могут иметь клеточное или синцитиальное строение и обычно характеризуются видоспецифичным числом клеток либо ядер. У нематод отсутствуют двигательные реснички, но некоторые примитивные виды имеют ресничные клетки гастродермиса.

СТЕНКА ТЕЛА

Стенка тела состоит из кутикулы, эпидермиса и продольных мышц. У представителей морского интерстициального семейства *Stilbonematidae* поверхность тела покрыта слоем симбиотических волокнистых синезеленых бактерий и в результате она кажется волосатой.

Кутикула покрывает тело, выстилает глотку и заднюю кишку. Как и у многих циклопейралиевых, кутикула периодически сбрасывается в процессе линьки и часто имеет сложный рельеф (см. рис. 22.7). У нематод кутикула устроена сложнее, чем у других циклопейралиевых, и состоит из нескольких слоев (рис. 22.9). Самый наружный слой представляет собой тонкую **эпикутикулу**, которая, судя по всему, содержит жиры и углеводы (хотя точный состав эпикутикулы остается неизвестным). Этот слой напоминает эпикутикулу гастротрих, но у нематод эпикутикула имеет только один элек-

тронно-прозрачный слой, заключенный между двумя электронно-плотными слоями.

Кроме эпикутикулы в состав кутикулы нематод входят еще три слоя, состоящих в основном из коллагена. Эти слои занимают основную долю кутикулы. **Кортекс** — самый наружный слой — залегает непосредственно под эпикутикулой. Кортекс часто разбит на кольца и может содержать особый белок — эластин. **Срединный слой** сильно варьирует у разных видов, он может быть гомогенным или иметь сложное строение. Внутренний, **базальный, слой** может быть исчерченным или слоистым. Иногда он содержит волокна, огибающие тело нематоды по спирали во взаимно противоположных направлениях. Кутикула, одевающая тело нематод, не содержит хитина, однако хитин найден в кутикуле, выстилающей глотку. Хитин входит также в состав оболочки яиц.

Нематоды за время роста линяют четыре раза, хотя рост происходит и в

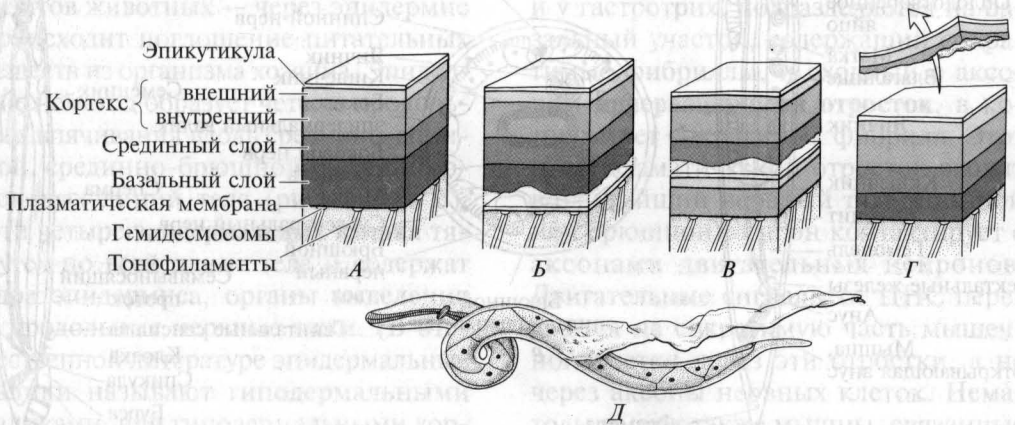


Рис. 22.9. Линька нематод.

Детали линьки могут отличаться в зависимости от вида, но в целом она осуществляется в показанной последовательности: А — интактная кутикула; Б — отделение старой кутикулы от эпидермиса, расщепление базального слоя старой кутикулы и секреция новой эпикутикулы; В — секреция нового внешнего и внутреннего кортекса и расщепление старого срединного слоя; Г — секреция нового базального слоя в процессе завершения образования кутикулы. Г, Д — сбрасывание старой кутикулы

промежутках между линьками. Старая кутикула отделяется от нижележащего эпидермиса, иногда частями сбрасывается и образуется новая (рис. 22.9, Д). Линьки прекращаются при наступлении взрослого состояния, но животное продолжает расти, и существующая кутикула растягивается. Процесс линьки проходит в три стадии. На первой стадии старая кутикула отделяется от эпидермиса, ее гидролиз начинается с внутреннего (базального) слоя (рис. 22.9, Б). На второй стадии происходит образование новой кутикулы (рис. 22.9, Б—Г), которое сопровождается продолжающимся гидролизом старой кутикулы (этот процесс идет

изнутри наружу). Новая кутикула, наоборот, секретируется, начиная с самого наружного слоя — эпикутикулы (рис. 22.9, Б). В конечном счете во время линьки сбрасываются остатки старой кутикулы (рис. 22.9, Г). Экдизон — гормон линьки членистоногих — имеется и у нематод.

Эпидермис у нематод может быть клеточным или синцитиальным, в зависимости от вида. (В отечественной литературе эпидермис нематод обычно называют гиподермой. — *Примеч. ред.*) Он выделяет кутикулу, запасает питательные вещества, через него проходят тонофиламенты, которые прикрепляют мускулатуру к кутикуле

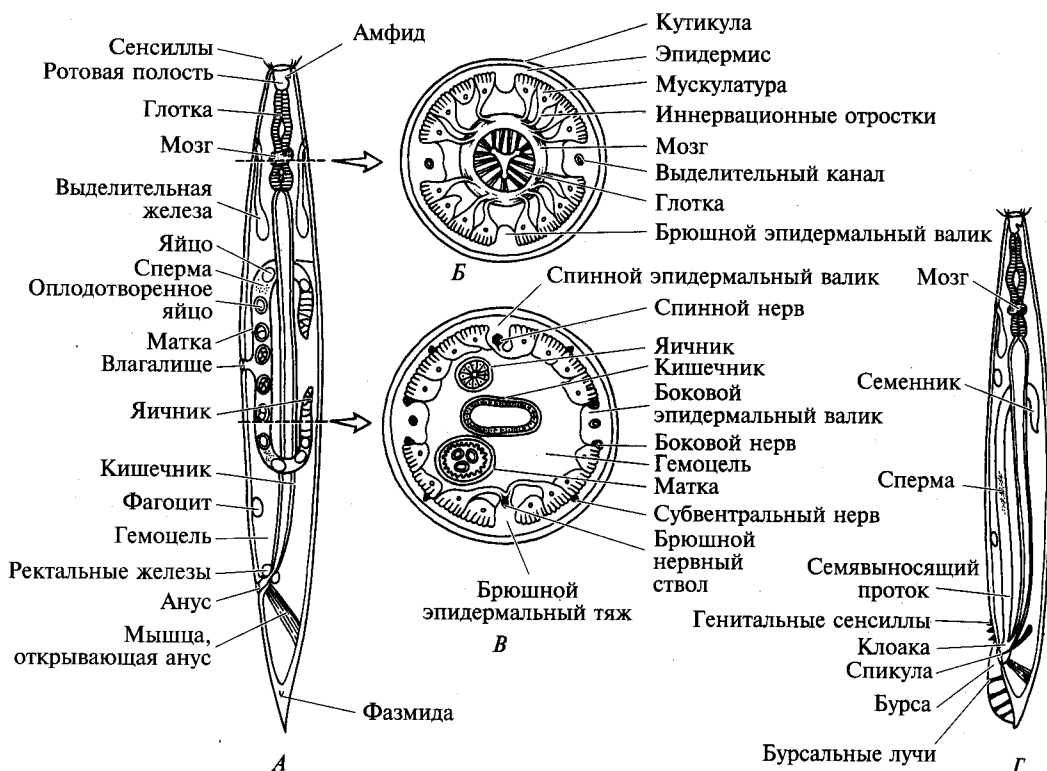


Рис. 22.10. Анатомия нематод:

А—В — строение самки нематод; Г — строение самца нематод; А, Г — вид сбоку; Б, В — поперечные срезы. Объем полости тела сильно увеличен по сравнению с тем, что есть на самом деле (*перепечатано из Lee D.L. and Atkinson H.J. 1977. Physiology of Nematodes. Columbia University Press, New York. P. 161*)

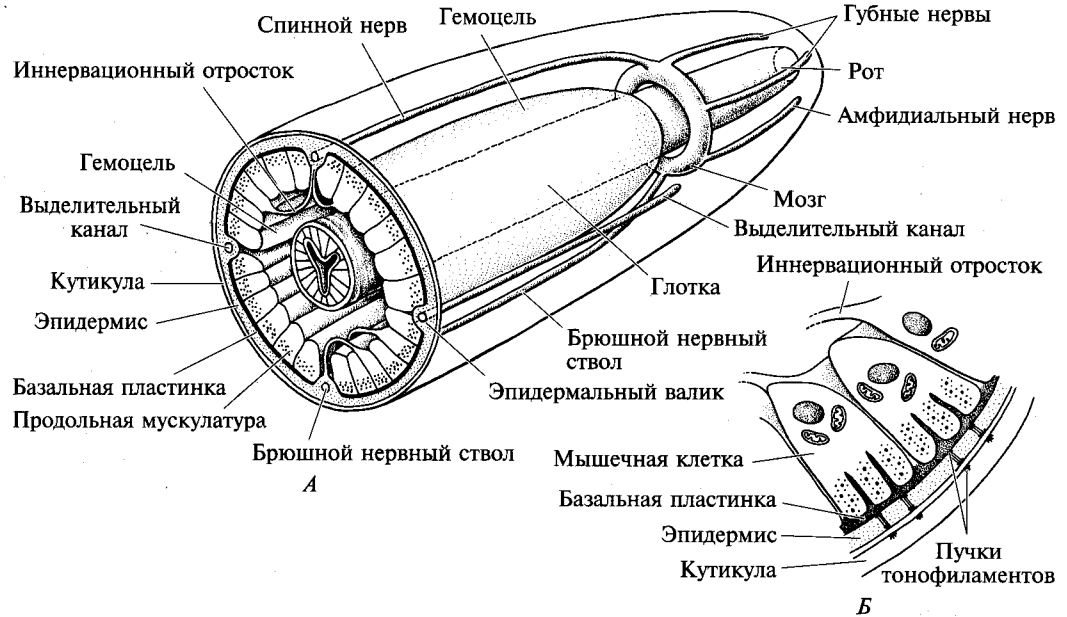


Рис. 22.11. Анатомия нервно-мышечной системы нематод. Обобщенная стереограмма передней части тела нематоды (А). Нервная система полностью расположена внутри эпидермиса и мускулатура (Б) напоминает эпителий. Размер полости тела сильно увеличен по сравнению с тем, что есть на самом деле

(рис. 22.9). У некоторых видов — паразитов животных — через эпидермис происходит поглощение питательных веществ из организма хозяина. Эпидермис нематод образует четыре продольных впячивания вдоль срединно-спинной, срединно-брюшной и срединно-боковых линий тела (рис. 22.10, В). Эти четыре **эпидермальных валика** тянутся по всей длине тела и содержат ядра эпидермиса, органы выделения и продольные нервные тяжи. (В отечественной литературе эпидермальные валики называют гиподермальными валиками, или гиподермальными хордами. — *Примеч. ред.*)

Мышечный слой стенки тела состоит только из продольных волокон, кольцевые мышцы отсутствуют. Продольные мышцы организованы в четыре ленты, разделенные эпидермальными валиками (рис. 22.10, Б, В). Каж-

дое мышечное волокно нематоды, как и у гастротрих, подразделяется на базальный участок, содержащий сократимые фибриллы, и сходный с аксоном **иннервационный отросток**, в котором нет сократимых фибрилл. Этот цитоплазматический отросток входит в ближайший нервный тяж (спинной или брюшной), где он контактирует с аксонами двигательных нейронов. Двигательные сигналы от ЦНС передаются на сократимую часть мышечной клетки через эти отростки, а не через аксоны нервных клеток. Нематоды имеют также мышцы, связанные с репродуктивными органами и (иногда) отдельные мышечные клетки в стенке кишечника. Мышцы стенки тела прикрепляются к внутренней стороне кутикулы с помощью тонофиламентов, тянущихся от мышц через эпидермальные клетки к гемидесмо-

сомам, расположенным на кутикуле (см. рис. 22.9, А, 22.11, Б).

Полость тела нематоды представляет собой гемоцель (см. рис. 22.10, В, 22.11, А), но она мала или отсутствует совсем у мелких, свободноживущих нематод. У крупных паразитов животных, таких как *Ascaris*, она может быть очень обширна. Гемоцель (когда он имеется) занимает промежутки между мускулатурой стенки тела, кишечником и органами размножения. Жидкость в полости гемоцеля находится под давлением и выполняет функции гидростатического скелета. Она содержит продукты обмена веществ, включая гемоглобин у некоторых видов, но в нем нет взвешенных клеток. У нематод имеется несколько фагоцитарных клеток, прикрепляющихся изнутри к стенкам полости тела. Эти клетки выполняют защитную функцию. Специализированных органов для газообмена у нематод нет.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система нематод локализована в толще эпидермиса, стенке глотки и задней кишки. Мозг представляет собой окологлоточное нервное кольцо (см. рис. 22.10, 22.11, 22.14), в котором, как у других циклонейралий, можно выделить три связанных друг с другом пояса. Чувствительные нервы идут от мозга вперед и осуществляют иннервацию множества головных сенсилл. Спинной, боковые и брюшной нервные тяжи тянутся назад в эпидермальных валиках, но двигательные нервы к мышцам стенки тела отходят только от спинного и брюшного нервных тяжей. Два коротких нервных корешка отходят от моз-

га с брюшной стороны и сливаются в единый брюшной нервный ствол. Нейроны, локализованные в вентральном стволе, через поперечные комиссуры посылают свои отростки в дорсальный нервный ствол. Отростки большинства других нейронов идут в составе вентрального ствола. Спинной нервный ствол является двигательным, а брюшной — одновременно и чувствительным, и двигательным. Боковые нервы главным образом чувствительные, они иннервируют также и выделительные каналы.

Органы чувств представлены папиллами, щетинками, амфидами и фазмидами. Все органы чувств содержат ресничные дендритные отростки, одетые кутикулой (см. рис. 22.8). Папиллы организованы в три кольца вокруг рта. Губные (два кольца, по шесть папилл в каждом) и головные (одно кольцо из четырех папилл) папиллы представляют собой небольшие выросты кутикулы на губах и на головном конце. Папиллы внешнего губного круга и головные папиллы являются механорецепторами. Папиллы внутреннего губного круга, амфиды и фазмиды открыты наружу через маленькие кутикулярные отверстия и таким образом химические раздражители из внешней среды могут проникать к чувствующим ресничкам. Предполагается, что все эти органы являются хеморецепторами, но возможно они отвечают за различные наборы химических сигналов. Мужские особи также имеют сенсиллы, окружающие анус (который одновременно является мужским половым отверстием). Щетинки — это удлинённые кутикулярные выросты на голове и теле. Они являются механорецепторами, которые стимулируются прикосновением. **Амфиды** лучше всего развиты у свободноживущих водных и особенно мор-

ских нематод и представляют собой кармано- или трубкообразные впячивания кутикулы, которые содержат ресничные рецепторы. Амфиды — парные органы, по одному с каждой стороны головы (см. рис. 22.8). Они являются механо- и хеморецепторами. В хвостовом отделе нематод класса Secernentea есть пара загадочных органов, называемых **фазмидами** (см. рис. 22.18, А). Они содержат одноклеточные железы и ресничные рецепторы. Фазмиды могут быть хеморецепторами и вместе с тем секреторными или экскреторными органами. Лучше всего они развиты у паразитических нематод.

Два простых пигментированных глазка расположены по одному с каждой стороны глотки у некоторых морских и пресноводных нематод, но их функция не вполне ясна. Некоторые виды имеют в глазках своего рода кутикулярные линзы, что подтверждает их фоторецепторную функцию. В эпидермальных валиках были найдены рецепторы натяжения, которые, вероятно, участвуют в регуляции локомоторной активности.

ДВИЖЕНИЕ

Большинство нематод двигаются вперед и в обратном направлении, используя синусоидальные, волнообразные движения тела, напоминающие движения угря. Эти движения происходят в дорсовентральной плоскости (а не в латеральной, как у угрей и других рыб. — *Примеч. ред.*), что достигается за счет попеременных сокращений спинных и брюшных продольных мышц (рис. 22.12, А). Из-за отсутствия кольцевых мышц в качестве антагониста к продольной мускулатуре выступает эластичная кутикула. Кольча-

тость кутикулы многих нематод увеличивает гибкость, тогда как спиральные волокна в кутикуле предотвращают ее от образования складок, выпячиваний при возрастании внутреннего гидростатического давления.

Изъятые из естественного субстрата нематоды изгибаются, но не могут направленно двигаться вперед. Эффективное волнообразное движение требует наличия субстрата, такого как гранулы песка, или поверхностной пленки жидкости, что позволяет нематодам отталкиваться. В пелагических условиях такое движение малоэффективно. Большинство свободноживущих нематод являются интерстициальными животными, они быстро и эффективно движутся, отталкиваясь от стенок узких пространств, в которых живут (см. рис. 22.12, Д). Размер пространства, позволяющего совершать оптимальные волнообразные движения, составляет около 1,5 диаметра червя, и для большинства почвенных нематод размер почвенных пор от 15 до 45 мкм идеален. В одном из вариантов волнообразного движения некоторые нематоды подтягивают задний конец тела, а затем продвигают передний конец вперед, прикрепляются и снова подтягивают задний конец подобно гусеницам-пяденицам (см. рис. 22.12, В).

Многие нематоды могут проплывать короткое расстояние, совершая волнообразные движения. (У некоторых морских нематод на боковых сторонах тела кутикула образует высокие продольные гребни, играющие роль плавников. — *Примеч. ред.*) Это характерно, например, для видов, обитающих во мхе, когда мох затопливается после дождя. Несколько видов могут ползать, используя преимущество рельефной кутикулы для сцепления с поверхностью. Ползание одного из видов *Desmoscolex*,

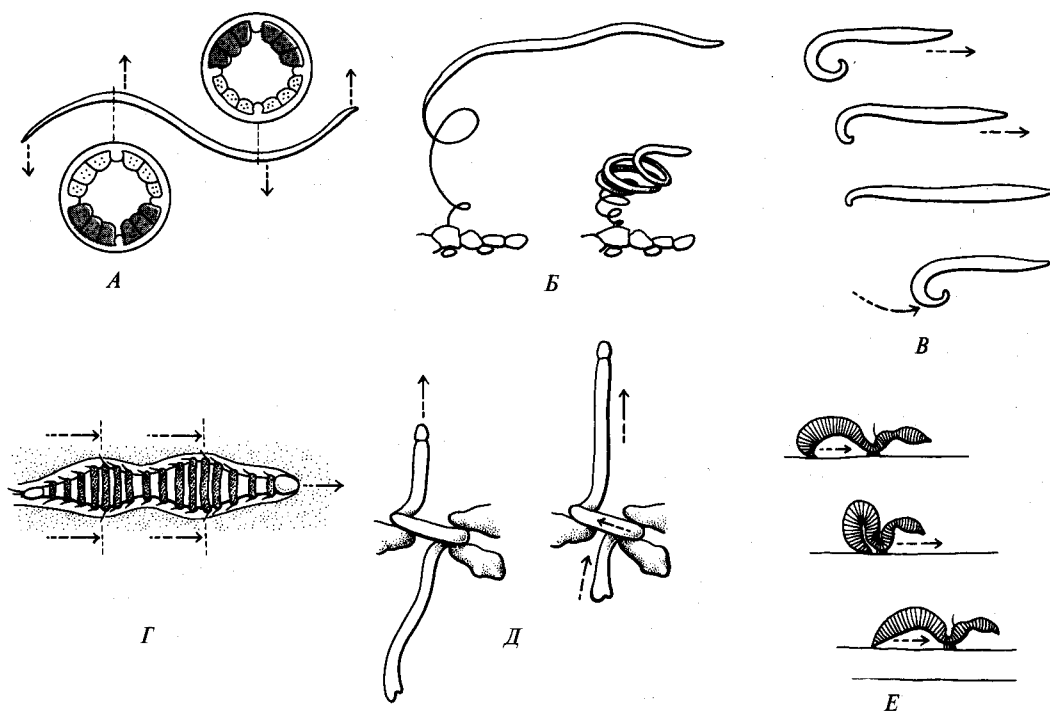


Рис. 22.12. Передвижение нематод:

А — типичное волнообразное движение нематод путем изгибания тела в дорсовентральной плоскости. Поперечные срезы показывают, в каких секторах тела (затенены) происходит сокращение мускулатуры на тех или иных фазах движения; Б — сокращение тела морской полуприкрепленной нематоды *Trefusia*, похожее на сокращение стебелька у ресничного простейшего *Vorticella*; В — движение резкими толчками у морской нематоды *Theristus caudasaliens*. Эта нематода энергично толкается задним концом тела и рывками продвигается вперед; Г — движение у морских нематод рода *Desmoscolex*, сходное с локоцией земляных червей; Д — использование спиральной волны с одним оборотом у кишечного паразита *Nippostrongylus* для движения среди ворсинок кишечника; Е — пядиницеобразное движение у морской интерстициальной нематоды *Epsilonema*. Эта нематода чередует прикрепление хвостовым концом и щетинками на теле (Б — неперуцовано из Riemann F. 1974. On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubules found in deep sea sediments. Mikrofauna Meeresbodens 40: 1—15; В — неперуцовано из Adams P.J.M. and Tyler S. 1980. Hopping locomotion in a nematode: Functional anatomy of the caudal gland apparatus of *Theristus caudasaliens* p. n. J. Morphol. 164: 265—285; Д — Lee D.L. and Atkinson H.J. 1977. Physiology of Nematodes. Columbia University Press, New York. P. 161)

имеющего кольцевидную кутикулу, сходно с таковым у земляных червей (см. рис. 22.12, Г). Некоторые виды ползают как гусеницы, другие двигаются подобно дождевым червям (см. рис. 22.12, Е). Хвостовая железа, имеющаяся у многих морских нематод, используется для временного прикрепления к субстрату. Такое прикрепление позволяет быстро подтянуть тело

к субстрату (как это делают ресничные простейшие *Vorticella*), избегая опасности (см. рис. 22.12, Б).

ПИТАНИЕ

Одни виды свободноживущих нематод поедают маленьких многоклеточных животных, включая других

нематод, другие питаются растениями. Множество морских и пресноводных видов кормится диатомовыми водорослями, грибами и бактериями. Водоросли и грибы часто являются важным источником пищи и для почвенных видов. Большое число почвенных нематод прокалывают клетки корней растений и высасывают их содержимое. В США такие нематоды приносят убытки сельскохозяйственным культурам на миллиарды долларов. Также существует немало морских, пресноводных и наземных видов, которые питаются детритом, проглатывая органические частички. Нематоды, потребляющие органические вещества навоза и разлагающихся останков растений и животных, в действительности поедают связанные с этими субстратами бактерии. Это характерно, например, для обычной уксусной утрицы *Turbatrix acetii*, живущей в осадке непастеризованного уксуса. Нематоды — самая большая и распространенная группа организмов, которая питается грибами и бактериями. По существу они представляют собой главное звено между редуцентами и

более высокими трофическими уровнями. Хотя многие нематоды питаются грибами, роли в пищевой цепи могут меняться: существует несколько видов грибов, которые охотятся на нематод. Черви попадают в ловушку, когда они случайно проползают через петлю, которую образуют гифы хищного гриба. Петля сжимается и обхватывает червя, который затем переваривается.

Пищеварительный канал нематод типичен для цилонейралий. Он состоит из переднего концевой рта, передней, средней и задней кишок. Ротовая полость и глотка — это эктодермальная передняя кишка, энтодермальная часть кишечника — это средняя кишка, эктодермальная задняя кишка выполняет функцию прямой кишки. Рот открывается в цилиндрическую ротовую полость (рис. 22.13, см. рис. 22.10, А). Кутикула ротовой полости часто усилена гребешками, палочками или пластинками или может нести зубы. Детали строения ротовой полости коррелируют с особенностями питания и важны для распознавания видов. Зубы обычно встреча-

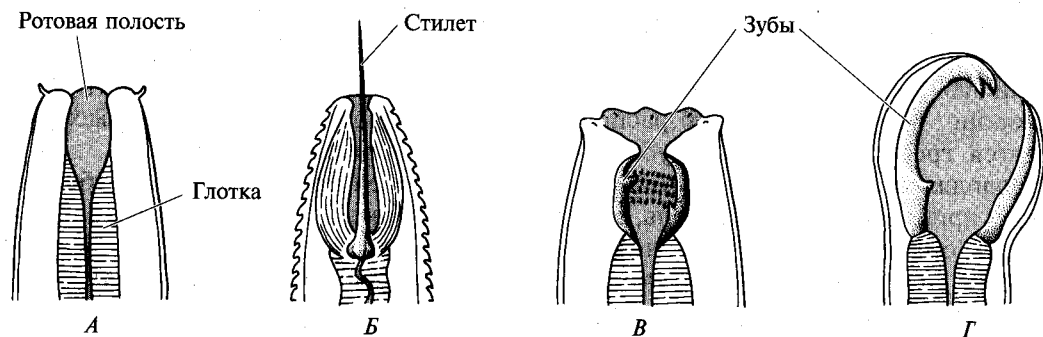


Рис. 22.13. Типы строения ротовой полости у нематод:

А — питающийся бактериями *Rhabditis*; Б — нематода *Criconeimoides*, питающаяся на корнях растений (разрушает стенки растительных клеток с помощью кутикулярного стилета); В — хищная нематода *Mononchus*, которая питается простейшими и микроскопическими многоклеточными, в том числе другими нематодами; Г — кишечный паразит *Ancylostoma* (А, В и Г — перечерчено из Lee D. L. and Atkinson H. J. 1977. *Physiology of Nematodes*. Columbia University Press, New York. P. 161; Б — из Nicholas W. L. 1984. *The Biology of Free-Living Nematodes*. Clarendon Press, Oxford. P. 28)

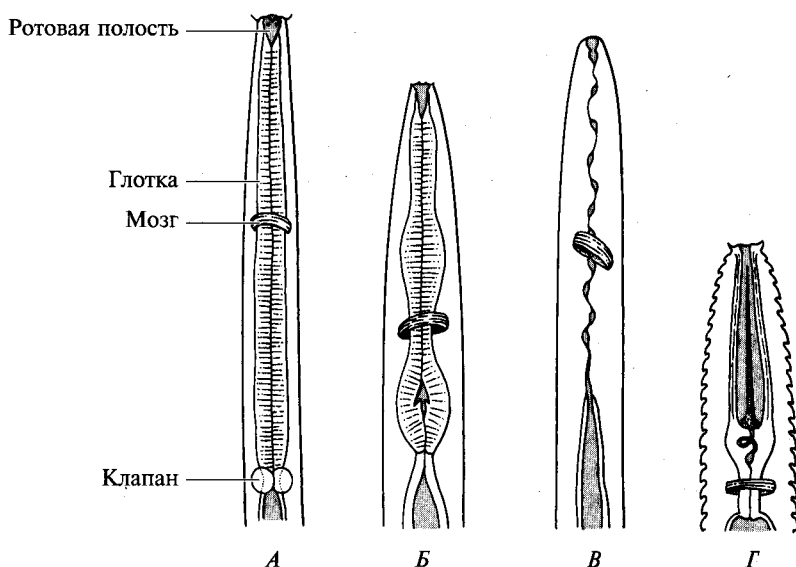


Рис. 22.14. Типы глоток у нематод:

A — *Monhystera* — морские и пресноводные виды, питающиеся агрегациями бактерий; *Б* — *Rhabditis* — морские и наземные виды, питающиеся бактериями; *В* — молодая особь из рода *Gastronemoides*, паразитирует в гемоцеле насекомых и питается, всасывая питательные вещества через стенку тела, а не с помощью рудиментарной глотки; *Г* — *Criconemoides* протыкает клетки корней растений стилетом и высасывает их содержимое (*A, Б и Г* — изменено и взято из Nicholas W. L. 1984. *The Biology of Free-Living Nematodes*. Clarendon Press, Oxford. P. 28)

ются у плотоядных нематод и могут быть маленькими и многочисленными или представлены несколькими челюстеподобными выростами. Почвенная нематода *Mononchus papillatus* (см. рис. 22.13, *В*) имеет один большой зуб, расположенный на спинной стороне, напротив которого располагается гребень из мелких зубчиков. Продолжительность жизни этой нематоды приблизительно 18 недель, за это время она съедает до 1000 нематод других видов. Во время питания эта нематода прикрепляется губами к добыче и делает разрез большим зубом. Содержимое жертвы затем высасывается с помощью глотки.

У некоторых плотоядных, так же как и у многих растительноядных видов, которые питаются содержимым клеток растений, ротовая полость

снабжена длинным, полым или сплошным стилетом (см. рис. 22.13, *Б*), который выдается изо рта и служит для прокалывания клетки. Полый стилет действует как игла шприца, через которую всасывается пища. В отличие от него, сплошной стилет наносит быстрые колющие удары, чтобы высвободить содержимое клетки.

Ротовая полость ведет в трубчатую глотку (рис. 22.14; см. рис. 22.10, *A, Г*). Глоточный просвет на поперечном разрезе трехлучевой и выстлан кутикулой (рис. 22.15). Стенка глотки состоит из трех лент радиальных эпителиально-мышечных клеток и ассоциированных с ними железистых клеток (как у гастротрих). Глотка представляет собой насос, который перекачивает пищу изо рта в кишечник, а трехлучевая форма просвета имеет приспособ-

собительное значение для сосания. Для эффективного расширения просвета глотки требуется сокращение как раз трех лент радиальных мышц. Часто у нематод есть клапан, который обеспечивает движение пищи только в одном направлении — из глотки в кишечник.

Длинный трубкоподобный кишечник, состоящий из одного слоя эпителиальных клеток без мышц или соединительной ткани, тянется вдоль всего тела от глотки до прямой кишки (см. рис. 22.10, А). У таких примитивных видов, как *Eudorylaimus* (рис. 22.16, А), клетки средней кишки несут реснички (Это единичное наблюдение, сделанное в 1969 г., никогда позже не было подтверждено другими исследователями. — *Примеч. ред.*). У большинства нематод, однако, реснички в кишке отсутствуют и эпителий имеет щеточную каемку из микроворсинок (см. рис. 22.16, В). Всасывание питатель-



Рис. 22.15. Nematoda. Поперечный срез эпителиально-мышечной глотки *Caenorhabditis elegans* (рисунок сделан с электрограммы, взято из Albertson D. G. and Thomson J. N. 1976. The pharynx of *Caenorhabditis elegans*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 275: 299—325)

ных веществ происходит в средней кишке. Микроворсинки увеличивают поверхность всасывания. На переднем и заднем концах средней кишки есть

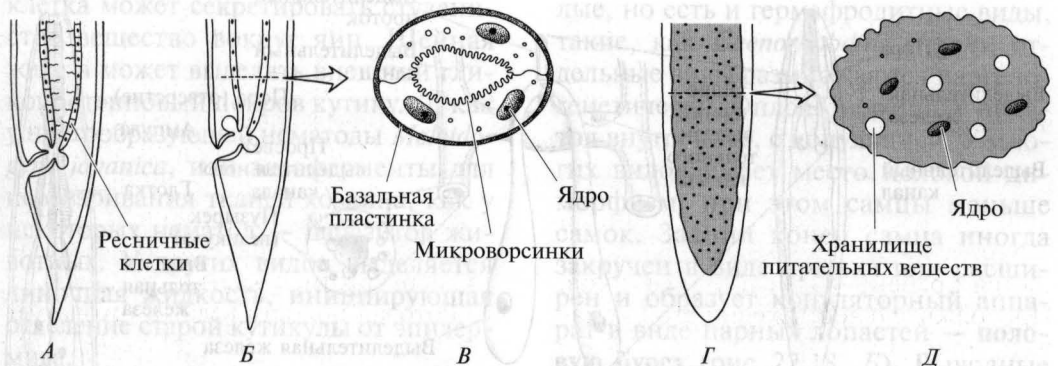


Рис. 22.16. Строение средней кишки у нематод:

А — наличие ресничек в средней кишке *Eudorylaimus*; Б и В — в средней кишке большинства нематод отсутствуют реснички, и она выстлана только щеточной каймой микроворсинок; Г и Д — у паразитических нематод мермитид средняя кишка синцитиальная и полость в ней отсутствует. Мермитиды всасывают питательные вещества хозяина напрямую через стенку тела, кишечник не играет роли в приеме пищи или ее переваривании. Вместо этого он функционирует в качестве запасающего питательные вещества органа, называемого трофосомой (А — no Zmoray I. and Guttekov A. 1969. Ecological conditions for the occurrence of cilia in intestines of nematodes. Biol. Bratisl. 24: 97—112; Б — взято no Lee D. L. and Atkinson H. J. 1977. Physiology of Nematodes. Columbia University Press, New York, p. 37; Г и Д — изменено и взято no Batson B. S. 1979. Ultrastructure of the trophosome, a food storage organ in *Gastromeris boophthorae* (Nematode: Mermithidae). Int. J. Parasitol. 9: 505—514)

клапаны. Они предотвращают выталкивание пищи из средней кишки под действием гидростатического давления, которое имеется в полости тела. У мермитид, паразитирующих в беспозвоночных, средняя кишка синцитиальная, она не имеет полости и служит для накопления запасных питательных веществ, а не для переваривания (см. рис. 22.16, Г, Д). Питательные вещества, поглощенные через стенку тела, сохраняются в синцитии, который таким образом выполняет функцию печени.

Пищеварительные ферменты выделяются глоточными железами (см. рис. 22.15) и эпителием кишечника. Переваривание пищи начинается внеклеточно в полости кишечника, но заканчивается внутриклеточно. Кишечник также является важным органом для накопления питательных веществ и синтеза желтка для развивающихся ооцитов. У *Caenorhabditis elegans* ки-

шечник синтезирует белковые компоненты желтка, которые транспортируются через гемоцель в яичник. Короткая, выстланная кутикулой, прямая кишка соединяет кишечник с анусом, который находится на срединной линии брюшной стороны отступя от заднего конца (см. рис. 22.10, А).

ВЫДЕЛЕНИЕ

Нематоды выделяют аммиак, который высвобождается через стенку тела с помощью диффузии. Осмотическая и ионная регуляция и выделение других продуктов метаболизма связаны с двумя типами специализированных структур, уникальных для нематод. Они представляют собой одну или несколько выделительных желез и систему каналов, либо и то и другое вместе (рис. 22.17), но они плохо изучены и на самом деле могут и не ока-

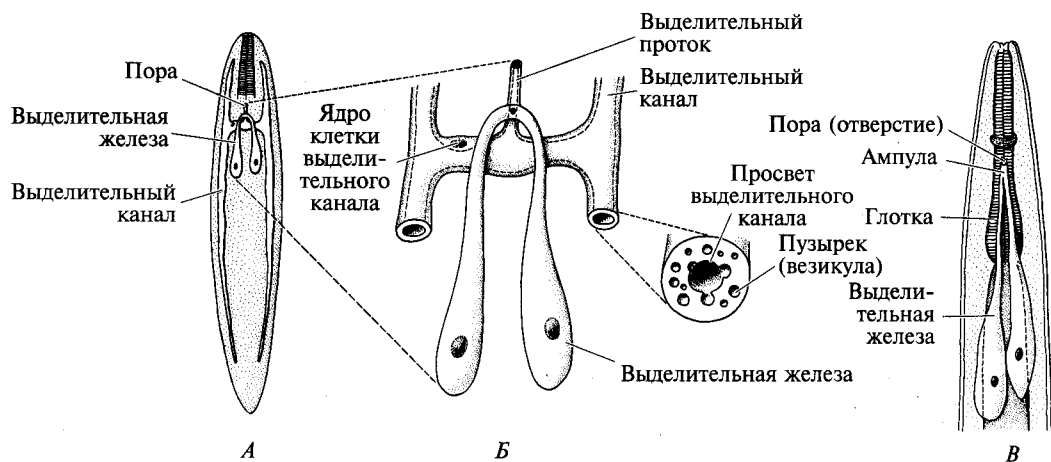


Рис. 22.17. Выделительная система нематоды:

А — обобщенный план строения двухъядерной выделительной железы и выделительного канала сецернентных нематод, вид с брюшной стороны; В — увеличенный вид выделительной системы, показанной на рисунке А; В — выделительная железа аденофорной нематоды *Rhabdias* (А и В — основано главным образом на примере *Caenorhabditis elegans*. Изменено по Nelson F. K., Albert P. S. and Riddle D. L. 1983. Fine structure of the *Caenorhabditis elegans* secretory-excretory system. *J. Ultrastruct. Res.* 82: 156—171; В — взято по Chitwood, 1931, из Hyman L. H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 241)

заться экскреторными органами. Когда в одной нематоде есть и железа, и каналные клетки, они образуют общее выделительное отверстие. Эти органы не имеют никакого сходства с протонефридиями или метанефридиями, не обеспечивают фильтрацию и могут быть разве что секреторными почками. Несколько видов нематод вообще не имеют видимых выделительных органов.

Выделительная железа (шейная железа, или ренетта) представлена в чистом виде у аденофоровых и в соединении с выделительной системой каналов у некоторых представителей *Secernentea*. Это большая клетка или несколько клеток, тела которых выдаются в гемоцель, их протоки открываются в шейную пору (см. рис. 22.17). Клетки шейной железы являются секреторными, но функция этого секрета может быть и не связана с выделительной функцией. Так, у цитрусовой нематоды *Tylenchulus semipenetrans* эта клетка может секретировать студенистое вещество вокруг яиц. Шейная железа может выделять внешний гликопротеиновый покров кутикулы, как у цистообразующей нематоды *Meloidogyne javanica*, или экзоферменты для переваривания тканей хозяина, как у некоторых нематод — паразитов животных. У других видов выделяется линочная жидкость, инициирующая отделение старой кутикулы от эпидермиса.

Все представители класса *Secernentea*, включающего множество наземных видов, часто имеют **выделительную канальную систему**, в дополнение к выделительной железе. Канальная система целиком находится внутри единственной сильно модифицированной клетки, самой крупной в теле животного (см. рис. 22.17, А, Б). Эта клетка напоминает по форме букву Н,

с двумя длинными каналами, внедренными в боковые эпидермальные тяжи и соединенными друг с другом коротким поперечным каналом. От поперечного канала к шейной поре, расположенной на брюшной стороне тела в районе глотки, отходит короткий проток. У некоторых нематод проток образует ампулу, которая заполняется и опустошается ритмически, причем частота ее пульсации зависит от осмотического давления окружающей среды. Было показано, что канальная система осуществляет функцию осмотической регуляции у *Caenorhabditis elegans*, но механизм, по которому вода из тела попадает в каналы, неизвестен, возможно это происходит осмотическим путем. Реснички и мышцы в каналах отсутствуют.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Большинство нематод раздельнополые, но есть и гермафродитные виды, такие, как *Caenorhabditis elegans*, отдельные виды размножаются партеногенетически. Оплодотворение у нематод внутреннее, с копуляцией. У многих видов имеет место половой диморфизм, при этом самцы меньше самок. Задний конец самца иногда закручен в виде крючка или расширен и образует копуляторный аппарат в виде парных лопастей — **половую бурсу** (рис. 22.18, Б). Выводные протоки половой системы самца соединяются с прямой кишкой, образуя общую клоаку, которая открывается наружу через анальное отверстие.

Половые железы трубчатые и могут быть парными (рис. 22.19, А) или непарными (см. рис. 22.18, А). Если они парные, то обычно одна из них — передняя, а другая — задняя (см. рис. 22.10, А). У свободноживущих видов,



Рис. 22.18. Репродуктивная система самца нематод:

А — половая система самца у видов с одним семенником, вид сбоку; Б — совокупительная бурса паразитической нематоды — трихостронгилиды. При совокуплении бурса обертывается вокруг тела самки и надежно закрепляет самца на поверхности тела самки; В — амёбoidalный сперматозоид *Caenorhabditis elegans*; Г — совокупление нематод (А и Б — неперечислено из Lee D.L. and Atkinson H.J. 1977. *Physiology of Nematodes*. Columbia University Press, New York. P. 116, 118; В — взято из Ward S., Argon Y. and Nelson G.A. 1981. *Sperm morphogenesis in wild-type and fertilization-defective mutants of Caenorhabditis elegans*. *J. Cell Biol.* 91: 26—44)

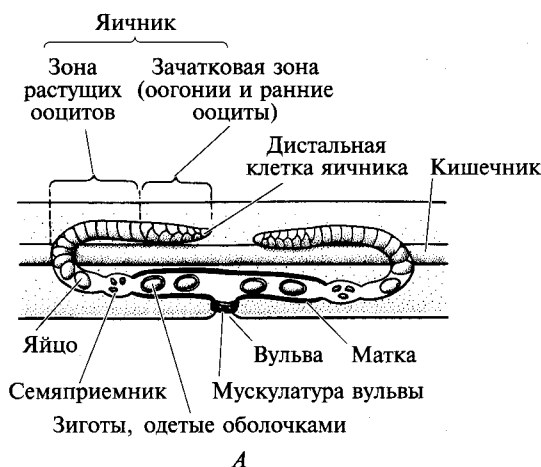
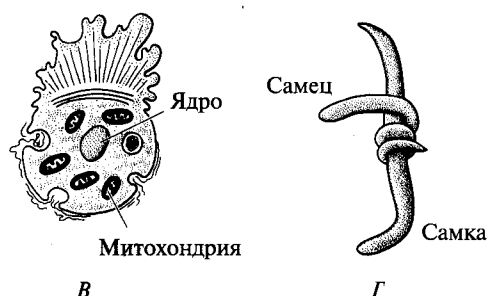


Рис. 22.19. Репродуктивная система самки нематод:

А — половая система самки нематод с двумя яичниками, вид сбоку; Б — яйцо нематоды *Trichuris*, одетое оболочками; В — яйцо мермитидной нематоды *Mermis*, у которой молодые особи паразитируют в прямокрылых. Половозрелые особи живут в почве, яйца прикрепляются к растениям с помощью нитей яйцевой оболочки (А и Б — изменены из Lee D.L. and Atkinson H.J. 1977. *Physiology of Nematodes*. Columbia University Press, New York. Pp. 121, 123; В — из Christie, 1937; Hyman L.H., 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. Mc-Graw Hill Book Co., New York. P. 253. Печатаемо с разрешения)

которые образуют небольшое число гамет, гонады обычно изогнутые (см. рис. 22.19, А). У паразитических видов, образующих громадное число гамет, половые железы часто очень длинные и образуют множество петель. Слепой конец гонады представляет собой **герминативную зону**, где происходят митозы гониевых клеток (см. рис. 22.19, А). Оставшаяся часть трубки подразделена на специализированные участки, выполняющие различные функции, включая зону мейотических делений, после которых гонии становятся гаметами. У большинства нематод гаметогенез происходит в процессе продвижения клеток по трубке к половому отверстию (см. рис. 22.18, А, 22.19, А).

Самцы имеют один или два трубчатых семенника. Каждый из них постепенно расширяется в длинный семявыводящий проток (см. рис. 22.18, А). В определенном месте семяпровод расширяется, образуя семенной пузырек, в нем сохраняются сперматозоиды, попавшие туда из семенников. Семенной пузырек соединяется с областью простаты с секреторными стенками. Клейкие выделения предстательной железы предположительно способствуют совокуплению. Конечная область семяпровода представляет собой мышечный семяизвергательный проток, который открывается в клоаку. Прямая кишка самца — многоцелевой орган. Она собирает и переваренные остатки пищи, и сперму из семяпровода (на латинском языке слово *клоака* означает коллектор). Стенка клоаки образует два мешочка (см. рис. 22.18, А, Б). Каждый мешочек содержит **копулятивную спикулу** в форме заостренного, изогнутого клинка. Специальные мышцы обеспечивают выпячивание спикул из ануса. У многих нематод на стенках упомя-

нутых мешочков есть особый участок утолщенной кутикулы — **губернакулум**, который направляет движение спикул через клоаку.

Самки имеют одну или две гонады (что более типично), которые обычно ориентированы в противоположных направлениях (см. рис. 22.19, А). Яичник (зародышевая область), находящийся в верхней части гонад, переходит в яйцевод и затем в значительно более широкую, удлинненную матку. Две матки соединяются и образуют короткое общее влагалище, которое открывается женским половым отверстием, расположенным на брюшной стороне в середине тела. Репродуктивная система самки независима от кишечника, у самок нет клоаки. (Есть одно семейство морских нематод — *Oncholaimidae*, у представителей которого существует сложная система каналов, связывающая женскую половую систему с кишечником. Функция этой системы неясна. — *Примеч. ред.*) Рельефная кутикулярная вульва окружает половое отверстие. Небольшой отрезок половой трубки самки в большинстве случаев используется для хранения спермы, в то время как другие участки выполняют секреторную функцию или служат хранилищем оплодотворенных яиц.

Известно, что у некоторых видов самки выделяют феромоны, привлекающие самцов. Вероятно, это явление широко распространено у нематод. Во время совокупления загнутый конец тела самца обычно закручивается вокруг тела самки таким образом, что анальное отверстие самца плотно прижимается к половому отверстию самки (см. рис. 22.18, Г). Самец вставляет спикулы в вульву самок и расширяет его, обеспечивая передачу спермы во влагалище. Сперматозоиды у нематод не имеют жгутиков. У не-

которых видов они передвигаются амeboидным способом (см. рис. 22.18, В).

После совокупления сперматозоиды перемещаются в семяприемник, где происходит оплодотворение. Оплодотворенные яйца (зиготы) выделяют толстую оболочку оплодотворения. Она затвердевает и образует внутреннюю часть яйцевой оболочки. На эту внутреннюю оболочку эпителий матки секретует внешний слой. Внешняя поверхность яиц нематод имеет видоспецифичный поверхностный рельеф. Это позволяет медицинским работникам или ветеринарам идентифицировать видовую принадлежность паразитических нематод, исследуя пробы (см. рис. 22.19, Б, В). Яйца нематод хранятся в матке вплоть до откладки. Нередко эмбриональное развитие начинается еще в матке самки. Некоторые паразитические нематоды и свободноживущие виды, например уксусная угрица, живородящие.

Некоторые почвенные нематоды, например *Caenorhabditis elegans*, гермафродиты. Сначала в гонаде развиваются сперматозоиды, а потом они же оплодотворяют произведенные в этой же гонаде яйцеклетки. Как правило, гермафродитные особи не скрещиваются между собой, однако в гермафродитных популяциях этого вида время от времени появляются самцы. Они копулируют с гермафродитами, что обеспечивает рекомбинацию генов. Партеногенез строго доказан только для некоторых почвенных видов нематод. Существует немало видов, у которых самцы не были найдены.

Процесс откладки яиц свободноживущими нематодами еще плохо изучен. Морские виды редко откладывают яйца кластерами (до 50 яиц в каждом). Наземные виды могут производить до нескольких сотен яиц, откладываемых в почве. Самка паразитиче-

ской нематоды *Ascaris* может произвести несколько миллионов яиц, откладывая по 200 тыс. яиц в день. Раннее дробление нематод не относится ни к спиральному, ни к радиальному типу. Оно начинается как асимметричное, но вскоре расположение бластомеров становится билатеральным. Развитие детерминированное, с ранним определением судьбы будущих половых и соматических клеток. В эмбриональном развитии нематод имеет место **димиуция хромосом** (рис. 22.20). При этом бластомеры, предназначенные стать соматическими клетками (они обозначаются символами EMS, А и В), теряют часть генетического материала, который не понадобится следующим поколениям клеток. Только клетки зародышевой линии (P_2) сохраняют полный геном. (Детерминированное развитие и димиуция хроматина свойственны не всем нематодам. В частности, морские нематоды отряда Euplida обладают недетерминированным дроблением и характеризуются поздним установлением билатеральной симметрии в развитии. — *Примеч. ред.*)

Нематоды демонстрируют эутелию. Клеточные деления (исключая клетки гонад) прекращаются незадолго до конца эмбрионального развития. Таким образом, число клеток взрослого животного постоянно и характерно для вида. (Эутелия характерна далеко не для всех нематод. Большинство свободноживущих морских нематод не обладают постоянством клеточного состава. — *Примеч. ред.*) Различные органы и ткани также содержат фиксированное число клеток, большинство из которых имеется уже ко времени вылупления молодых особей из яйца. Так, например, взрослая особь *Rhabditis* имеет 200 нервных клеток, 120 эпидермальных клеток и 172 клетки пищеварительного канала. Гер-

которые являются объектом паразитизма нематод. У нематод существуют почти все варианты отношений между хозяином и паразитом. На одном полюсе — полностью свободноживущие нематоды, на другом — нематоды со сложным жизненным циклом, в который вовлечено множество хозяев. Некоторые нематоды являются наружными паразитами, другие — внутренними паразитами. Одни виды паразитируют на растениях, другие — паразитируют у животных, а кое-кто — на тех и других. (Строго говоря, нематод, питающихся тканями растений, нельзя называть паразитами, ведь тогда и питающихся растениями насекомых надо считать паразитами. Правильнее считать таких нематод растительноядными. — *Примеч. ред.*) Иногда паразитируют молодые особи, иногда взрослые, иногда все стадии жизненного цикла протекают внутри хозяина. У небольшого числа нематод паразитируют только женские особи. У большинства высоко приспособленных паразитов весь жизненный цикл

обоих полов проходит в организме хозяина. У нематод возможен один хозяин или, как у большинства специализированных паразитов, два хозяина, один из них промежуточный, а другой окончательный. В большинстве случаев нематоды, имеющие большое медицинское или ветеринарное значение, относятся к высокоспециализированным видам. У таких видов взрослые особи обоих полов паразитируют на позвоночном хозяине или нескольких хозяевах.

Среди нематод, имеющих только **одного хозяина**, важное медицинское значение имеют аскариды, анкилостомы, острицы и трихинеллы.

Аскаридных нематод, которые питаются содержимым кишечника людей, собак, кошек, свиней, крупного рогатого скота, лошадей, кур и других позвоночных, относят к самым большим нематодам. (Это неверно. Самые крупные нематоды — это представители отряда *Spirurida*, например уже упоминавшаяся *Placentonema gigantissima*, размеры которой превышают 8 м. — *Примеч. ред.*) Весь жизненный цикл этих нематод, исключая стадию яйца, проходит в организме единственного хозяина. Передача новому хозяину достигается путем попадания внутрь яиц или молодых особей из фекалий предыдущего хозяина. После попадания в кишечник хозяина молодые особи выходят из яиц и обычно проникают через стенку кишечника хозяина в кровеносную систему, по которой переносятся к легким. Здесь они проникают в альвеолы и мигрируют обратно в кишечник через трахеи, глотку, пищевод и желудок.

Аскарида *Ascaris lumbricoides*, паразитирующая у человека, является одной из самых известных паразитических нематод (рис. 22.21). Она достигает 50 см в длину, хотя большинство

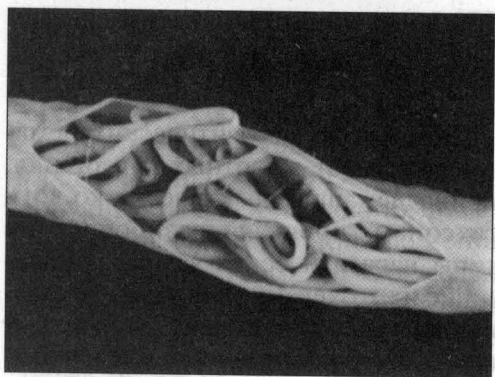


Рис. 22.21. Паразитические нематоды.

Взрослые особи *Ascaris suum* в тонкой кишке свиньи. Так же выглядят и *Ascaris lumbricoides*, паразитирующие в кишечнике человека (из Schmidt G. D. and Roberts L. S. 1985. *Foundations of Parasitology*. 3rd Edition. Times Mirror / Mosby College Publishing, St. Louis. P. 491)

особей имеют меньшие размеры. Виды этого рода широко распространены по всему миру, включая юго-восток США. Яйца аскарид вездесущи. Они попадают даже на бумажные деньги и на другие находящиеся в постоянном обращении предметы. Маленькие дети особенно подвержены заражению аскаридами из-за привычки облизывать и тянуть в рот разные предметы. Развивающиеся яйца необычайно устойчивы к неблагоприятным условиям окружающей среды и могут оставаться жизнеспособными в почве в течение 20 лет. Эти черви питаются жидким содержимым кишечника, а не кровью, но в тяжелых случаях они могут послужить причиной дистрофии у детей, а массивное заражение может привести к закупорке кишечника и смерти. Физиологические исследования говорят о том, что аскариды выделяют ингибиторы ферментов, которые защищают червя от действия пищеварительных соков хозяина. Если это так, то подобный механизм, возможно, используется большинством других обитающих в кишечнике нематод.

Близкородственный вид аскарид *Ascaris suum*, паразитирующий в свиньях, возможно имел общего предка с видами, паразитирующими на человеке. Аскариды перешли либо от свиньи к человеку, либо наоборот (направление неизвестно). Это произошло около 10 тыс. лет, в то время, когда люди и свиньи жили в близком сообществе, часто в одной хижине или убежище в примитивных хозяйствах. С улучшением условий жизни (для людей) и уменьшением контактов людей и свиней поток генов между двумя популяциями аскарид прервался, и предковый *Ascaris* разделился на два очень похожих вида, известных сегодня.

Toxocara canis и *T. cati* — два крупных представителя аскаридных, которые встречаются у собак и кошек соответственно. Щенков и котят регулярно избавляют от этих паразитов. Эти черви могут также заражать человека, но они не могут нормально мигрировать в неподходящем хозяине и могут погибнуть в любой ткани. Это явление известно в медицине под названием висцеральная личиночная миграция. Степень серьезности поражения органов такими мигрирующими личинками зависит от типа ткани, в которую они внедрились.

Анкилостомы и некаторы (*Ancylostoma* и *Necator*) также являются обитателями пищеварительного тракта позвоночных, но в отличие от аскарид они питаются кровью хозяина. В ротовой полости этих червей есть режущие пластинки, крючки, зубы или комбинации этих структур, которые служат для прикрепления и разрывания стенки кишечника (см. рис. 22.13, Г). Если в организме человека оказывается больше 25 анкилостом, это приводит к серьезным последствиям из-за потери крови и повреждения тканей. Взрослый червь может жить в кишечнике до двух лет. Анкилостомоз и некаториоз широко распространены у людей. Так, более 380 млн человек заражены червем *Necator americanus*, который широко распространен в тропиках по всему миру (несмотря на специфическое «американское» название). Жизненный цикл анкилостомы включает сложный путь миграций, который проходят ювенильные особи. Оплодотворенные яйца покидают хозяина вместе с его фекалиями, и личинки вылупляются вне тела хозяина в почве. Молодые особи попадают в тело нового хозяина, внедряясь через кожу (на ногах людей), и затем переносятся с током крови в легкие. Из

легких молодые особи мигрируют в трахею и глотку. Человек проглатывает молодых нематод, и они попадают в кишечник, прикрепляются к его стенкам и начинают питаться кровью.

Оксиуридные нематоды, известные в просторечии как **острицы**, имеют более простой жизненный цикл. Эти маленькие нематоды паразитируют в пищеварительном канале позвоночных и беспозвоночных. Заражение обычно происходит путем проглатывания яиц, переданных с фекалиями от предыдущего хозяина. После попадания внутрь молодые особи выводятся из яиц и развиваются в пищеварительном тракте нового хозяина. Сложной миграции у этих нематод нет. Человеческая острица *Enterobius vermicularis* поражает детей во всем мире. Самка этого червя выползает из анального отверстия хозяина ночью и откладывает яйца в области анального отверстия. При движении самки во время откладки яиц ребенку становится щекотно и он расчесывает места откладки яиц, которые попадают под ногти. Оттуда яйца попадают в рот того же или другого ребенка.

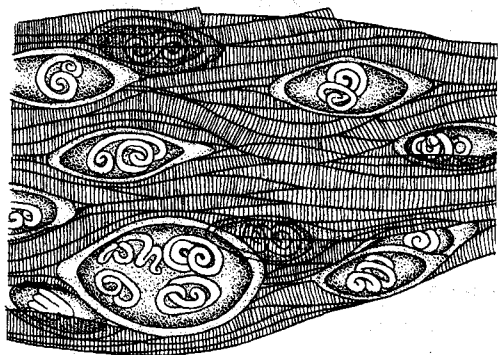


Рис. 22.22. Паразитические нематоды.

Молодые особи *Trichinella spiralis* в известковых цистах в скелетных мышцах хозяина (no Chandler A. C. and Read C. P. 1961. *Introduction to Parasitology*. John Wiley and Sons, New York)

Трихинеллы также паразитируют в пищеварительном тракте позвоночных, особенно птиц и млекопитающих. Власоглавы *Trichuris*, которые заражают людей, собак, кошек, крупный рогатый скот и других млекопитающих, относительно малы (длина человеческого власоглава *Trichuris trichura* около 4 см). Наиболее известный представитель трихинеллид, *Trichinella spiralis*, поражает млекопитающих и становится причиной тяжелого заболевания — **трихинеллеза**. Этот мелкий червь, который живет в стенке кишечника, является живородящим, и его молодые особи переносятся кровью в поперечно-полосатые (скелетные) мышцы. Там ювенильные особи образуют кальцифицированные цисты, и если заражение сильное, могут вызвать воспаление, сильные боли и судороги (рис. 22.22). Передача другому хозяину осуществляется, только если внутрь организма попадает свежее мясо с цистами. Таким образом, у некоторых животных, таких, как крысы, трихинелла может быть паразитом с одним хозяином, поскольку крысы едят крыс; в других случаях (при паразитировании в человеке или свиньях) имеется два хозяина. Для людей предыдущими хозяевами обычно являются свиньи. По этой причине свинина перед употреблением в пищу всегда должна быть приготовлена при высокой температуре. Жизненный цикл других нематод, паразитирующих у человека, требует **двух хозяев**, промежуточного и окончательного, которым может быть человек. Этот тип жизненного цикла характерен для многих паразитических нематод, включая филярий и дракункулид.

Филярии — это нитевидные черви, которые обитают в лимфатических узлах и некоторых других тканях окончательного (позвоночного) хозяина,

особенно у птиц и млекопитающих. Самки живородящи. Ювенильных особей этих червей называют микрофиляриями. Кровососущие насекомые (такие, как блохи, некоторые мухи и особенно москиты) являются промежуточными хозяевами. Большое число видов паразитирует на человеке, приводя к **филяриозам**.

Wuchereria bancrofti, обитающая главным образом в Африке и Азии, имеет типичный жизненный цикл с двумя хозяевами. Промежуточным хозяином является комар, окончательным — человек. Взрослые особи длинные — около 40—90 мм, но очень тонкие, 0,1—0,2 мм в диаметре. Они живут у конечного хозяина в лимфатических протоках, расположенных рядом с лимфатическими узлами. Здесь из продуцируемых самками яиц вылупляются микрофилярии, живущие в крови. Ночью (когда больше всего кусают москиты) микрофилярии мигрируют в поверхностные кровеносные сосуды хозяина. Москиты заражаются микрофиляриями при питании кровью зараженного человека. Развитие внутри насекомого включает в себя перемещение микрофилярий через пищеварительный канал к грудным мышцам и, в конечном счете, в хоботок. Во время питания москита микрофилярии попадают в следующего окончательного хозяина. Тяжелый филяриоз, когда лимфатические сосуды закупориваются большим количеством червей, приводит сначала к серьезному, но кратковременному лимфатическому воспалению с болью и жаром. Позднее увеличение пораженной соединительной ткани может привести к страшным отекам ног, рук, груди и мошонки — к заболеванию, которое называется **элефантиаз** (рис. 22.23). В наши дни такие крайние случаи уже не являются неизбежным результатом

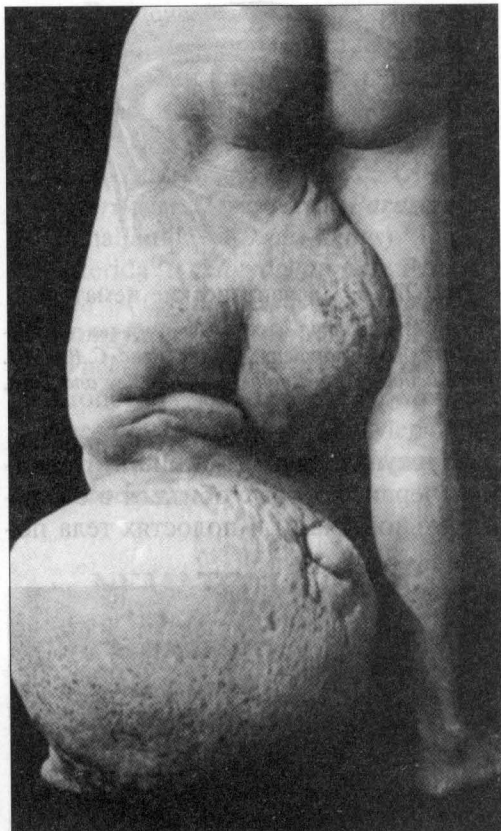


Рис. 22.23. Паразитические нематоды. Пациент с тяжелой формой «слоновой болезни», вызываемой *Wuchereria bancrofti*

болезни, хотя они до сих пор встречаются.

Dirofilaria immitis — **сердечный червь**, который во взрослом состоянии живет в сердце или легочной артерии собак, волков и лис, также переносится с помощью комаров, его жизненный цикл похож на таковой у *Wuchereria*. *Loa loa* — африканский глазной червь, живет в подкожных тканях человека и обезьян-бабуинов. Червь незаметно перемещается через соединительную ткань под кожей, но изредка переходит через глазное яблоко, где он становится видимым для наблюдателя (рис. 22.24).

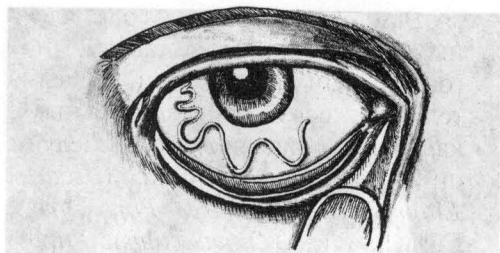


Рис. 22.24. Паразитические нематоды. Глазной червь *Loa loa*, ползущий по роговице глаза (из Chandler A. C. and Read C. P. 1961. *Introduction to Parasitology*. John Wiley and Sons, New York)

Дракункулиды — тонкие, нитевидные черви, которые обитают в соединительной ткани и полостях тела по-



Рис. 22.25. • Паразитические нематоды. Ришта *Dracunculus medinensis*, которую удаляют из язвы на руке путем медленного наматывания на спичку (фотография любезно предоставлена Государственным Общественным Исследовательским Институтом здравоохранения Тегеранского Университета общественного здравоохранения)

звоночных — окончательных хозяевах этих нематод. Наиболее известный пример — *Dracunculus medinensis*, который паразитирует в человеке и других млекопитающих, особенно в Азии и Африке. (В русском языке эта нематода называется **ришта**. — *Примеч. ред.*) Окончательным хозяином ришты является человек, а промежуточным — пресноводные веслоногие рачки. Диаметр тела взрослой самки ришты составляет около 1 мм, а длина до 120 см. После периода развития в полости тела и соединительной ткани хозяина беременная самка нематоды перемещается в подкожную ткань и вызывает образование язвы на коже (рис. 22.25). Рожденные самкой ювенильные особи ришты высвобождаются, когда человек обмывает язву водой. Попавшие в воду ювенильные особи ришты проглатываются веслоногим рачком и продолжают свое развитие в его полости тела. Когда новый окончательный хозяин (человек) глотает пораженных рачков с питьевой водой, молодые особи проходят через стенку кишечника в полость тела или в соединительную ткань, где они растут до взрослого состояния.

Червь может быть удален хирургическим путем, но традиционный способ, все еще практикующийся сегодня, состоит в медленном и очень осторожном наматывании червя на маленькую палочку из ранки. Если тонкий и длинный червь при этом порвется, разовьется очень тяжелое воспаление, поэтому даже искусный практик-целитель в значительной степени полагается на удачу. Удаление этих червей древними целителями отражено в древнем врачебном символе — кадуцее, который и сегодня является эмблемой медицины. На нем изображен стержень (или чаша), обвитый змеей, но на самом деле эта эмблема

происходит от палочки, на которую накручена нематода, которую древние отождествляли со змеей. Ришта — это одна из первых нематод, известных человеку, ведь о ней упоминает Библия. Вероятно, ришта — *Dracunculus* — и была тем «огненным змеем», который поразил библейских евреев во время их бегства из Египта.

РАЗНООБРАЗИЕ NEMATODA

Adenophorea^C (= Aphasmida): Полифилетический таксон. Большинство видов свободноживущие; некоторые паразитические. Небольшое число свободноживущих наземных и почти все известные пресноводные и морские нематоды относятся к этому таксону. Амфиды различной формы расположены позади губ. Фазмид нет. Эпидермис состоит из одноядерных клеток. Выделительная система представлена железистыми клетками обычного строения. Выделительные каналы отсутствуют. Перечислим лишь некоторые отряды с несколькими характерными родами: *Chromadorida*^O (*Chromadora*, *Stilbonema*, *Desmodora*, *Epsilonema*), *Desmodorida*^O (*Draconema*), *Desmoscolecida*^O (*Desmoscolex*, *Greeffiella*), *Dorylaimida*^O (*Dorylaimus*), *Enoplida*^O (*Oncholaimus*), *Mermithida*^O (*Mermis*), *Mononchida*^O (*Mononchus*), *Monhysterida*^O (*Monhystera*, *Gammarinema*), *Trefusiida*^O (*Onchulus*, *Kinonchulus*, *Trefusia*), *Trichocephalida*^O (*Trichinella*, *Trichuris*).

Secernentea^C (= Phasmidia): Почти исключительно наземные нематоды. Многие являются важными паразитами. Большинство свободноживущих видов обитает в почве. Амфиды порообразные, расположены на боковых губах. Фазмиды имеют-

ся. Эпидермис состоит из одноядерных клеток или представлен многоядерными синцитиями. Выделительные железы с выделительными каналами. Класс включает следующие отряды: *Ascaridida*^O (*Ascaris*, *Enterobius*, *Toxocara*, *Parascaris*), *Camallanida*^O (*Dracunculus*), *Diplogasterida*^O (*Odontopharynx*), *Rhabditida*^O (*Caenorhabditis*, *Rhabditis*, *Strongyloides*, *Turbatrix*), *Spirurida*^O (*Wuchereria*, *Spirura*, *Loa*, *Dirofilaria*), *Strongylida*^O (*Strongylus*, *Ancylostoma*, *Necator*, *Nippostrongylus*), *Tylenchida*^O (*Tylenchulus*, *Meloidogyne*, *Heterodera*, *Globodera*).

NEMATOMORPHA^P

Небольшой таксон, объединяющий длинных и тонких червей, внешне напоминающих нематод. Обычно их называют «конский волос», «живой волос» или волосатики. Взрослые волосатики свободноживущие, они не питаются и способны жить короткое время. Большая часть жизненного цикла приходится на паразитических личинок. Около 320 из 325 видов волосатиков принадлежит к таксону *Gordioda*. Взрослые представители этого таксона встречаются в пресной воде и влажной почве во всех умеренных и тропических регионах мира (рис. 22.26). Их личинки паразитируют в наземных членистоногих, особенно в насекомых. Остальные виды (все они принадлежат роду *Nectonema*), составляющие таксон *Nectonematoida*, во взрослом состоянии встречаются в толще воды в прибрежных зонах морей (рис. 22.27, Д). Личинки *Nectonema* паразитируют в морских ракообразных. Тело волосатиков (рис. 22.27, А, Д) цилиндрическое, нитевидное, тонкое (от 1 до 3 мм в диаметре) и длинное — от

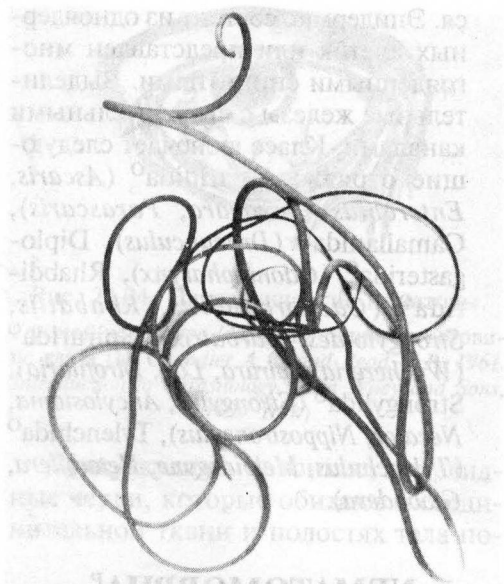


Рис. 22.26. • Nematomorpha, волосатики.

Три самки волосатиков (из Pennak R. W. 1978. *Fresh-Water Invertebrates of the United States. 2nd Edition. John Wiley & Sons, New York. Защищено авторским правом © 1978 John Wiley & Sons. Этот материал использован с разрешения John Wiley & Sons, Inc.*)

5 до 10 см, но иногда достигают 1 м. Они не имеют отчетливой головы, а тело не разделено на отделы. Задний конец тела может быть закругленным или раздвоенным с двумя хвостовыми долями (см. рис. 22.2, А). Сходство этих червей с волосами столь велико, что в средние века люди были убеждены, что эти черви развиваются из конских волос, попавших в воду, тем более что волосатики часто встречаются в водоемах, используемых для водопоя. Пелагическая *Nectonema* имеет спинные и брюшные плавательные щетинки (см. рис. 22.27, Д).

Стенка тела волосатиков состоит из кутикулы, эпидермиса и мышечного слоя. Толстая, радужная, многослойная кутикула содержит коллагеновые волокна, расположенные в несколько слоев. Волокна соседних слоев обгибают

тело червя по спирали в противоположных направлениях (см. рис. 22.27, А). В процессе роста кутикула линяет. Ее поверхность обычно рельефная, с пересекающимися бороздками, часто одета слизистым чехлом, содержащим частицы детрита, диатомовые водоросли и бактерии. Хитин присутствует в кутикуле личинок, но его нет у взрослых форм.

Эпидермис однослойный, без ресничек, состоит из эпителиальных клеток. У волосатиков эпидермис образует брюшной валик, разделяющий слой продольной мускулатуры и содержащий нервный ствол (см. рис. 22.27, В). У нектонемы в дополнение к брюшному есть и спинной эпидермальный валик. Базальная пластинка непрерывная с коллагеновым матриксом, окружающим слой мускулатуры. Эutelия не характерна для волосатиков.

Мускулатура представляет собой слой из косо исчерченных мышц, окруженных коллагеновым матриксом. Как и нематоды, волосатики не имеют кольцевых мышц. Связь между мышечными клетками и их двигательными нейронами не ясна, но таких иннервационных отростков, как у нематод и гастротрих, у волосатиков нет. Мышцы прикрепляются к кутикуле с помощью тонофиламентов и гемидесмосом, как у нематод и других циклонейралиевых. Взрослые особи волосатиков, особенно самцы, плавают, совершая волнообразные движения. Кутикула и продольные мышцы, выступая как механические антагонисты по отношению друг к другу, используют гемоцель мезенхимы в качестве гидростатического скелета. Необычные мышечные клетки содержат периферические длинные и толстые парамиозиновые волокна. Так же как в запирающих мышцах двустворчатых моллюсков, они играют важную роль в продолжительном мы-

шечном сокращении. Взрослые животные плотно обвивают водную растительность на участках с быстрым течением, а также и друг друга, удерживаясь в таком положении длительное время. При совокуплении самец надолго обвивает задний конец самки плотно-

ми кольцами (см. рис. 22.27, А). Иногда волосатики образуют скопления, в которых они закручиваются вокруг друг друга, образуя нечто похожее на легендарный «гордиев узел».

Нервная система лежит в эпидермисе. Она состоит из кольцевого мозга,

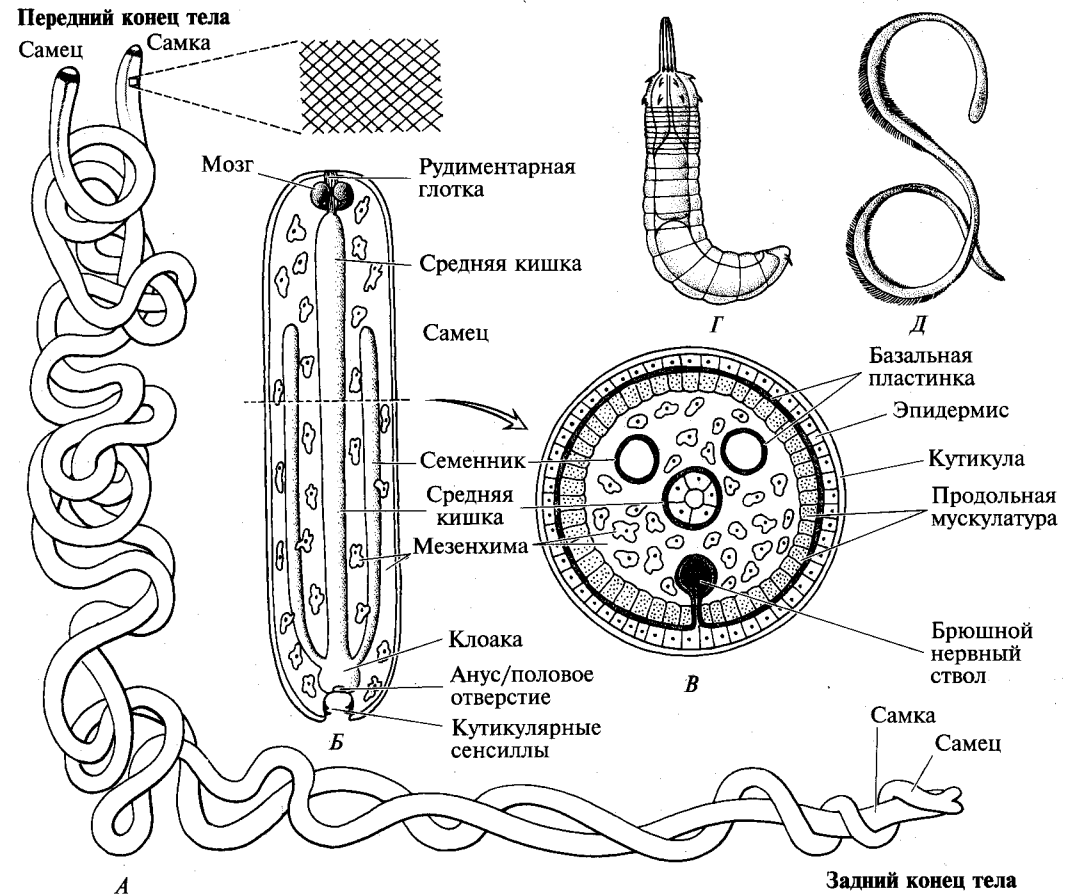


Рис. 22.27. Nematomorpha, анатомия волосатиков:

А — мужская и женская особи волосатика *Gordius robustus* в момент совокупления (задние концы соединены). На увеличенном фрагменте показаны пересекающиеся спиральные волокна в кутикуле. Волокна располагаются под углом приблизительно 55° к продольной оси тела; Б — анатомия волосатиков *Gordioida*. На схеме тело сильно укорочено; В — поперечный срез волосатика *Gordioida*; Г — личинка волосатика *Paragordius*; Д — морской волосатик *Nectonema agile*, показаны ряды спинных и брюшных плавательных щетинок (А — изменено из May H. G. 1919. *Contributions to the life histories of Gordius robustus* Leidy and *Paragordius varius* (Leidy). Ill. Biol. Monogr. 5:1—118; В — перепечатано по Bresciani J. 1991. *Nematomorpha*. In Harrison F.W. and Ruppert E.E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 4. *Aschelminthes*. Wiley-Liss, New York. Pp. 197—218; Г — по Mühldorf, 1914 and Montgomery, 1904, из Hyman L. H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 467. Перепечатано с разрешения)

окружающего переднюю часть рудиментарной кишечной трубки и брюшного нервного ствола, лишённого ганглиев. Мозг не имеет характерного для других циклонейралиевых разделения на три зоны. Брюшной нервный ствол глубоко погружен в гемоцель, но остается внутри эпидермального валика, т.е. отделен от гемоцели базальной пластинкой (см. рис. 22.27, В). Выделительные органы отсутствуют, но рудиментарная средняя кишка может работать в качестве секреторной почки (в этом смысле она отдаленно напоминает мальпигиевы сосуды у насекомых). Специализированных органов для газообмена нет.

Полость тела представляет собой гемоцель, в различной степени заполненный мезенхимой и волокнистым коллагеновым матриксом, похожим на паренхиму крупных плоских червей (см. рис. 22.27, В). У *Nectoneta* гемоцель более обширен, поперечная перегородка делит его на маленький передний и большой задний отделы.

Пищеварительный канал рудиментарен, в нем выделяют глотку, среднюю кишку и клоаку, рот и анус, как правило, отсутствуют. Средняя кишка (кишечник) образована одним слоем клеток, несущих на апикальной поверхности микроворсинки, мускульная обкладка кишки не развита. Кишечник не играет роли в переваривании пищи, но он, по-видимому, опосредованно вовлечен в процесс пищеварения в качестве места хранения питательных веществ, поглощаемых через кутикулу, как у нематод-мермитид (которые также паразитируют в беспозвоночных в личиночной стадии).

Волосатики — раздельнополые животные. Они имеют парные гонады в виде цилиндрических мешков, простирающихся на всю длину тела. Сперматозоиды необычного строения —

палочковидные и не имеют жгутиков. У самцов и самок половые протоки открываются в выстланную кутикулой клоаку (см. рис. 22.27, Б) на заднем конце тела (см. рис. 22.27, А). Самец переносит сперматофор в район клоаки самки или вставляет его прямо в клоаку. Иногда сперматозоиды сохраняются некоторое время в семяприемнике. Оплодотворение внутреннее и происходит в матке. Самки откладывают грозди яиц в воде или на корнях растений на отмели. Дробление полное, равномерное или слегка неравномерное, предположительно недетерминированное, приводит к образованию целобластулы. Гастрюляция просходит путем инвагинации.

Жизненный цикл включает стадии яйца, личинки (часто инцистированной), паразитирующей личинки и свободноживущего взрослого животного. На стадии вылупления волосатик представляет собой крошечную личинку (см. рис. 22.27, Г), которая похожа на взрослую особь цефалоринхов. Ее передний конец представляет собой выворачивающийся интроверт, вооруженный центральным колющим хоботком, используемым для проникновения внутрь хозяина. Интроверт выворачивается под действием гидростатического давления и втягивается с помощью мышц-ретракторов, а хоботок выдвигается (а не выворачивается).

К числу хозяев волосатиков относятся представители не менее чем 20 семейств водных и наземных насекомых, в том числе жуки, прямокрылые, стрекозы, ручейники, клопы, бабочки и тараканы, многоножки, а также хелицеровые, улитки и пиявки. В простейших случаях в жизненном цикле присутствует один (окончательный) хозяин. Личинки волосатиков либо проникают через стенку тела хозяина, либо проглатываются на стадии

свободноживущей личинки или цисты. В последнем случае личинка прободает стенку кишечника и локализуется в полости тела хозяина. Во многих случаях личинка инцистируется в высыхающем водоеме. Устойчивая к высыханию циста после схода воды проглатывается наземным членистоногим. Попав в гемоцель хозяина, личинка линяет неопределенное число раз, принимая червеобразную форму, и достигает взрослого состояния. Питание паразитической личинки, вероятно, происходит путем поглощения питательных веществ из гемоцеля через стенку тела. Развитие ее в организме хозяина занимает несколько месяцев. За это время она приобретает морфологию взрослых животных и принимает облик длинного закрученного червя внутри относительно небольшого насекомого (длина тела которого намного меньше длины паразита).

Черви, живущие в наземных членистоногих, заставляют хозяина мигрировать к воде, в это время они выходят из тела и попадают в воду. Неизвестно, как червь вызывает это миграционное поведение у хозяина: возможно с помощью специальных гормонов или высушиванием организма хозяина и стимулированием жажды. Черви, живущие в водных беспозвоночных, просто выходят наружу.

Вышедшие из хозяина волосатики быстро достигают половой зрелости, спариваются и производят новых личинок во время короткой, свободноживущей водной фазы жизненного цикла. У большинства волосатиков развитие более сложное и включает двух хозяев: промежуточного и окончательного. Окончательным хозяином всегда является беспозвоночное животное, а промежуточным иногда бывают головастики или маленькая рыба.

Известны редкие примеры случайного заражения человека волосатиками. (Это происходит во время купания или питья воды из природных водоемов. — *Примеч. ред.*) Червей извлекали из пищеварительного и урогенитального трактов. Личинки волосатиков иногда инфицируют лицевые ткани, вызывают нарывы в глазах. Личинки единственного представителя морских волосатиков *Nectonema* паразитируют в крабах, раках-отшельниках и креветках.

РАЗНООБРАЗИЕ NEMATOMORPHA

Nectonematoida^C: Пелагические морские животные. Один род, *Nectonema*, содержащий четыре вида. Длина тела 20 см. Имеются спинные и брюшные плавательные щетинки, спинной и брюшной эпидермальные тяжи, обширный гемоцель, заполненный жидкостью. Личинки паразитируют на десятиногих ракообразных.

Gordioidea^C: Включает всех остальных волосатиков. Взрослые особи — обитатели пресных вод или влажной почвы. Личинки паразитируют главным образом в насекомых. Гемоцель обычно заполнен соединительной тканью. Имеется только брюшной эпидермальный тяж. *Chordodes*, *Gordius*, *Parachordodes*, *Paragordius*.

PRIAPULIDA^P

Группа приапулид состоит только из 18 нынеживущих видов морских червей (рис. 22.28). Приапулиды относятся к бентосным животным, обитают в песчаном или илистом грунте

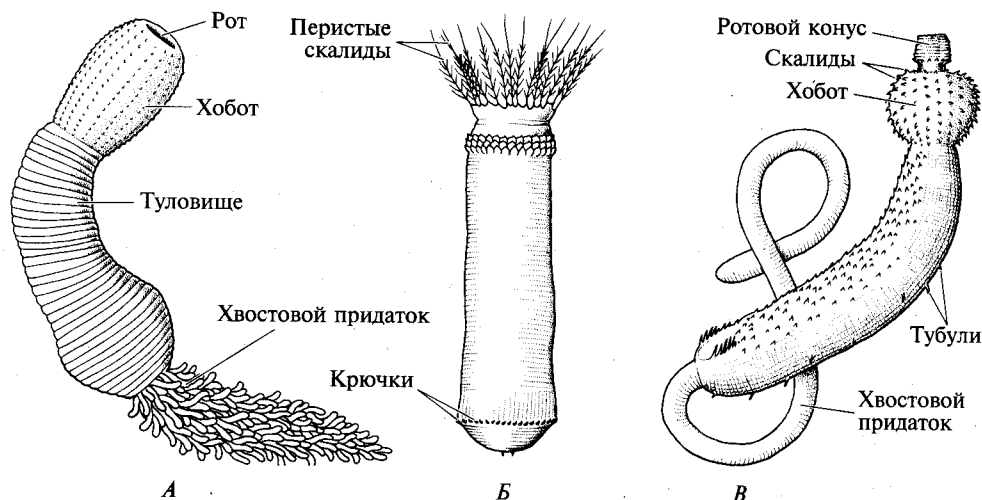


Рис. 22.28. Priapulida:

A — крупный (8 см) холодноводный *Priapulius caudatus*; *B* — мелкий (от 2 до 3 мм) роющий *Maccabeus tentaculatus* из Средиземного моря использует перистые скалиды как ловушку для мелких организмов; *C* — карликовая приапулида (менее 2 мм) *Tubiluchus corallicola* обитает в коралловом песке в тропиках (перерисовано и изменено, *A* — по Theel из Hyman L.H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 467; *B* — совмещено из Por F.D. 1972. *Priapulida*. In Parker S.P. (Ed.): *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill Book Co., New York. Pp. 941—944, и Calloway C.B. 1982. *Priapulida*. In Parker.; *C* — с рисунка Brian Marcotte)

как на мелководье, так и на большой глубине. Большинство видов, имеющих крупное тело, обитают в холодных водах, часто в высоких широтах, включая Северный Ледовитый океан и Южный океан, окружающий Антарктиду. Некоторые семейства распространены только в приполярных областях и отсутствуют в низких широтах. На побережьях Северной Америки они встречаются севернее от Массачусетса и центральной Калифорнии. Некоторые маленькие приапулиды, такие, как *Tubiluchus*, распространены более широко и встречаются в тропиках. (Российские исследователи нашли представителей рода *Tubiluchus* в Арктике. — *Примеч. ред.*) Приапулиды были важной частью морского бентоса в середине Кембрия, и, хотя было найдено только 11 ископаемых видов, они входили в число доминирующих видов беспозвоночных в кембрийских

морях. Их экологическая роль, по-видимому, с тех пор уменьшилась, хотя современные виды мало изменились по сравнению с кембрийскими предками. Свое название приапулиды получили от Приапа — греческого божества мужской плодовитости.

Этой интересной группе стали уделять должное внимание только в последние годы. Возможно, приапулиды относятся к Cycloneuralia. Это мнение основано на том, что они имеют окружающий переднюю часть глотки мозг, в котором выделяются три составляющих его кольца, и концевое положение рта. Ближайшими родственниками приапулид являются киноринхи и лорициферы, с которыми они имеют общие апоморфии и вместе с которыми составляют систематическую группу Cephalorhyncha (см. рис. 22.35). Размер цилиндрического тела приапулид варьируется от 0,5 мм

до 40 см. Оно разделено на передний хоботный отдел (интроверт) и туловище, которое может нести на заднем конце один или два **хвостовых придатка** (см. рис. 22.28, А, В). Приапулиды имеют как двустороннюю, так и радиальную симметрию. Хобот и стенка тела подчиняются радиальной симметрии, но некоторые системы органов, такие как нервная и мочеполовая, имеют двустороннюю симметрию.

У интерстициального вида *Tubiluchus corallicola* туловище имеет длинный, концевой хвостовой придаток (хвост), который предположительно используется для закоривания тела в окружающем осадке (см. рис. 22.28, В). У крупных видов рода *Priapul*, *Tubilunchus* задний конец туловища несет один или два хвостовых придатка. Каждый из них состоит из центрального ствола, от которого отходит множество коротких пальцеобразных ответвлений (см. рис. 22.28, А). Кутикула хвостовых придатков тонкая, они содержат полость, которая является продолжением полости тела туловища. Предполагается, что функциями этих придатков являются газообмен, осморегуляция и хеморецепция, хотя это до сих пор не доказано.

Внешний слой стенки тела приапулид представляет собой внеклеточную хитиновую кутикулу (см. рис. 22.29, В, 22.30). Она состоит из трех слоев (эпикутикулы, экзокутикулы и эндокутикулы) и секретируется нижележащим эпидермисом. Эпикутикула коллагеновая, экзокутикула главным образом белковая и эндокутикула хитиновая. Кутикула периодически подвергается линьке по мере роста животного.

Кутикула несет разнообразные выросты, из которых самыми важными являются **скалиды** (см. рис. 22.28, В), похожие на таковые у киноринхов и лорицифер. Скалиды представляют

собой хитиновые шипы, различным образом приспособленные к восприятию раздражителей из внешней среды, движению, питанию и другим функциям. Они полые и содержат жгутиковые чувствительные нейроны. На вершине скалиды несут отверстие, открывающееся во внешнюю среду. Скалиды наиболее многочисленны на хоботке, где обычно расположены продольными рядами. У вида *Maccabeus tentaculatus* наряду с обычными скалидами имеются разветвленные перистые выросты (см. рис. 22.28, В). Туловище также несет кутикулярные выросты нескольких типов. Особые крючья на заднем конце тела у *M. tentaculatus* и *Meiopriapul* помогают закориваться в норках в рыхлом осадке (см. рис. 22.28, В).

Однослойный, лишенный ресничек эпидермис подостлан базальной пластинкой. Под ней находятся два хорошо развитых слоя косо исчерченных мышц (внешний кольцевой и внутренний продольный). Продольные мышцы граничат с полостью тела (рис. 22.30).

На переднем конце тела имеются два набора мышц-ретракторов, вытягивающих хобот, — наружные короткие и внутренние длинные. Эти мышцы тянутся от стенки тела к окологлоточному кольцевому мозгу, расположенному на переднем конце тела при основании ротового конуса (см. рис. 22.29, А). Задние концы коротких ретроакторов крепятся к стенке тела на уровне основания хобота, тогда как длинные ретроакторы крепятся гораздо дальше к заднему концу. Полость тела приапулид представляет собой гемоцель (см. рис. 22.30). У *Meiopriapul* существуют дополнительные компартменты полости тела — небольшие целомические полости в стенке глотки (см. рис. 22.29, В). Полость

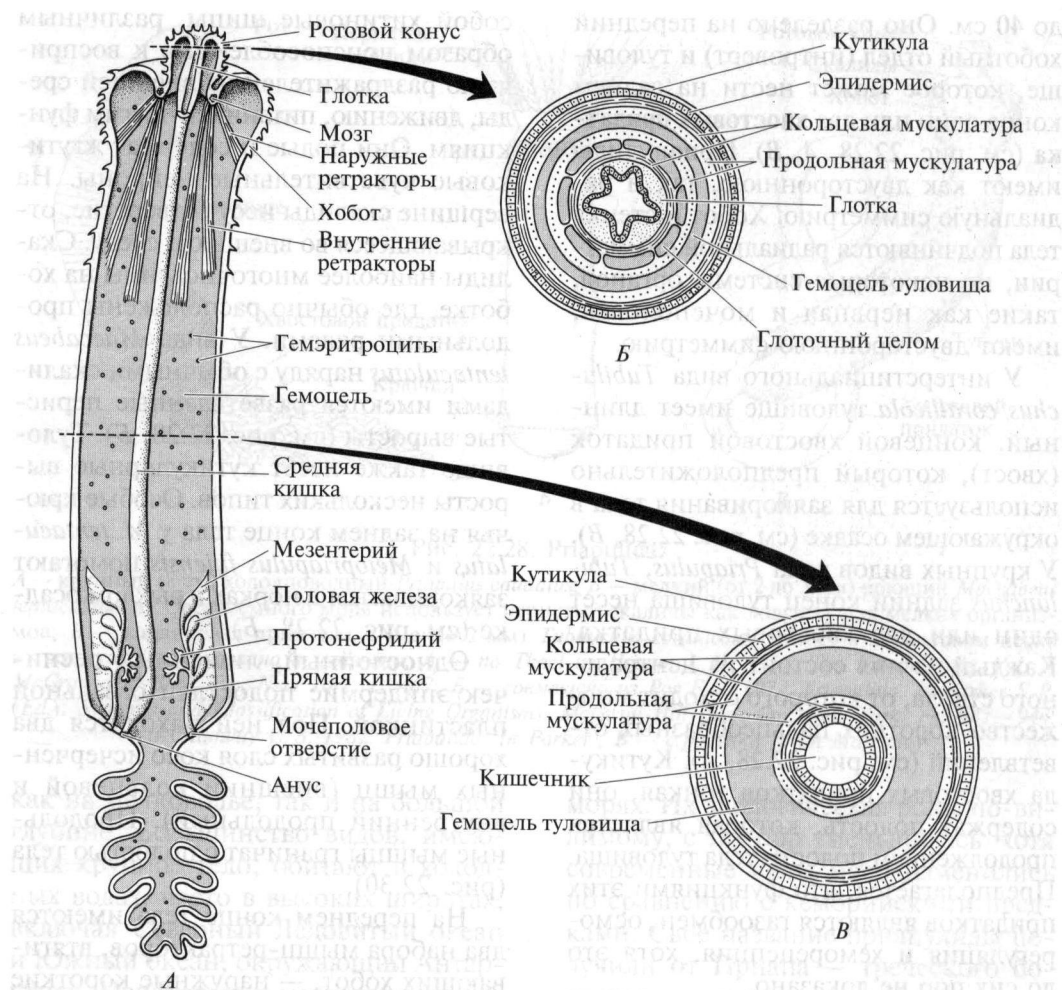


Рис. 22.29. Priapulida, анатомия:

А — строение приапулид на примере *Meiopriapululus*; Б и В — поперечные срезы в области глотки и туловища соответственно. У *Meiopriapululus* специализированный перитонеум выстилает глоточный целом (А и Б — изменено и перерисовано из Storch V., Higgins R. P. and Morse M. P. 1989. Internal anatomy of *Meiopriapululus fijiensis* (Priapulida). Trans. Am. Micros. Soc. 108: 245—261)

половых желез также может быть отнесена к целому.

Гемоцель содержит амебоциты, обладающие фагоцитарной активностью, и гемэритроциты, содержащие дыхательный пигмент гемэритрин. Кровь приводится в движение исключительно за счет активности мышц стенки тела. Гемэритроциты придают крови розоватый цвет.

Гемоцель представляет собой гидростатический скелет приапулиды. Он играет главную роль при выворачивании хобота и в роющей локомоции в мягком осадке. Сокращение кольцевых мышц приводит к выворачиванию хобота и растягиванию мышц-ретракторов. Сокращение ретракторов вызывает вворачивание хобота внутрь передней части туловища, что сопровож-

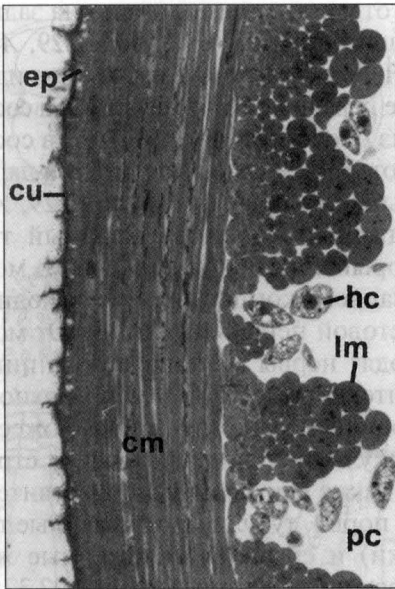


Рис. 22.30. Priapulida, поперечный срез участка стенки тела *Priapulus caudatus*:

cu — кутикула; ep — эпидермис; cm — кольцевые мышцы; hc — гемэритроцит; lm — продольные мышцы; pc — гемоцель

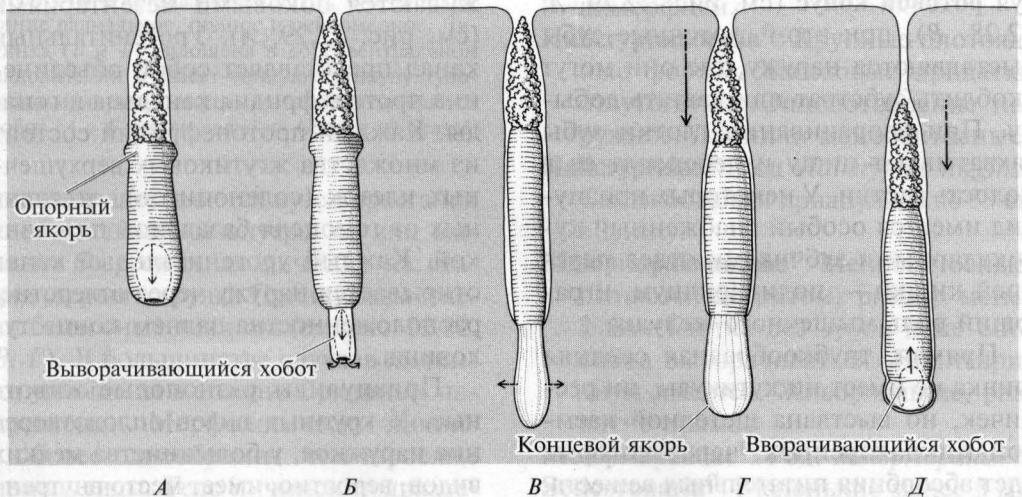


Рис. 22.31. Priapulida, движение *Priapulus caudatus* выворачивает и вворачивает хобот. А и Б — хобот проталкивается в осадок, в то время как расширенное тело образует опорный якорь; В — хобот раздувается и образует концевой якорь; Г — тело подтягивается вперед; Д — хобот вворачивается, а туловище подтягивается вперед (изменено и перерисовано из Elder H. Y. and Hunter R. D., 1980. Burrowing of *Priapulus caudatus* (Vermes) and the significance of the direct peristaltic wave. J. Zool. Lond. 191: 333—351)

тиридий), среднюю кишку и заднюю (прямую) кишку. Передняя и задняя кишки эктодермальные и выстланы кутикулой. На поперечном срезе кишечника состоит из гастродермиса, кольцевых мышц, продольных мышц и внешней базальной пластинки, отделяющей мускулатуру кишечника от полости тела. Эпидермальная выстилка передней и задней кишки выделяет кутикулу, которая одевает глоточные зубы различного строения. Глоточные зубы не содержат клеток и этим отличаются от скалид. (На самом деле глоточные зубы приапулид полые внутри и содержат эпидермальные и чувствительные клетки и, вероятно, вполне гомологичны модифицированным скалидам. — *Примеч. ред.*) Концевой рот расположен на переднем конце вывернутого хобота (см. рис. 22.28, А) и ведет в мышечную сильно кутикуляризованную глотку. При питании глотка частично выворачивается через рот, образуя **ротовой конус** (см. рис. 22.29, А; 22.28, В), при этом глоточные зубы выставляются наружу, где они могут скоблить субстрат или хватать добычу. При вворачивании глотки зубы захватывают пищу и переносят ее в полость глотки. У некоторых приапулид имеется особый снабженный кутикулярными зубчиками отдел передней кишки — политиридиум, играющий роль мышечного желудка.

Прямая, трубкообразная средняя кишка не имеет ни кутикулы, ни ресничек, но выстлана щеточной каемкой микроворсинок, через которые идет абсорбция питательных веществ. В средней кишке осуществляется как внеклеточное, так и внутриклеточное пищеварение. Средняя кишка соединяется с короткой прямой (задней) кишкой — это эктодермальное образование, выстланное кутикулой. Аналь-

ное отверстие расположено на заднем конце туловища (см. рис. 22.29, А).

Нервная система залегает в эпидермисе передней части хобота. Она состоит из окологлоточного мозга (в составе которого можно выделить три параллельных кольца) (см. рис. 22.29, А) и срединный брюшной нервный тяж, который тянется от кольцевого мозга до заднего конца тела, где находится хвостовой нервный ганглий. От мозга отходят нервы к стенке тела и пищеварительной трубке. На поверхности туловища и хобота имеется множество кутикулярных чувствительных структур, такие как флоскули (чувствительные поры), тубули (кутикулярные трубочки) и скалиды, снабженные жгутиковыми рецепторами (рис. 22.32, В; см. рис. 22.28, В).

Мочеполовая система включает парные уrogenитальные каналы, объединяющие выделительные органы и органы размножения. Они располагаются в задней части тела и поддерживаются боковыми мезентериями (см. рис. 22.29, А). Уrogenитальный канал представляет собой объединение протонефридия канальца и гонады. Каждый протонефридий состоит из множества жгутиковых верхушечных клеток (соленоцитов), отделенных от гемоцеля базальной пластинкой. Каждый уrogenитальный канал открывается наружу через отверстие, расположенное на заднем конце туловища.

Приапулиды разнополые животные. У крупных видов оплодотворение наружное, у большинства мелких видов, вероятно, имеет место внутреннее оплодотворение. Для некоторых видов характерен половой диморфизм. Развитие изучено слабо. Яйца мелкие, богаты желтком, дробление полное, равномерное, протекает по радиальному типу (рис. 22.32, А, Б). Гастрю-

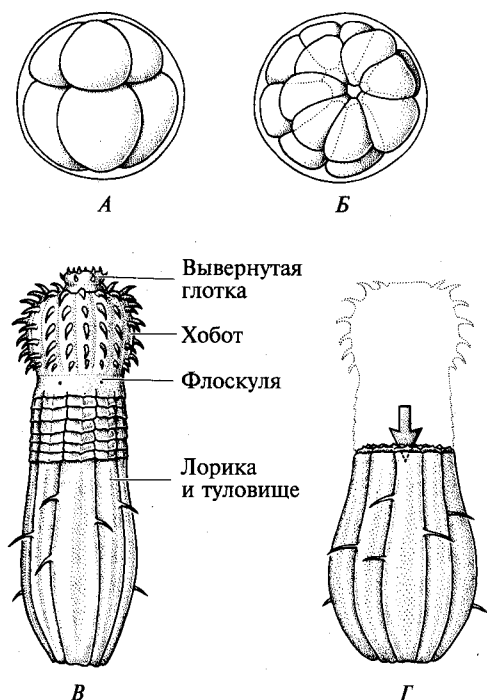


Рис. 22.32. Priapulida.

Отдельные наблюдения раннего развития приапуд (А и Б) указывают на то, что их дробление радиальное, полное и равномерное. Личинка (В и Г) уплощена в дорсовентральном направлении и имеет тонкую кутикулу туловища и лорику, внутрь которой втягивается хобот (А и Б перерисовано по Ginkine из Grassé)

ляция осуществляется путем врастания клеточной массы внутрь, из яиц выходит безресничная личинка на стадии стереогаструлы. Приапуды имеют бентосных личинок (см. рис. 22.32, В, Г). В большинстве случаев личинки уплощены в спинно-брюшном направлении. Морфологически личинки более однообразны, чем взрослые приапуды. Тело личинок подразделено на хобот и туловище. Туловище заключено в толстый кутикулярный панцирь — лорику. Хобот может втягиваться внутрь лорики. При метаморфозе лорика сбрасывается. У некоторых мелких видов развитие прямое.

РАЗНООБРАЗИЕ PRIAPULIDA

Priapulomorpha⁰: Макро- или мейобентосные черви с хвостовыми придатками. Оплодотворение наружное или внутреннее.

Priapulidae^F: Крупные формы. Имеют один или два хвостовых придатка. Политиридиум отсутствует. Нет полового диморфизма. Оплодотворение наружное. Сперматозоиды примитивные. *Acanthopriapululus*, *Priapulopsis*, *Priapululus*.

Tubiluchidae^F: Род *Tubiluchus*. Маленькие мейобентосные, интерстициальные формы. Один удлинённый хвостовой отросток. Туловище несет многочисленные чувствительные органы — тубулы. Между туловищем и хоботом имеется выраженный шейный участок. Один набор ретракторов. Глоточные зубы гребенчатые. Передняя кишка имеет политиридиум. Оплодотворение внутреннее, имеет место половой диморфизм.

Halicryptomorpha⁰: Крупные плотоядные формы. Хвостовые придатки отсутствуют. Оплодотворение наружное. Личинки мейобентосные.

Halicryptidae^F: Род *Halicryptus higginsii*. Самая большая приапудид до 39 см в длину.

Meiopriapulomorpha⁰: Мейобентосные, питаются детритом, размер менее 2 мм. Глотка без зубов и не способна выворачиваться. Политиридиум имеется. Живородящие, развитие прямое.

Meiopriapulidae^F: Род: *Meiopriapululus*.

Seticoronaria⁰: Маленькие менее 3 мм животные, питаются взвесью. Передние скалиды образуют корону перистых отростков вокруг рта. Глотка с гребенчатыми зубами, имеется несколько наборов ретракторов. На заднем конце тела вокруг

ануса есть кольцо крючьев. Хвостовые придатки отсутствуют.

Chaetostephanidae^F: Род: *Maccabeus*.

LORICIFERA^P

Лорициферы представляют собой небольшой таксон мельчайших (< 0,5 мм) интерстициальных морских животных, родственных приапулидам и киноринхам и имеющих общие с ними апоморфии. Их тело состоит приблизительно из 10 тыс. клеток, и по размерам они равны крупным ресничным простейшим. Лорициферы способны прочно прикрепляться к частицам субстрата, вот почему они ускользали от внимания исследователей до 1983 г., когда первый вид — *Nanaloricus mysticus* был открыт датским зоологом Р. М. Кристенсеном. С тех пор было найдено еще почти 100 видов, хотя большинство из них пока не описаны. Они широко распространены в осадках разных типов на различных глубинах от полярных районов до тропиков.

Поскольку лорициферы представляют собой мельчайших многоклеточных с низкими плотностями популяций в больших объемах песка или другого субстрата, они трудны для обнаружения и сбора. Лорициферы прикрепляются к субстрату так плотно, что могут быть удалены только быстрым погружением в пресную воду. Осмотический шок убивает животных и вызывает открепление от субстрата. Затем их выделяют из воды путем фильтрации на мелкочаеистом сите. К сожалению, при таком методе сбора в руки исследователей попадают только мертвые животные, поэтому до сих пор почти ничего не известно об их поведении, движении, питании, физиологии или развитии. Только од-

нажды личинку лорицифер удалось наблюдать в живом состоянии.

Тело лорицифер разделено на передний хобот и относительно крупное туловище, между которыми выделяется грудная область (рис. 22.33, А). На переднем конце хобота имеется выдвигающийся (а не выворачивающийся) ротовой конус. Хобот несет до 300 крупных скалид сложного строения, которые, как предполагается, выполняют сенсорные и локомоторные функции. Некоторые скалиды оснащены внутренними мышцами. Хобот может быть втянут в передний конец панциря. Около 30 ретракторов, собранных в две группы, обеспечивают вворачивание хобота, который выворачивается наружу под действием гидростатического давления.

Стенка тела состоит из эпидермиса, секретирующего хитиновую кутикулу, и отдельных мышечных клеток. Кутикула сильнее всего развита на пластинках туловищного панциря — лорики, где она состоит из трех слоев: склеротизированной эпикутикулы, интракутикулы и прокутикулы. В местах соединения пластинок лорики кутикула несклеротизированная и гибкая. Соединения пластинок кутикулы подвижные и несклеротизированные. Туловище лорицифер одето кутикулярным панцирем — лорикой, как у киноринхов. Лорика внешне похожа на кутикулярный панцирь коловраток, но у лорицифер кутикула — внеклеточная, в то время как у коловраток — внутриклеточная. Название этой группы — *Loricifera* означает «несущий панцирь». Панцирь состоит либо из шести (рис. 22.33, А), либо из 22 длинных, расположенных параллельно кутикулярных пластинок, которые могут быть склеротизированы в различной степени. Эпидермис представляет собой однослойный эпителий, отделенный от нижележащего отдела соединительной

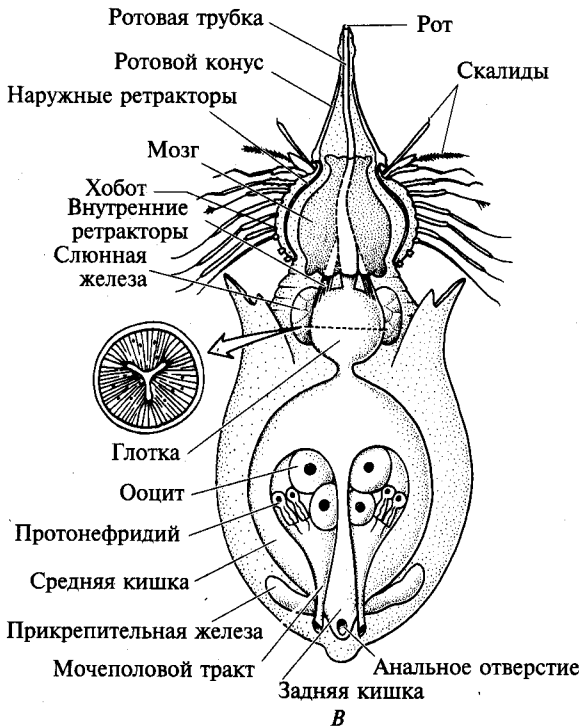
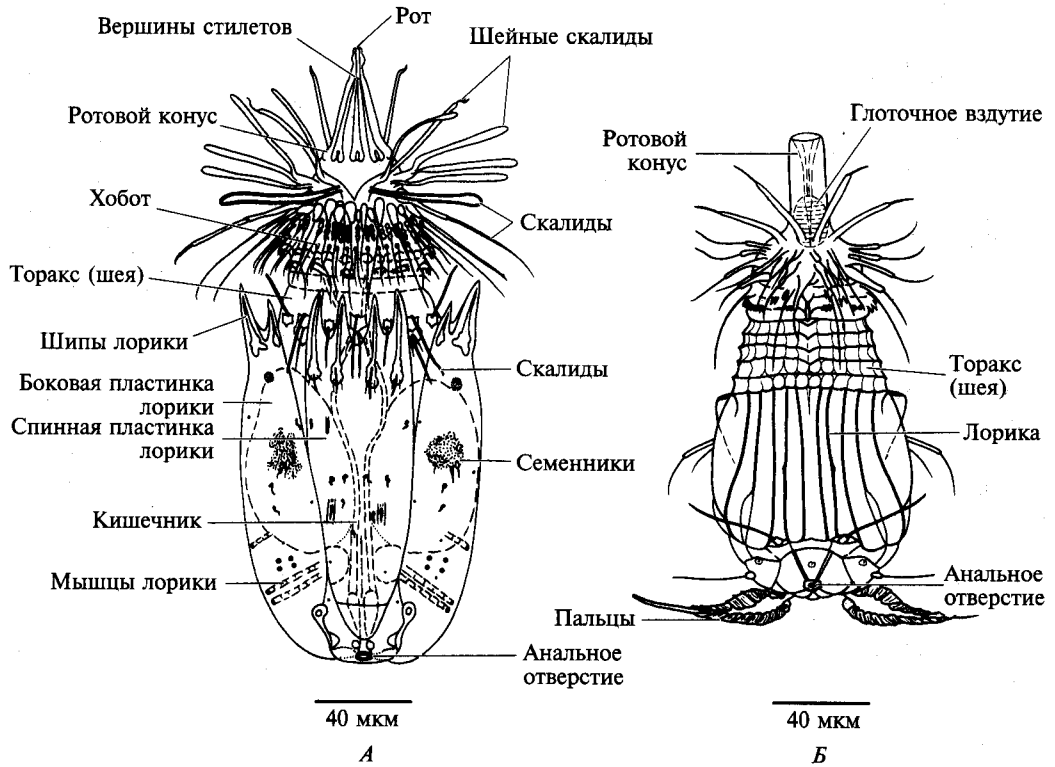


Рис. 22.33. Loricifera, анатомия лорицифер на примере наналорициды *Nanaloricus mysticus*:

А — взрослый самец; Б — хиггинсовская личинка; В — внутреннее строение взрослой особи; А—Б — вид со спинной стороны (показан поперечный срез эпителиально-мышечной глотки) (А и Б — из Kristensen R.M. 1983. Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 21: 163—180; В — изменено и переписано из Kristensen R.M. 1991. Loricifera In Harrison F.W. and Ruppert E.E. (Eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Wiley-Liss, New York. Pp. 334, 335)

ткани базальной пластинкой. Мышцы стенки тела находятся под базальной пластинкой и включают продольные волокна в комбинации с диагональными, спинно-брюшными или кольцевыми волокнами. Мышцы присутствуют скорее в виде отдельных сократимых волокон, чем сплошных слоев. Мышцы стенки тела и глотки поперечно-полосатые, в то время как некоторые другие, например мышцы-ретракторы, косо исчерченные.

Пищеварительный тракт состоит из выстланной кутикулой передней кишки, энтодермальной средней кишки и кутикуляризованной задней кишки. Рот находится на переднем конце ротового конуса (рис. 22.33, В). Он ведет в ротовую полость, которая переходит в луковичеобразную глотку, состоящую из эпителиально-мышечных клеток. Полость глотки трехлучевая на поперечном срезе (см. рис. 22.33). Объемистая средняя кишка с микровиллярным всасывающим гастродермисом образует большую часть кишечной трубки. Короткий одетый кутикулой пищевод соединяет глотку со средней кишкой. Задняя кишка (ректум) открывается наружу анусом, расположенным вблизи заднего конца тела. Мышечная всасывающая глотка и строение ротового конуса позволяют предполагать, что лорициферы — плотоядные организмы, высасывающие соки жертвы, но прямых наблюдений, подтверждающих это мнение, пока нет.

Нервная система остается в толще эпидермиса, но вместе с ним заглублена внутрь тела. Крупный трехкольцевой мозг заполняет большую часть объема хобота (см. рис. 22.33, В). Ганглионизированный передний мозг иннервирует скалиды и хоботок. Средний мозг представляет собой волокнистый нейропилъ без ганглиев. Задний мозг — кольцо, состоящее из

10 ганглиев, от которых отходят 10 продольных нервных тяжей. Два тяжа срединно-брюшной пары большего размера образуют двойной, ганглионизированный брюшной нервный тяж.

Лорициферы раздельнополые животные. У некоторых видов отмечен половой диморфизм, выражающийся в строении и расположении скалид. Половые и выделительные органы объединены в мочеполовую систему, как у приапулид. Гонады — это парные мешки, в состав которых входит герминативный эпителий (от которого происходят сперматоциты или ооциты. — *Примеч. ред.*) и протонефридии. Терминальные клетки протонефридиев представляют собой жгутиковые соленициты. Гаметы и моча высвобождаются в общий уrogenитальный тракт, который открывается вместе с анусом или вблизи него. Наличие семяприемников, которые были найдены у одного вида, позволяет предполагать внутреннее оплодотворение.

Эмбриональное развитие неизвестно. Из яйца выходит так называемая **хиггинсовская личинка**, похожая на взрослую особь (см. рис. 22.33, Б). Задний конец личинки несет парные придатки — пальцы. У некоторых видов (наналорициды) пальцы — это широкие лопасти, снабженные специальной мускулатурой. Возможно они используются для плавания. У других форм (плицилорициды) на кончиках тонких пальцев открываются крупные прикрепительные железы, секрет которых, вероятно, используется для прикрепления к субстрату.

РАЗНООБРАЗИЕ LORICIFERA

Pliciloricidae^F: Лорика слабо склеротизована, с 22 или более продольными пластинками, без передних

краевых шипов. Передняя кишка простая. Полового диморфизма нет. Анус и половое отверстие расположены вентрально. Пальцы трубчатые, прикрепительные. *Pliciloricus*, *Rugiloricus*.

Nanaloricidae^F: Лорика сильно склеротизирована, с шестью пластинками и 15 полыми передними краевыми шипами. Передняя кишка сложная. Имеет место половой диморфизм. Анус и половое отверстие расположены дорсально. Пальцы лопастевидные, плавательные. *Nanaloricus*.

KINORHYNCHA^P

Класс киноринхов объединяет приблизительно 150 описанных видов мелких морских многоклеточных животных, обитающих в поверхностном слое илистого грунта или в промежуточных пространствах между гранулами песка. Они были найдены от литоральной зоны до глубины нескольких сотен метров. Длина тела киноринхов обычно менее 1 мм. Короткое тело сплющено с брюшной стороны, как у гастротрих, но киноринхи не имеют локомоторных ресничек и, несмотря на отсутствие парных конечностей, внешне напоминают интерстициальных веслоногих рачков Naupacticoida, с которыми их иногда путают.

Отличительной чертой киноринхов является наличие метамерии в строении кутикулы, мускулатуры, эпидермальных желез и нервной системы. Тело разделено на 13 сегментов. (У киноринхов сегменты принято называть зонитами. — *Примеч. ред.*) Хобот обозначают как первый сегмент, шею как второй (рис. 22.34, А), остальные 11 составляют туловище, которое часто имеет трехгранную форму на поперечном срезе (рис. 22.34, Б).

Рот концевой и расположен, как и у других циклонейралий, на конце выдвигающегося ротового конуса (рис. 22.34, А). Ротовой конус киноринхов, в отличие от приапулид, не выворачивается, а выдвигается (рис. 22.34, В). Рот окружен кольцом из девяти кутикулярных **ротовых стилетов** (см. рис. 22.34, А). Сам хобот несет до 90 кутикулярных скалид, организованных в семь концентрических кругов вокруг хобота. Хобот может полностью вворачиваться внутрь шейного отдела или внутрь первого туловищного сегмента. Название «Kinorhyncha» означает «подвижный хобот». Набор кутикулярных пластинок, или плацид, на втором или третьем сегменте тела образует замыкательный аппарат при полностью ввернутом интрверте.

Тонкий однослойный клеточный эпидермис подстилает и выделяет кутикулу. Эпидермис содержит расположенные метамерно слизистые железы, которые открываются через специальные отверстия в кутикуле и выделяют на ее поверхности слой слизи. Хитиновая кутикула обычно толстая, склеротизированная и подвергается линьке по мере роста животного. Кутикула каждого зонита разделена на две или три склеротизированные пластинки: спинной тергит и один или два брюшных стернита (см. рис. 22.34, Б). Кутикула состоит из тонкой наружной эпикутикулы, средней склеротизированной интракутикулы и волокнистой прокутикулы. На четвертом зоните (часто только у самцов) могут присутствовать прикрепительные трубочки.

Мускулатура тела расположена под эпидермальной базальной пластинкой. Она состоит из метамерных пучков продольных, диагональных и дорсовентральных мышц, все они поперечно-полосатые, как у членистоногих. В теле кольцевые мышцы отсутствуют.

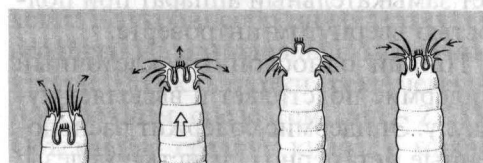
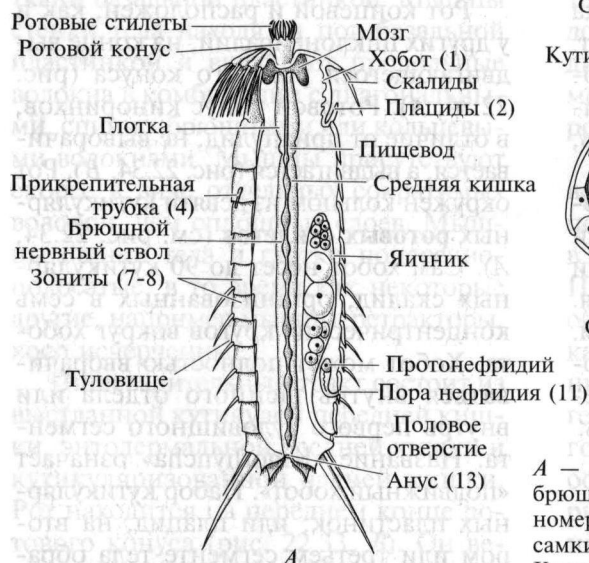


Рис. 22.34. Kinorhyncha:

А — обобщенная анатомия киноринха, вид с брюшной стороны. Номера в скобках обозначают номера зонитов; *Б* — поперечный срез туловища самки; *В* — выворачивание хобота и движение. Киноринхи продвигаются вперед сквозь осадок, когда хобот выворачивается и скалиды совершают движение назад. Когда хобот втянут, животное не двигается. Ротовой конус выдвигается и втягивается, но не выворачивается (*А* и *Б* — изменено и перепечатано из Kristensen R. M. and Higgins R. P. 1991. *Kinorhyncha*. In Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Wiley-Liss, New York. Pp. 378, 379)

ют, но они есть в ротовом конусе. Мышцы стенки тела прикреплены к внутренней поверхности кутикулярных пластинок с помощью такого же соединительного комплекса, как у других циклонейралиевых. Тонифиламенты тянутся через цитоплазму эпидермальных клеток от мускулатуры к кутикуле, к которой они присоединяются с помощью гемидесмосом. Передние края кутикулярных пластинок несут аподемы, как у членистоногих, и служат для прикрепления продольных мышц.

Редуцированный заполненный жидкостью гемоцель занимает пространство между стенкой тела и кишечной трубкой (см. рис. 22.34, *Б*). Он содержит амебocyты, которые могут занимать большую часть объема гемоцеля. Функция амебocyтов неизвестна. Имеется два набо-

ра мышц-ретракторов, сходных по расположению и функции с таковыми приапюлид (см. рис. 22.29, *А*). Они отходят от кутикулярных пластинок туловищных зонитов и пронизывают мозг. Сокращение этих мышц приводит к вворачиванию хобота. Его выворачивание происходит за счет сокращения мышц стенки тела (прежде всего, сокращением мощных дорсовентральных мышц. — *Примеч. ред.*), что приводит к повышению давления в гемоцеле. Киноринхи передвигаются в толще осадка путем попеременного выворачивания и вворачивания покрытого скалидами хобота. Тело животного продвигается вперед во время выворачивания хоботка и остается на месте при его вворачивании. При выворачивании хоботка скалиды разворачиваются и загибаются назад, чтобы толкать животное вперед

(см. рис. 22.34, В). Когда хоботок полностью выворачивается, ротовой конус, несущий конечный рот с окружающими его ротовыми стилетами, вонзается в грунт.

Внутриэпидермальная нервная система состоит из трехкольцевого мозга и брюшного нервного тяжа. Мозг широкий, в виде воротничка, окружающего переднюю часть глотки, как и у других циклопидей. Передний мозг иннервирует ротовой конус и скалиды хоботка. Восемь продольных нервов выходят из заднего мозга и иннервируют шею и туловище. Двойной брюшной нервный ствол тянется от мозга к заднему концу тела (см. рис. 22.34, А, Б). В каждом зоните на нем располагаются парные ганглии, связанные комиссурами. Чувствительные органы — это разнообразные кутикулярные образования, в том числе скалиды и флоскулы, содержащие жгутиковые рецепторные клетки. Некоторые виды имеют на передней части тела своеобразные (бесцветные. — *Примеч. ред.*) глазки, которые обладают чувствительностью к свету.

Киноринхи питаются диатомовыми водорослями, мелкими частицами органического детрита, или и тем и другим. Кишечный канал состоит из передней, средней и задней кишок. Передняя кишка выстлана кутикулой и состоит из ротовой полости, которая возможно выполняет функцию фильтра, сосущей глотки со стенками, состоящими из мезодермальных радиальных и кольцевых мышц, и короткого пищевода, который соединяется со средней кишкой. Средняя кишка выстлана всасывающим гастродермисом с микроворсинками. Снаружи она окружена кольцевыми и продольными мышцами. Средняя кишка ведет в короткую, выстланную кутикулой, заднюю кишку, которая открывается наружу

через анус, расположенный на конце 13-го сегмента. Физиология пищеварения у киноринх пока не изучена.

Два протонефридия, каждый из которых состоит из трех двужгутиковых терминальных клеток, лежат в гомоцеле. Их протоки открываются в нефридиопоры, расположенные на боковой поверхности 11-го сегмента. Репродуктивная и выделительная системы независимы друг от друга, в отличие от приапулид и лорицифер.

Киноринхи раздельнополы. Они имеют парные половые железы (см. рис. 22.34, А, Б). Каждая половая железа связана с внешней средой через половой проток, открывающийся половой порой между 12-м и 13-м сегментом. У самок есть семяприемники, что дает возможность предполагать внутреннее оплодотворение. Совокупление киноринхов наблюдать пока не удалось. У представителей двух родов самцы имеют особые парные пениальные копулятивные шипы, служащие для переноса сперматофоров. Развитие киноринхов не изучено. Известно только, что оно прямое и молодые особи выходят из яиц, имея 11 сегментов. В остальном молодые особи похожи на взрослых. В процессе роста молодые особи периодически линяют, после достижения взрослого состояния линьки прекращаются.

Киноринхи имеют много черт сходства с членистоногими, но до недавнего времени все они рассматривались как результат конвергенции. Изучение нуклеотидных последовательностей предполагает родство между членистоногими и циклопидеями в составе таксона Ecdysozoa. Членистоногие и киноринхи имеют сегментированное тело и линяющий хитиновый экзоскелет. Полость тела представляет собой гомоцель. У представителей обоих таксонов мышцы стенки тела поперечно-

полосатые. Продольные мышцы берут начало и заканчиваются на внутренних поверхностях кутикулярных пластинок у членистоногих и киноринхов, хотя в механизме прикрепления есть различия. Виды обоих таксонов имеют аподемы для улучшения механического крепления мышц, нервная система состоит из мозга, представляющего собой кольцо вокруг кишечного канала, брюшного нервного ствола с парными сегментными ганглиями, соединенными комиссурами.

РАЗНООБРАЗИЕ KINORHYNCHA

Cyclorhagida^C: Наиболее широко распространенный и разнообразный таксон киноринхов. Большинство имеют от 14 до 16 плацид в районе шеи. Туловище несет шипы, в поперечном срезе туловище округлое или треугольное. Обычные обитатели морского ила и песков приливно-отливной зоны. *Campyloderes*, *Cateria*, *Centroderes*, *Condyloderes*, *Echinoderes*, *Semnoderes*, *Sphenoderes*.

Homalorhagida^C: Киноринхи относительно крупных размеров (до 1 мм). Имеют от шести до восьми плацид в районе шеи. Туловище несет несколько шипов. На поперечном срезе тело отчетливо треугольное. Обычные представители фауны морских илов. *Kinorhynchus*, *Neocentrophyes*, *Paracentrophyes*, *Pycnophyes*.

ФИЛОГЕНИЯ CYCLONEURALIA

В настоящее время Cycloneuralia (в значительной степени предварительно) рассматривается как монофилетический таксон (рис. 22.35). Филогенетические отношения внутри

Cycloneuralia и их взаимоотношения с Panarthropoda в пределах Ecdysozoa пока остаются неясными.

Большинство зоологов согласны с тем, что Kinorhyncha, Loricifera и Priapulida образуют естественный таксон Cephalorhyncha. (Тип Cephalorhyncha впервые был выделен в 1980 г. российским зоологом В. В. Малаховым; см. Зоологический журнал. 1980. — Т. 59. — Вып. 4. — С. 485—499. — *Примеч. ред.*) Это мнение подтверждено многочисленными морфологическими и молекулярными доказательствами. В то же время многие зоологи ставят под сомнение сестринские отношения между Nematoda и Nematomorpha и включение Gastrotricha в Cycloneuralia. В отличие от других Cycloneuralia гастротрихи имеют локомоторные реснички, не способны линять, обладают гермафродитной половой системой и не имеют хобота. Все это наводит на мысль, что гастротрихи не входят в Cycloneuralia. Остающиеся пять таксонов составляют группу Introverta, которые в рамках гипотезы о единстве Cycloneuralia являются сестринским таксоном по отношению к Gastrotricha и характеризуются отсутствием локомоторных ресничек и способностью к линьке.

Если Ecdysozoa принимается как таксон, состоящий из Panarthropoda и Cycloneuralia как сестринских таксонов, то принадлежность Gastrotricha к Cycloneuralia становится сомнительной (в противном случае нам пришлось бы допустить, что гастротрихи потеряли способность к линьке и заново развили локомоторные реснички). Зоологи, которые признают единство Ecdysozoa, обычно отделяют Gastrotricha от остальных Cycloneuralia и полагают, что гастротрихи обособились от ствола экзувальных еще до появления способности к линьке и до потери локомоторных ресничек.

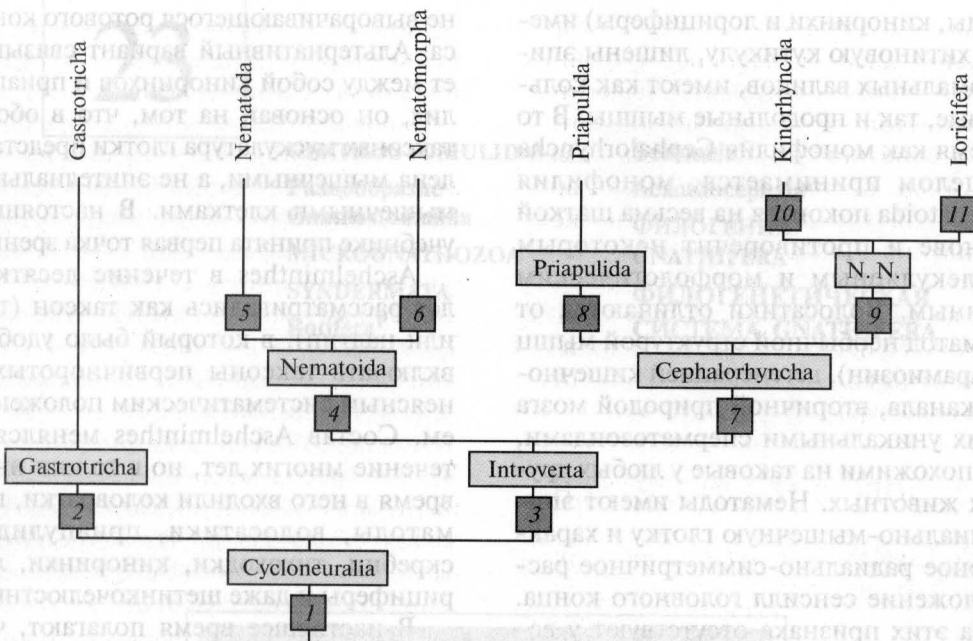


Рис. 22.35. Филогения *Cycloneuralia*, основанная на морфологических признаках:

1 — **Cycloneuralia**: имеют передний концевой рот; трехлучевую сосущую глотку; трехкольцевой мозг с продольными нервными стволами; 2 — **Gastrotricha**: многослойная кутикула, эпителиально-мышечная глотка, гермафродиты; 3 — **Introverta**: имеют хобот, способны линять, локомоторные реснички утрачены; 4 — **Nematoida**: кутикула содержит collagen без микроворсинок; имеются продольные эпидермальные валики; кольцевая мускулатура утрачена; 5 — **Nematoda**: сенсиллы на переднем конце тела расположены в три круга: 6 — в первом, 6 — во втором, 4 — в третьем; большинство имеют парные амфиды; эпителиально-мышечная глотка; 6 — **Nematomorpha**: взрослые особи имеют рудиментарный кишечный канал; 7 — **Cephalorhyncha**: кутикула содержит хитин; имеют два круга ретракторов, которые проникают в мозг; на хоботе имеются хитиновые скалиды; есть чувствительные флоскули; 8 — **Priapulida**: имеется обширный гемоцель; 9 — **N.N.**: неврочащающийся ротовой конус с кутикулярными гребенчатыми зубами и стилетами; 10 — **Kinorhyncha**: тело сегментированное; 11 — **Loricifera**: скалиды с мышцами, эпителиально-мышечная глотка (изменено из Nielsen C. 2001. *Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. 563 pp.)

Передний вытягивающийся отдел тела — хобот — является определяющей апоморфией *Introverta*. Хобот имеется у нескольких видов каждого крупного таксона внутри *Introverta* (хотя среди нематод похожее образование имеется только у представителей одного рода *Kinonchulus*). Гипотеза о единстве *Cycloneuralia* требует допущения, что хобот был представлен у предков нематод, но затем был утерян почти всеми потомками за исключением *Kinonchulus* (такое предположение многие

зоологи находят крайне маловероятным).

В рамках этой гипотезы предполагается, что от имеющих хобот предков произошли два монофилетических таксона. Представители *Nematoida* (нематоды и волосатики) имеют коллагеновую кутикулу без микроворсинок, продольные эпидермальные валы, лишены кольцевых мышц и обладают удлинённой червеобразной формой тела. Представители сестринского таксона *Cephalorhyncha* (приапу-

лиды, киноринхи и лорициферы) имеют хитиновую кутикулу, лишены эпидермальных валиков, имеют как кольцевые, так и продольные мышцы. В то время как монофилия *Cephalorhyncha* в целом принимается, монофилия *Nematoida* покоится на весьма шаткой основе и противоречит некоторым молекулярным и морфологическим данным. Волосатики отличаются от нематод необычной структурой мышц (парамиозин), дегенерацией кишечного канала, вторичной природой мозга и их уникальными сперматозоидами, не похожими на таковые у любых других животных. Нематоды имеют эпителиально-мышечную глотку и характерное радиально-симметричное расположение сенсилл головного конца. Оба этих признака отсутствуют у волосатиков. Почти все нематоды лишены хобота, вместо него имеется специализированная сосущая глотка, используемая для питания. Волосатики сохранили мезодермальную глотку предков, а у личинок имеется хобот.

Три таксона цефалоринхов объединены многочисленными синапоморфами, включая хитиновую кутикулу и круги чувствительных и двигательных скалид на хоботе. Они имеют уникальные чувствительные флоскули, иннервируемые жгутиковыми сенсорными клетками. Два набора мышц-ретракторов тянутся от стенки тела к эпидермису ротовой области, проходя при этом через мозг (через посредство особых клеток-таницитов). Некоторые зоологи включают *Nematomorpha* в *Cephalorhyncha*.

Родственные связи внутри *Cephalorhyncha*, однако, менее определенные. Иногда *Kinorhyncha* и *Loricifera* считаются сестринскими таксонами на основании наличия втягивающегося, но

не выворачивающегося ротового конуса. Альтернативный вариант связывает между собой киноринхов и приапулид, он основан на том, что в обоих таксонах мускулатура глотки представлена мышечными, а не эпителиально-мышечными клетками. В настоящем учебнике принята первая точка зрения.

Aschelminthes в течение десятков лет рассматривались как таксон (тип или надтип), в который было удобно включать таксоны первичноротых с неясным систематическим положением. Состав *Aschelminthes* менялся в течение многих лет, но в то или иное время в него входили коловратки, нематоды, волосатики, приапиды, скребни, тихоходки, киноринхи, лорициферы и даже щетинкочелюстные.

В настоящее время полагают, что этот таксон полифилетический и входящие в него группы должны быть помещены в какие-то другие таксоны. *Tardigrada* отнесены к *Panarthropoda*; *Gnathostomulida*, *Rotifera* и *Acanthocephala* образовали новый таксон *Gnathifera*; а *Gastrotricha*, *Nematoda*, *Nematomorpha*, *Priapulida*, *Kinorhyncha* и *Loricifera* составляют *Cycloneuralia*. Тем не менее проблема *Aschelminthes* все еще не может считаться решенной в такой степени, чтобы это удовлетворяло всех исследователей.

Филогенетическая система *Cycloneuralia*

```

Cycloneuralia
  Gastrotricha
  Introverta
    Nematoida
      Nematoda
      Nematomorpha
    Cephalorhyncha
      Priapulida
      N.N.
        Kinorhyncha
        Loricifera
  
```


ГЛАВА

23

GNATHOSTOMULIDA^P

Разнообразие
Gnathostomulida

MICROGNATHOZOOA

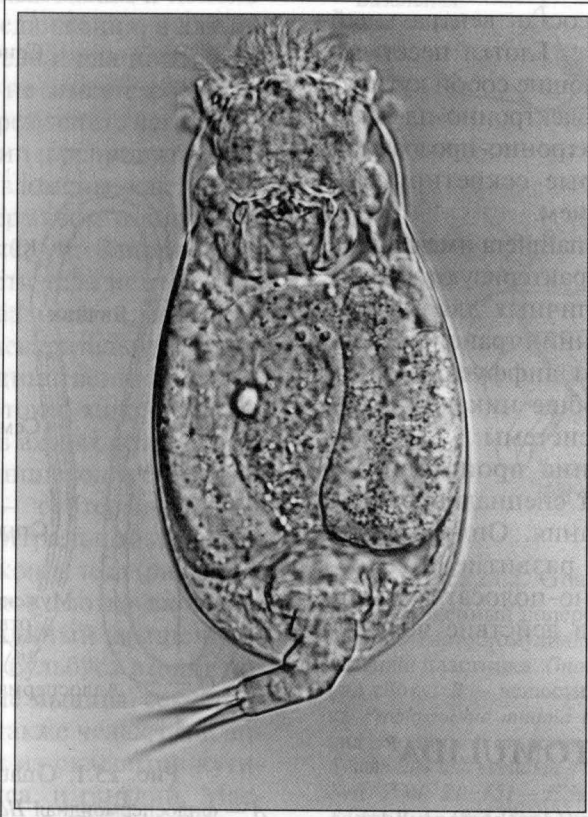
SYNDERMATA

Rotifera^PSeisonida^CAcanthocephala^P

ФИЛОГЕНИЯ

GNATHIFERA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СИСТЕМА GNATHIFERA



Предполагают, что Gnathostomulida, Rotifera, Seisonida, Acanthocephala и недавно открытые Micrognathozoa произошли от предков со сложной глоткой, отличающейся уникальным кутикулярным челюстным аппаратом. Прежде эти таксоны обычно рассматривались как группы, близкие к плоским червям, кольчатым червям или к первично-полостным червям. В настоящее время распространено мнение, что они образуют монофилетичный таксон, который получил название Gnathifera. У представителей этих таксонов глотка, когда она есть, включает в свой состав вентральный мышечный бульбус. Глотка несет челюсти, представляющие собой кутикулярные выросты с электронно-плотной сердцевинной и электронно-прозрачной оболочкой, которые секретируются глоточным эпителием.

Большинство Gnathifera имеют длину менее 1 мм и характеризуются комплексом черт, типичных для мелких животных. Внутренний транспорт осуществляется путем диффузии, у них нет сердца (и вообще никаких сосудов кровеносной системы). — *Примеч. ред.*). Передвижение происходит за счет ресничек, нет специализированных органов дыхания. Оплодотворение внутреннее, развитие прямое. Имеются поперечно-полосатые мышцы, приводящие в действие челюстной аппарат.

GNATHOSTOMULIDA^Р

Гнатостомулиды (Gnathostomulida) — небольшой таксон миниатюрных червей, обитающих между песчинками

в мелкозернистых морских песках, особенно там, где кислорода мало или вовсе нет и высока концентрация сероводорода. Gnathostomulida были открыты в 1956 г., и с тех пор обнаружено более 80 видов, распространенных по всему свету, особенно вдоль восточного побережья Северной Америки.

Гнатостомулиды могут достигать в длину почти 4 мм, но большинство видов имеют длину тела 0,5—1 мм и 50 мкм в диаметре. Форма тела удлинённая, а некоторые виды нитевидные (рис. 23.1, А). Цилиндрическое тело несет голову, отделенную от тулови-

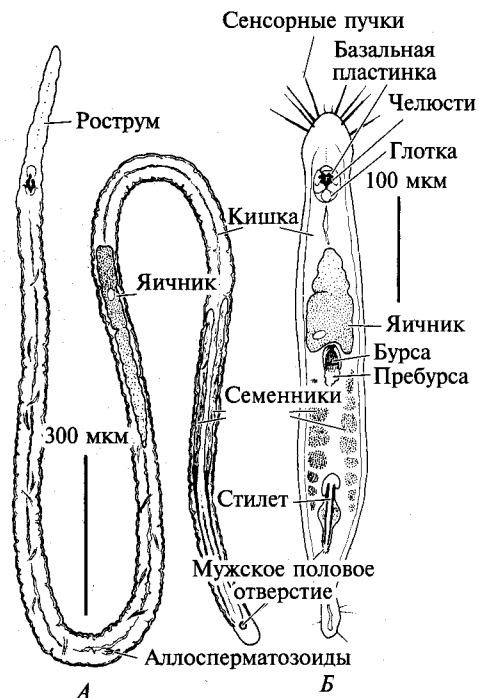


Рис. 23.1. Gnathostomulida:

А — филоспермоидная *Haplognathia simplex*; Б — бурсовагиноидная *Gnathostomula jenneri* (из Sierrer W. 1972. Systematics and evolution within the Gnathostomulida. Syst. Zool. 21: 151—173)

ща слегка сжатой шеей. У некоторых голова оттянута вперед, в виде подвижного чувствительного роострума. Туловище сзади утончается в хвост.

Эпидермис лишен кутикулы, а его клетки одноклеточные, хотя остальные Gnathifera имеют многослойный эпителий. Тонкая базальная пластинка подстилает эпидермис, некоторые эпидермальные клетки выделяют слизь. Синхронное биение ресничек эпидермиса обеспечивает скользящее ресничное движение. Мускулатура стенки тела, состоящая из поперечно-полосатых мышечных клеток, лежит под базальной пластинкой эпидермиса (рис. 23.2, А). Она состоит из чехла слабых внешних кольцевых волокон и трех пар продольных мышц и используется не для передвижения, а для изменения длины тела и для поворотов. Gnathostomulida не имеют соединительной ткани, в результате чего мышцы, протонефридии и репродуктивные органы попросту вложены, как в сэндвич, между эпидермисом и кишечником (см. рис. 23.2, А). Заполненной жидкостью полости тела нет.

Gnathostomulida имеют слепо оканчивающийся пищеварительный тракт, образованный единственным слоем нересничных клеток с микроворсинками. В его состав входят рот, ротовая полость, глотка, пищевод и собственно кишка. Рот — субтерминальное отверстие на вентральной стороне вблизи переднего конца тела (рис. 23.3). Сдавленная с боков глотка включает сложный вентральный мышечный бульбус. В состав бульбуса входят поперечно-полосатые мышцы, секреторный эпителий, а также челюстной аппарат, состоящий из склеритов кутикулярного **мастакса**, и ганглий. Мастакс состоит из гребенчатой **базальной пластинки** на вентральной губе позади рта и несущих зубы челюстей

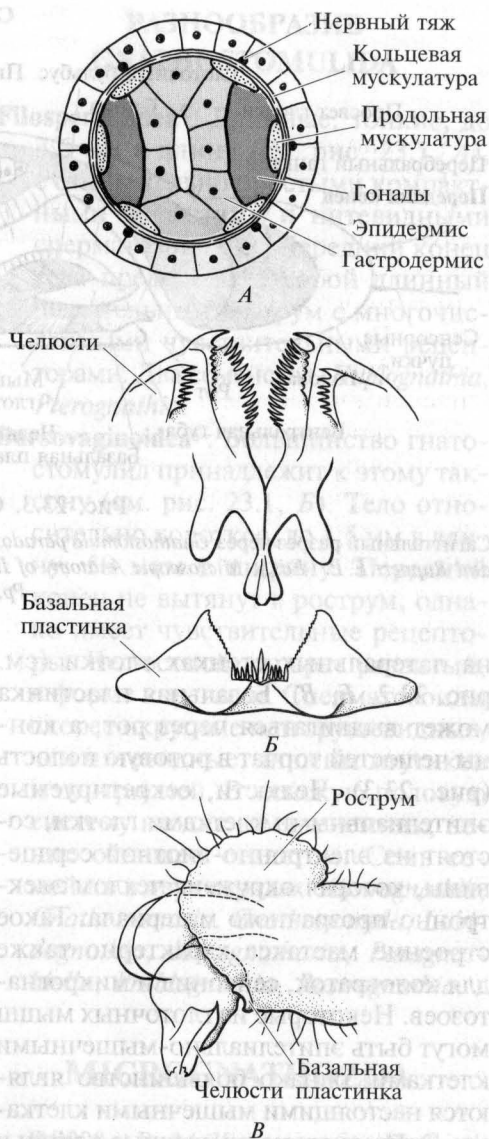


Рис. 23.2. Gnathostomulida:

А — упрощенный поперечный разрез через туловище гнатостомулиды; Б — челюсти и базальная пластинка *Gnathostomula mediterranea*, вид сбоку; В — челюсти и базальная пластинка *Probognathia minima* в положении питания, вид со спинной стороны (Б — из Sterrer W. 1972. *Systematics and evolution within the Gnathostomulida*. Syst. Zool. 21: 151—173; В — из Sterrer W. and Farris R.A. 1975. *Probognathia minima* n.g., n.sp. A representative of a new family of Gnathostomulida, Probognathiidae n. fam. from Bermuda. Trans. Am. Microsc. Soc. 94: 357—367)

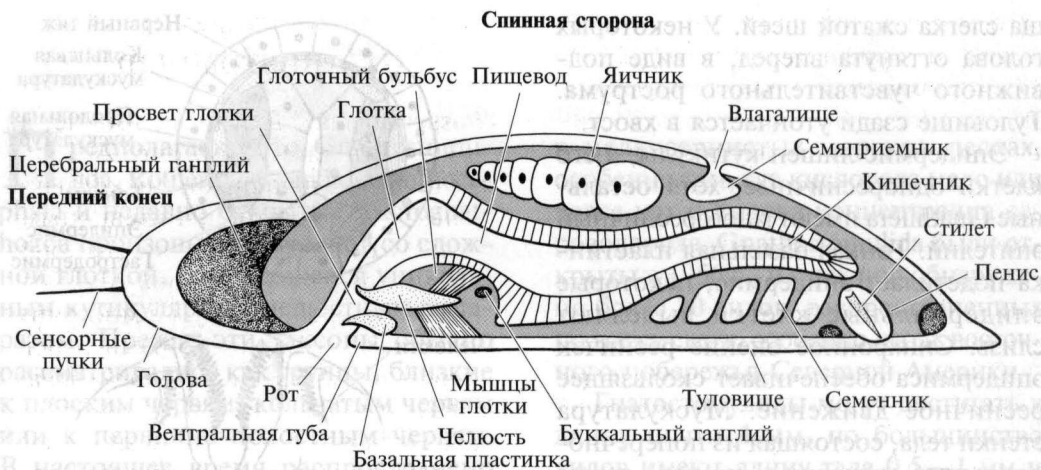


Рис. 23.3. Gnathostomulida.

Сагиттальный разрез через *Gnathostomula paradoxa* (из Lammert V. 1991. *Gnathostomulida*. B Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 4. Aschelminthes. Wiley-Liss, New York. Pp. 19—39)

на латеральных стенках глотки (см. рис. 23.2, Б, В). Базальная пластинка может выдвигаться через рот, а концы челюстей торчат в ротовую полость (рис. 23.3). Челюсти, секретируемые эпителиальными клетками глотки, состоят из электронно-плотной сердцевины, которая окружена чехлом электронно-прозрачного материала. Такое строение мастакса характерно также для коловраток, сейсонид и микрогнатозоев. Некоторые из глоточных мышц могут быть эпителиально-мышечными клетками, однако большинство являются настоящими мышечными клетками. Эпителиально-мышечные клетки и миоциты находятся с двух противоположных сторон базальной мембраны эпителия глотки. Один вид — *Agnathiella beckeri* не имеет челюстей.

Оставшаяся часть пищеварительного тракта состоит из переднего пищевода и большого заднего кишечника. Анального отверстия нет, но у некоторых видов на заднем конце кишечника имеется специализированная структура, в состав которой входят контак-

тирующие между собой по принципу интердигитации (выросты одной клетки входят в выемки другой) клеток эпидермиса и гастродермиса без прослойки разделяющей их в других местах базальной мембраны. Функция этого органа достоверно не известна, но он может оказаться временным, периодически действующим анальным отверстием (или же рудиментарным анусом). Пищей, вероятно, служат бактерии и грибы, которые соскабливаются с субстрата при помощи базальной пластинки мастакса и направляются в пищеварительный тракт движениями челюстей (см. рис. 23.2, В).

От двух до пяти пар протонефридиев расположены сериями продольно по сторонам тела. Каждый протонефридий состоит из одностерильной терминальной клетки с микроворсинками, канальной клетки и поровой клетки на поверхности тела. Каждый протонефридий имеет свой собственный проток наружу.

Интраэпидермальная нервная система состоит из переднего церебраль-

ного ганглия, расположенного дорсально от кишечника (см. рис. 23.3), буккального ганглия, иннервирующего глоточный бульбус (вентрально от кишечника) и от одной до трех пар продольных тяжей. Церебральный и буккальный ганглии соединены парой коннектив, проходящих вокруг кишечника. Еще есть ганглий, обслуживающий пенис, и каудальный ганглий, иннервирующий задний конец тела. Сенсорные органы — ресничные ямки и сенсорные пучки, которые особенно развиты на голове. **Сенсорные пучки** представляют собой плотные, напоминающие щетинки, пучки ресничек.

Гнатостомулиды — гермафродиты. Женская половая система обычно состоит из одиночного дорсального яичника и связанного с ним семяприемника, предназначенного для сохранения спермы, полученной от другой особи. У некоторых видов имеется влагалище. Мужская половая система состоит из одного или двух семенников на заднем конце и пениса, который у некоторых видов несет затвердевший стилет, составленный несколькими внутриклеточными палочками. Мужской гонопор находится на заднем конце. Копуляция не наблюдалась, но предполагается, что перенос одножгутиковых или безжгутиковых сперматозоидов происходит посредством импрегнации спермы, когда мужской гонопор контактирует с покровами партнера, либо через впрыскивание спермы во влагалище. В кладке — единственное яйцо диаметром 50 мкм, имеющее огромные размеры по отношению к телу гнатостомулиды, но маленького в сравнении с яйцами других животных. Яйцо выходит через разрыв в стенке тела (который вскоре затягивается) и приклеивается к субстрату. Дробление спиральное, а развитие прямое.

РАЗНООБРАЗИЕ GNATHOSTOMULIDA

Filospermoidea^C: Длинные, тонкие, до 3,5 мм в длину (см. рис. 23.1, А), с относительно простыми компактными челюстями и нитевидными сперматозоидами. Передний конец тела представляет собой длинный осязательный рострум с многочисленными чувствительными рецепторами. Два семейства. *Haplognathia*, *Pterognathia*.

Bursovaginoidea^C: Большинство гнатостомулид принадлежит к этому таксону (см. рис. 23.1, Б). Тело относительно короткое, до 1,5 мм в длину, 50 мкм в ширину. Передний конец не вытянут в рострум, однако имеет чувствительные рецепторы. Челюстной аппарат развитый, в форме корзинки. Сперматозоиды скорее округлые или грушевидные, чем нитевидные, лишены жгутиков и центриолей. В женскую половую систему входит семяприемник; пенис оснащен стилетом. Семь семейств в двух отрядах. *Austrognathia*, *Gnathostomaria*, *Gnathostomula*, *Labiognathia*, *Mesognatharia*, *Paragnathiella*, *Probognathia*, *Rastrogathia*.

MICROGNATHOZOA

В 2000 г. Р.-М. Кристенсен и П. Фанч описали Micrognathozoa как новый класс, найденный в подушках мха в холодном пресном источнике на о. Диско-Айленд, у побережья Гренландии, на 70° северной широты. Авторы не придали новому таксону статус типа, несмотря на то что они поместили его в Gnathifera (см. рис. 23.26). Micrognathozoa представляет интерес строением челюстного аппарата глотки схожим с таковым у гнатостомулид

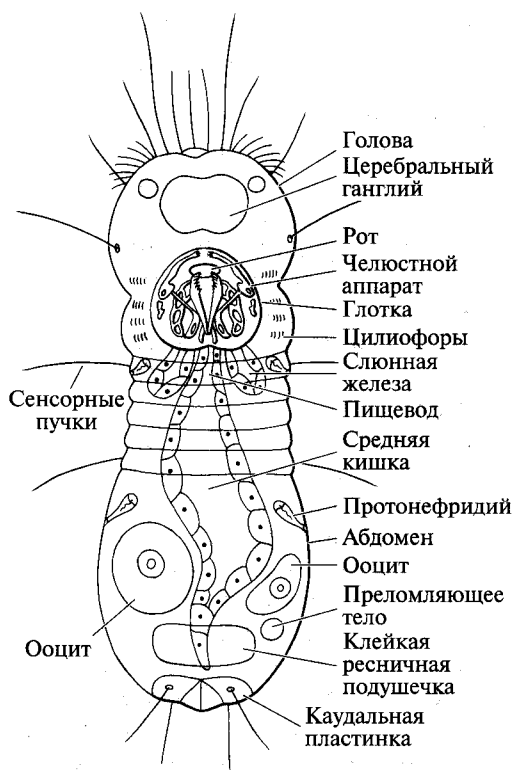


Рис. 23.4. Micrognathozoa. Вид с брюшной стороны *Limnognathia maerski*.

На рисунке показаны особенности внутреннего и внешнего строения (из Kristensen R. M. and Funch P. 2000. Micrognathozoa: A new class with complicated jaws like those of Rotifera and Gnathostomulida. *J. Morphol.* 246: 1—49, and Harrison F. W. 2000. A note from the editor. *J. Morphol.* 246: 50—52)

и у моногононтных коловраток, что поддерживает гипотезу о родстве этих таксонов. Сейчас известен только один вид, *Limnognathia maerski*, живущий на мхах как эпифит.

Micrognathozoa — билатерально-симметричные животные микроскопических размеров, достигающие в длину до 150 мкм. Их тело подразделяется на короткую голову, складчатый торакс и абдомен (рис. 23.4). Эпидермис клеточный как у гнатостомулид и отличается от синцитиального эпидермиса остальных Gnathifera. В действи-

тельности у Micrognathozoa ни одна ткань не является синцитиальной, хотя эпидермис характеризуется эутелией. Имеются многоресничные и одноресничные эпидермальные клетки. Эпидермис на дорсальной и латеральных сторонах лишен ресничек и несет **внутриклеточный панцирь** из цитоскелетных пластинок. Пластины образованы прозрачным двойным слоем внутриклеточного матрикса. Перекрывающиеся латеральные пластинки образуют складки на тораксе, напоминающие мехи аккордеона.

Вентральный эпидермис несет хорошо развитые сложные реснички. Они отходят от клеток — **цилиофоров**, которые несут жесткие сложные реснички. Четыре пары цилиофоров лежат около рта (см. рис. 23.4), а два длинных ряда из 18 пар цилиофоров тянутся вдоль туловища. Это главные органы движения, и синхронное биеение их ресничек используется при ползании и плавании. Задневентральная ресничная **прикрепительная подушечка** состоит из 10 цилиофоров. Связанные с ней железистые клетки продуцируют секрет, который, судя по наблюдениям за живыми организмами, обладает клейкими свойствами.

Слепо оканчивающийся пищеварительный тракт состоит из вентрального рта, глотки, пищевода и средней кишки. Рот, окруженный кутикулярной ротовой пластинкой, открывается в мускульную глотку, покрытую кутикулой (см. рис. 23.4). Глотка такая же, как и у гнатостомулид, и состоит из мускульного бульбуса и кутикулярных челюстей, эпидермальных клеток, секреторирующих челюсти и кутикулярную выстилку, поперечно исчерченных мышц, нервной системы и чувствительных клеток. Усложненный кутикулярный челюстной аппарат (массив) состоит из девяти парных и од-

ного непарного внеклеточных склеритов. Склериты мастакса образованы внутренней электронно-плотной сердцевиной, окруженной электронно-прозрачным чехлом, как у челюстноротых и коловраток. Челюсти могут выдвигаться изо рта и использоваться для захвата пищевых частиц. Наблюдалось, как *Limnognathia* собирает и раздавливает отдельные диатомовые челюстями. Нет доказательств, что кутикулярные части заменяются по мере изнашивания; в действительности не похоже, чтобы взрослые эпидермальные клетки были бы способны выделить новую кутикулу. Челюсти, по-видимому, секретируются во время развития, и этот процесс не повторяется. Челюстной аппарат Micrognathozoa устроен гораздо сложнее, чем у коловраток.

Короткий пищевод соединяет глотку с большой средней кишкой энтодермального происхождения (см. рис. 23.4). Две слюнные железы, открывающиеся в среднюю кишку, вероятно выделяют пищеварительные ферменты. Кутикуляризованной задней кишки нет. Средняя кишка истончается позади и оканчивается слепо у дорсальной анальной пластинки. Самые задние клетки средней кишки контактируют с нижележащими эпидермальными клетками (по принципу интердигитации), с ними связана пара маленьких мышц. Этот комплекс, вероятно, играет роль периодически функционирующего анального отверстия (подобная система обнаружена у гнатостомулид). Дефекацию наблюдать не удалось.

Мускулатура состоит из мышц глотки, которые приводят в действие челюсти, и соматических мышц. Соматическая мускулатура состоит из небольшого числа продольных клеток и нескольких дорсовентральных клеток.

Мельчайшие волокна продольных мышц тянутся между смежными дорсолатеральными эпидермальными пластинками, обеспечивая сокращения торакса. Кольцевых мышц нет. Мышцы глотки поперечно исчерченные, в то время как соматические мышцы косо исчерченные, по-видимому, и те и другие имеют мезодермальное происхождение. Мышцы глотки прикрепляются к кутикулярным склеритам мастакса посредством филаментов, проходящих через клетки глоточного эпидермиса. Соматические мышцы прикрепляются к внутриклеточной пластине дорсолатерального эпителия, но не непосредственно, а через цитоплазму эпидермальной клетки.

Две пары протонефридиев, располагающихся латерально в тораксе и абдомене, служат, вероятно, для осморегуляции. Каждый протонефридий состоит из четырех терминальных клеток, двух клеток протоков и клетки нефридиопора. Все семь клеток являются одноклеточными.

Нервная система включает крупный церебральный ганглий в голове и пару вентролатеральных нервных тяжей. В бульбусе глотки имеются буккальные нервы, но буккальные ганглии не выявлены. Пара ганглиев находится в грудном отделе и одиночный каудальный ганглий — на заднем конце тела. Неизвестно, является ли церебральный ганглий интра- или субэпидермальным, но похоже, что нервные тяжи — субэпидермальные. Сенсорные пучки, подобные тем, что находятся на голове у гнатостомулид, располагаются парами по всему телу, однако наиболее многочисленны на голове.

Мужские особи обнаружены не были, и *Limnognathia*, вероятно, размножается партеногенетически, одна-

ко возможен гермафродитизм или существование не открытых еще карликовых самцов. Самки имеют парные яичники, состоящие из одних только ооцитов. Ни яйцевод, ни гонопор обнаружены не были. Желточники отсутствуют, и желток синтезируется в ооците. Ооциты созревают по одному и очень велики по отношению к размерам тела животного. Рядом с яичником располагаются два светопреломляющих тельца, функции которых не известны. Дробление яйца наблюдать не удалось. Развитие прямое.

SYNDERMATA

В группу Syndermata входит три таксона (Rotifera, Seisonida и Acanthocephala), которые прежде помещали в крупную, вероятно, полифилетичную группу Aschelminthes. Сейчас они входят в состав Gnathifera. Три упомянутых таксона, несмотря на внешнюю несхожесть, обладают общими чертами на морфологическом и молекулярном уровне и, как предполагается, образуют монофилетичный таксон Syndermata (см. рис. 23.26). Syndermata характеризуются синцитиальным эпидермисом, который содержит в своей цитоплазме скелет, известный как **интерстициальная пластинка**. Этот скелет не подвергается линьке, что резко отличает его от внеклеточной, секретуемой кутикулы Arthropoda и Cycloneuralia. Кроме того, передний конец тела может втягиваться и выпячиваться. Движения требуют присутствия заполненного жидкостью гемоцеля для того, чтобы обеспечить выпячивания головного конца.

Синцитиальные ткани формируются из нормальных клеточных тканей во время развития. Соседние клетки сливаются, формируя непрерывный

слой цитоплазмы. Так, латеральное слияние клеток приводит к возникновению единой многоядерной «супер-клетки», или синцития. Синцитиальный эпителий представляет непрерывный цитоплазматический слой, который формирует эффективный барьер, обеспечивающий регулируемое проведение веществ. Синцитиальный эпителий может также предоставлять определенные структурные преимущества, например, у Syndermata. У представителей данного таксона скелет — это протяженная пластинка *внутри* цитоплазмы синцитиального эпителия. Такая структура была бы невозможной, если цитоплазма оставалась разбитой на отдельные клетки. Синцитиальный эпителий встречается и у других неродственных друг другу таксонов, таких, например, как плоские черви и губки.

Syndermata включают три таксона: Rotifera (с двумя группами Monogononta и Bdelloidea), Seisonida и Acanthocephala, однако эволюционные отношения между ними не ясны. В некоторых современных классификациях скребни (Acanthocephala) рассматриваются как вторичные коловратки. В данном учебнике Monogononta и Bdelloidea рассматриваются как Rotifera, при этом Acanthocephala и Rotifera являются сестринскими таксонами, а Seisonida представляет собой таксон, сестринский по отношению к Acanthocephala и Rotifera. Впрочем, и другие классификации, использующие доступные в настоящее время признаки, имеют равное право на существование.

ROTIFERA^P

Коловратки — это группа микроскопических многоклеточных, которые обыкновенны в пресноводных

биотопах, таких, как озера и ручьи, и наземных местообитаниях, как, например, пленка воды, покрывающая мхи и частицы почвы. Некоторые коловратки найдены в море. Хотя большинство коловраток относится к бентосным формам, относительно небольшое количество планктонных видов имеет столь высокую численность, что они являются одним из трех наиболее важных таксонов многоклеточных в пресноводных планктонных сообществах. Несмотря на то что всего лишь около 50 видов коловраток обитает исключительно в морских водах, значение таких видов, как *Synchaeta*, велико в круговороте в морских экосистемах. В пресноводных системах коловратки обычно достигают плотности от 200 до

1000 особей/л, а порой и гораздо большей. Почвенные коловратки могут достигать плотности 2 млн особей/м² и играть важную роль в круговороте веществ в почвенных сообществах. Описано почти 2000 видов коловраток, и многие из них имеют всесветное распространение.

Длина большинства коловраток составляет от 0,1 до 1 мм (т.е. они лишь ненамного крупнее, чем ресничные простейшие, а некоторые — мельче). Коловратки обладают выраженной билатеральной симметрией, а их полость тела представляет собой гемоцель. Тело коловраток состоит примерно из 1000 клеток; организм в целом и отдельные системы органов характеризуются эутелией. Коловратки

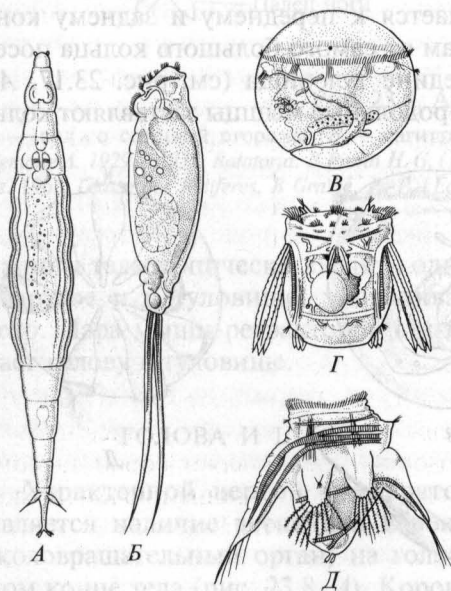


Рис. 23.5. Представители коловраток:

А — бделлоидная коловратка *Dissotrocha*; Б—Д — моногононтная коловратка: Б — *Monomata*, В—Д — планктонные коловратки: В — *Trochosphaera*, Г — *Polyarthra*; Д — *Hexarthra* (А — из Donner J. 1966. Rotifers. Frederick Warne & Co., Ltd., London. P. 61; Б—Д — из Ruttnер-Kolisko A. 1974. Plankton Rotifers. B Elster H.-J. and Ohle W. (Eds.): Die Binnengewässer 26 (Suppl.): 1-146)

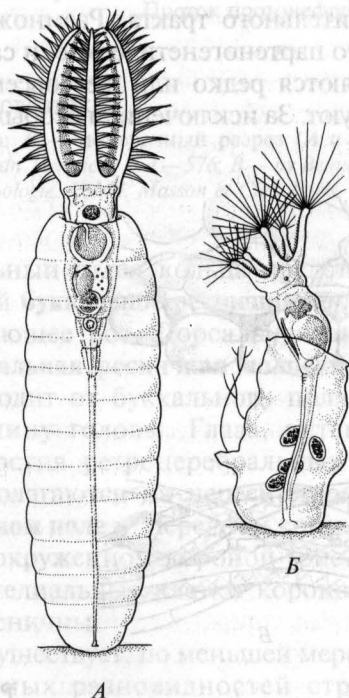


Рис. 23.6. Сидячие коловратки:

А — *Stephanoceros*; Б — *Collotheca* (неперисовано из Ruttnер-Kolisko A. 1974. Plankton Rotifers. B Elster H.-J. and Ohle W. (Eds.): Die Binnengewässer 26 (Suppl.): 1-146)

выходят из яйца, имея постоянное и видоспецифичное число клеток или ядер, и оно не увеличивается по мере роста. Коловратка *Epiphanes senta*, например, имеет 958 ядер. Значительная часть тканей коловраток синцитиальны, а все ресничные клетки эпителия многоресничны. Большинство коловраток являются одиночными свободно плавающими либо ползающими животными (рис. 23.5), но существуют также сидячие (рис. 23.6) и колониальные (рис. 23.7, Д) виды. Колонии представляют собой агрегации отдельных особей, размножающихся партеногенетически.

Тело коловраток обычно прозрачное, хотя некоторые бывают зелеными, оранжевыми, красными или коричневыми в зависимости от окраски пищеварительного тракта. Размножение обычно партеногенетическое, и самцы появляются редко или же совсем отсутствуют. За исключением особых слу-

чаев описание организации коловраток относится к самкам. В состав Rotifera входят два таксона, Monogononta и Bdelloidea, или три, в том случае, если относить к коловраткам Seisonida.

ФОРМА ТЕЛА

Удлиненное, цилиндрическое или мешковидное тело у большинства видов подразделяется на короткий передний головной отдел, узкую шею, крупное туловище, являющееся самой большой частью тела, и терминальную ногу (рис. 23.8, А, Б). Поверхность тела может быть различным образом скульптурирована или орнаментирована. Часто тело разделено на ряд поперечных колец, диаметр которых уменьшается к переднему и заднему концам от самого большого кольца посередине туловища (см. рис. 23.17, А). Продольные мышцы заставляют коль-

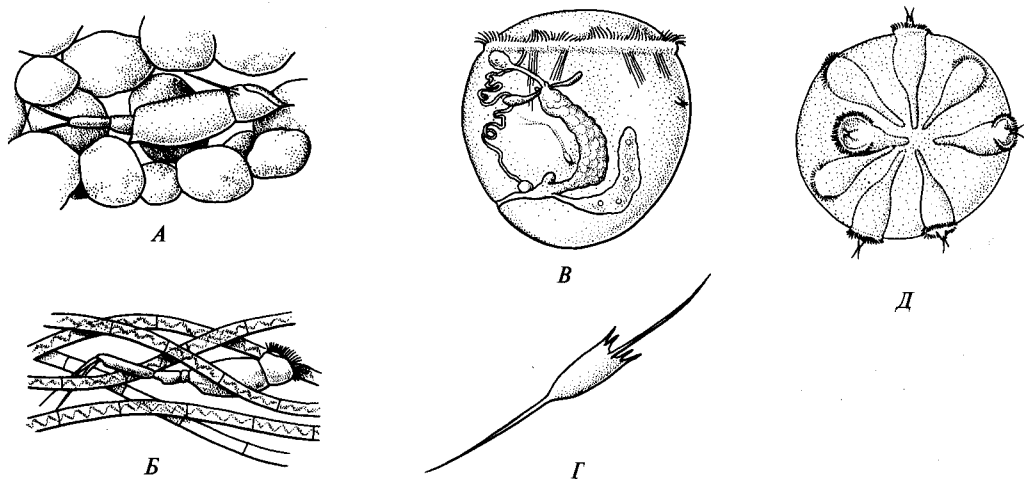


Рис. 23.7. Rotifera:

А и Б — мейобентосные коловратки: А — *Bryceella tenella* среди частиц песка, Б — *Scardidium longicaudum* в водорослях. Обе имеют длинное тонкое тело и хорошо развитые клейкие пальцы; В—Д — планктонные коловратки. Объемистый псевдоцель *Trochosphaera solstitialis* (В) и желеобразная кутикула колониального *Conochilus unicornis* могут быть адаптациями для понижения средней плотности и увеличения плавучести. Длинные шипы *Kellicottia longispina* уменьшают скорость погружения (А—Д — из Ruttner-Kolisko A. 1974. Plankton Rotifers. В Elster H.-J. and Ohle W. (Eds.): Die Binnengewässer 26 (Suppl.): 1—146)

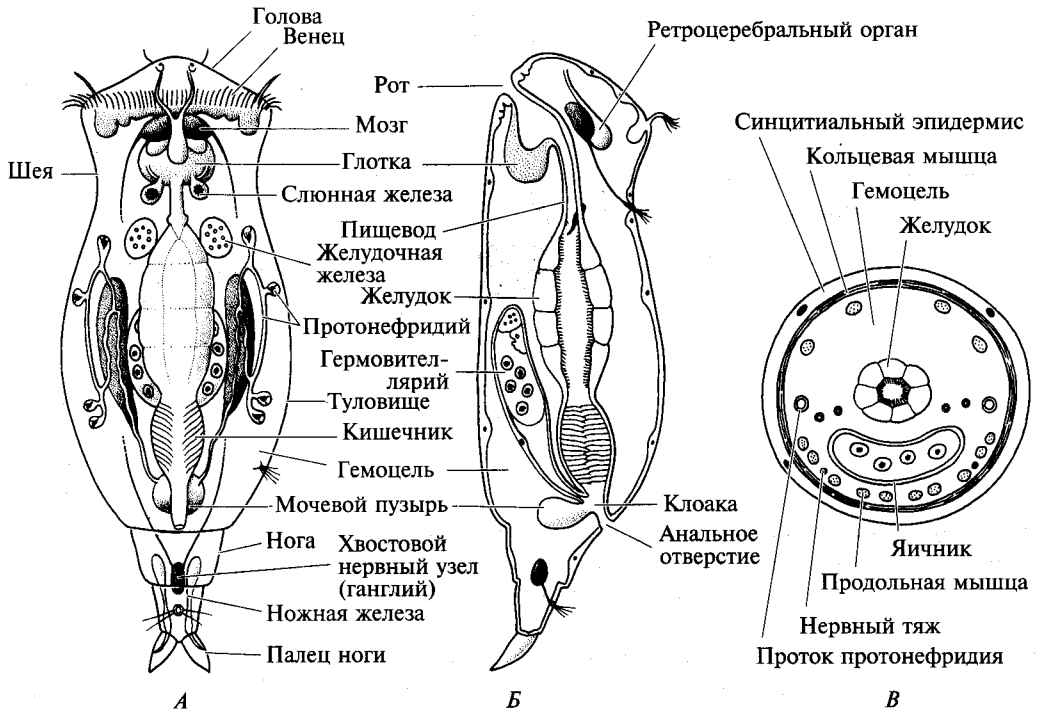


Рис. 23.8. Анатомия коловраток:

A — вид со спинной стороны; *Б* — сагиттальный разрез; *В* — поперечный разрез (*A* и *Б* — из Remane A. 1929—1933. *Rotatoria*. В Bronn H. G. (Ed.): *Klassen Ordn Tierreichs* 2: 1—576; *В* — из Beauchamp P. de. 1965. *Classe des Rotiferes*. В Grassé, P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 4. Masson et Cie., Paris. P. 1235)

ца ноги телескопически входят одно в другое и в туловище, укорачивая тело. Пара мышц-ретракторов втягивает голову в туловище.

ГОЛОВА И ШЕЯ

Характерной чертой коловраток является наличие **ресничной короны** (коловращательный орган) на головном конце тела (рис. 23.8, *A*). Корона представлена (хотя и в разных формах) почти у всех коловраток. Корона участвует в передвижении и питании, для чего существует множество ее видоизменений. Она представляет собой кольцо ресничного клеточного эпидермиса, окружающее головной конец. В обобщенной короне (рис. 23.9) вен-

тральный отдел кольца представляет собой **буккальное ресничное поле**, окружающее рот. Дорсальная **циркум-апикальная ресничная полоска** дугой проходит от буккального поля через вершину головы. Глаза, антенны и отверстия ретроцеребральных желез располагаются на нересничном **апи-кальном поле** — переднем конце головы, окруженном короной (рис. 23.9). Эпителиальные клетки короны много-ресничны.

Существует, по меньшей мере, семь крупных разновидностей строения ресничной короны. Любая из ее частей может уменьшаться, увеличиваться, модифицироваться или отсутствовать у разных коловраток. У некоторых видов, например у *Acyclus* и *Cupe-*

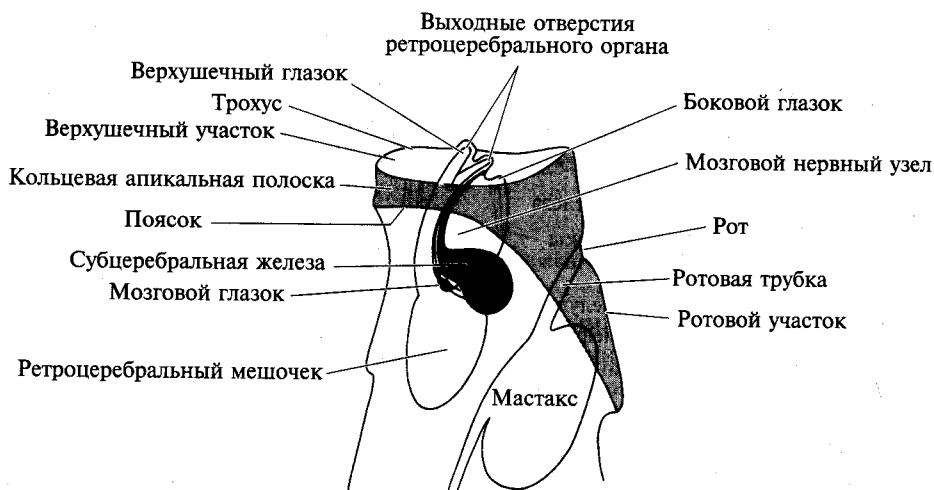


Рис. 23.9. Строение примитивной ресничной короны коловратки, вид сбоку. Ретроцеребральный орган состоит из ретроцеребрального мешка и субцеребральной железы (no Beauchamp, 1907, из Нуман, 1951)

lopagis, ресничная корона исчезает полностью. Вдоль переднего края циркумапикальной полоски проходит ряд крупных сложных ресничек (цирры) — **трохус** (псевдотрохус, предротовая ресничная полоска; рис. 23.9; см. рис. 23.17, А), а задний край ограничен другим рядом цирр — **цингулюмом** (послеротовая ресничная полоска). Трохус участвует в питании взвесьями, направляя пищевые частицы ко рту, в то время как цингулюм является главным плавательным органом. Реснички могут редуцироваться в области между трохусом и цингулюмом. У самцов рот и трохус отсутствуют.

У *Polyarthra* и родственных видов (см. рис. 23.5, Г, Д) вся ресничная корона состоит из трохуса и цингулюма. Корона бделлоидных коловраток, включающих большое число обычных почвенных видов, также имеет эти две ресничные полоски, но трохус приподнят на подставку и подразделен на два латеральных кольца, которые называются **трохальными дисками** (см. рис. 23.17, А). Цингулюм проходит

вокруг основания подставки и идет подо ртом. Бьющиеся реснички трохальных дисков имеют сходство с двумя крутящимися колесами, от которых и берет начало название *коловратка*. Подставка может вытягиваться, когда трохальные диски не используются.

Буккальное поле *Collotheca* и родственных видов видоизменено в воронку, в основании которой находится рот, а реснички редуцированы (см. рис. 23.6, Б). Края буккального поля вытянуты, формируя таким образом щупальцеподобные выросты, несущие длинные сократимые щетинки, которые образуют корзинку для улавливания пищи.

Бентосная коловратка *Dicranophorus* использует реснички буккального поля для того, чтобы ползать по субстрату. Хищная планктонная *Asplanchna* имеет хорошо развитый цингулюм, образующий практически полное кольцо, зато трохус редуцирован до двух маленьких пучков ресничек (см. рис. 23.10, Б).

Голова бделлоидных и некоторых моногононтных коловраток несет

дорсальный вырост — рострум (см. рис. 23.13). На вершине этого маленького клейкого отростка имеются реснички и чувствительные щетинки.

Ретроцеребральный аппарат головы и шеи состоит из ретроцеребрального мешка и субцеребральной железы, соседствующих с мозгом (см. рис. 23.9). Ретроцеребральный аппарат открывается отверстием в апикальное поле. Его функции не известны, но, вероятно, он секретирует слизь для увлажнения ресничек короны.

ТУЛОВИЩЕ И НОГА

Туловище — самый крупный из отделов тела — содержит большую часть полости тела и внутренности (см. рис. 23.8). В диаметре оно обычно больше, чем голова или нога, а его эпидермис может быть кольчатый.

Терминальный отдел тела — **нога** — уже, чем туловище (см. рис. 23.5, А; 23.8, А, Б). У многих планктонных коловраток нога частично редуцирована или совсем отсутствует. Задний конец ноги обычно несет от одного до четырех выростов, называемых **пальцами** (см. рис. 23.8, А). Большинство коловраток, но в особенности свободноживущие бентосные и почвенные виды, используют ногу в качестве органа прикрепления. У них нога содержит **педальные железы**, которые открываются протоками на кончиках пальцев или в другом месте ноги. Железы выделяют клейкую субстанцию, служащую для временного прикрепления. Дуогландулярные органы (т.е. состоящие из двух железистых клеток, одна из которых выделяет прикрепительный секрет, а другая — открепительный. — *Примеч. ред.*), подобные таковым у плоских и брюхо-ресничных червей, у коловраток не обнаружены.

ЦИКЛОМОРФОЗ

Многие пелагические коловратки подвергаются сезонным изменениям формы тела или пропорций — феномен, известный как цикломорфоз (рис. 23.10, А). Так, в одно время года особи одного и того же вида имеют шипы более длинные или более короткие, чем те, что развиваются у их генетически идентичных (клониро-

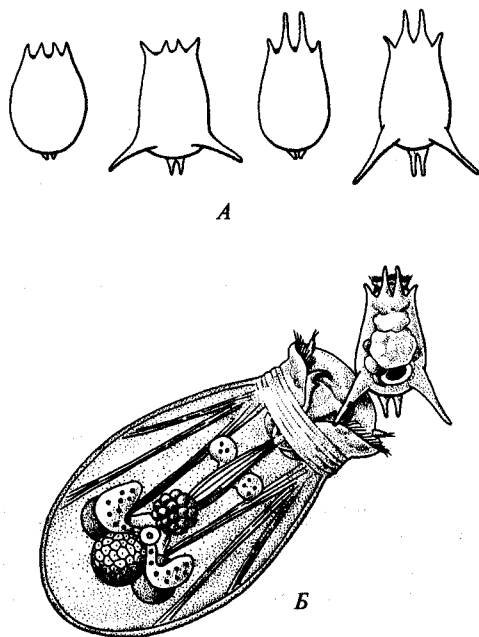


Рис. 23.10. Цикломорфоз у коловраток:

А — сезонная изменчивость шипов панциря планктонной коловратки *Brachionus*, излюбленной добычи *Asplanchna* (Б). Незвестный кайромон, выделяемый *Asplanchna*, заставляет потомство *Brachionus* отращивать длинные защитные шипы. Шипы увеличивают размеры тела *Brachionus* и делают более сложным заглатывание жертвы хищником. *Asplanchna* напрасно пытается проглотить *Brachionus* с длинными шипами (Б). Отметим клещевидные инкудательные склериты мастакса, типичные для *Asplanchna*. Корона *Brachionus* выступает из панциря, но его нога втянута (*перерисовано с изменениями из Koste W. 1978. Rotatoria. Gebrüder Bornträger, Berlin*)

ванных) потомков в другое время года. У *Brachionus calyciflorus* шипы в последующих поколениях могут индуцироваться голоданием, низкой температурой и кайромонами хищной коловратки *Asplanchna*. Более длинные шипы защищают *Brachionus* от действия хищника (рис. 23.10, Б). Сходные морфологические изменения наблюдаются у ветвистоусых ракообразных и некоторых динофлагеллят.

СТЕНКА ТЕЛА

Эпидермис коловраток в основном синцитиальный, хотя в трохусе и цингулюме он клеточный. Эпидермис тонкий и имеет постоянное число ядер (см. рис. 23.8, В), он секреторный, продукты секреции выделяются через поры на его апикальной поверхности (рис. 23.11).

Настоящая кутикула (которая характерна для кольчатых червей, круг-

лых червей, членистоногих и др. — *Примеч. ред.*) представляет собой внеклеточный секрет эпидермиса, нередко она функционирует как скелетная структура, обеспечивающая защиту тела и прикрепление мускулатуры. Кутикула коловраток (речь идет о материале, располагающемся внеклеточно с внешней стороны эпидермиса. — *Примеч. ред.*) не содержит коллагена или хитина, а является тонким слоем гликопротеинов. Такая кутикула не способна выполнять функцию скелета. В качестве функционального эквивалента кутикулы эпидермис коловраток продуцирует плотную интрасинцитиальную пластину (терминальную сеть) из кератиноподобных белковых волокон с внутренней стороны от цитоплазматической мембраны эпидермиса. Пластина функционирует как скелет, обеспечивая защиту и прикрепление мышц, несмотря на то что она находится внутри эпидермиса, а не снаружи.

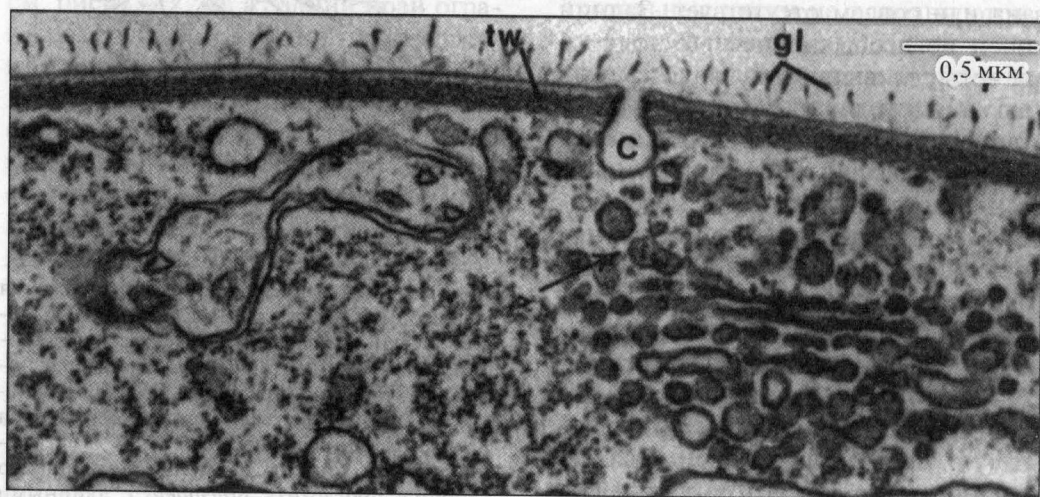


Рис. 23.11. Rotifera. Электронная микрография синцитиального эпидермиса *Asplanchna sieboldi*, на которой показаны внутрисинцитиальная пластинка (tw) и одна поверхностная пора (C). Пластинка формирует скелет стенки тела и значительно толще у панцирных видов, таких, как *Keratella*. У *Asplanchna* панциря нет, она имеет тонкую пластинку.

Истинная кутикула (gl) видна с внешней стороны плазматической мембраны

У многих коловраток, особенно планктонных родов, таких, как *Brachionus*, *Keratella* и *Kellicottia* (рис. 23.12; см. рис. 23.7, Г, 23.10, А), интрасинцитиальные пластинки туловища образуют жесткий скелет — **панцирь**. Такие коловратки называются панцирными, а те, которые такого панциря не имеют, — беспанцирными. Голова и нога панцирных видов обычно имеют тонкую скелетную пластину и гибкий эпидермис и могут втягиваться под защищающий туловищный панцирь. Большинство так называемых кутикулярных структур коловраток, как, например, шипы, образуются исключительно за счет интрасинцитиальной пластины, а не настоящей кутикулы. Панцирь может быть разделен на отдельные пластинки или кольцевые секции и часто орнаментирован гребнями, шипами или членистыми придатками. Шипы могут быть длинными, а у некоторых коловраток они членистые, оснащены мышцами и подвижные. Так, например, придатки *Polyarthra* представляют собой 12 длинных плоских плавательных пластинок, в четырех скоплениях, по три в каждом (см. рис. 23.5, Г). Однако выстилка глотки, наружный желеобразный домик и трубки таких коловраток, как *Stephanoceros* и *Collotheca*, являются производным истинной внеклеточной кутикулы (см. рис. 23.6, А, Б).

Под эпидермисом находится хорошо развитая мускулатура тела (см. рис. 23.8, В), состоящая из поперечно исчерченных, косо исчерченных и гладких волокон (рис. 23.13). Имеются кольцевые и продольные мышечные волокна, но они не образуют сплошного слоя. Мышечные волокна тянутся от одной скелетной пластины к другой, они прикрепляются посредством гемидесмосом и тонофиламентов, которые проходят сквозь эпидер-

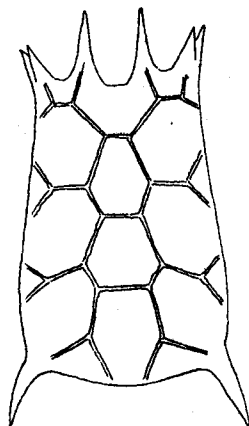


Рис. 23.12. Панцирь коловратки *Keratella quadrata*. У *Keratella* нет ноги. Голова и корона, не покрытые панцирем, не нарисованы (из Koste W. 1978. Rotatoria. Gebrüder Bornträger, Berlin)

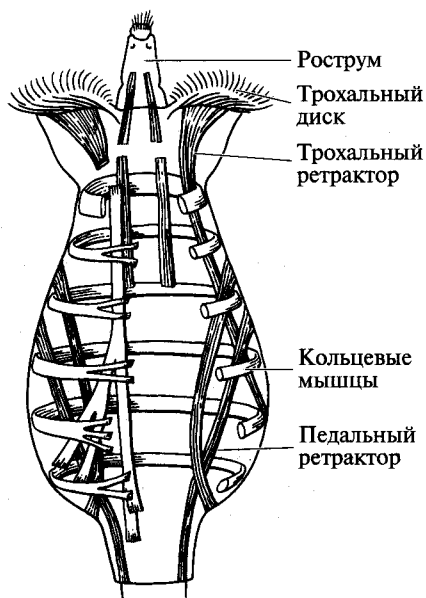


Рис. 23.13. Rotifera, мускулатура *Rotaria* (вид снизу) (no Brakenhoff, 1937, из Hyman L. H. 1951. The Invertebrates. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 83. Перепечатано с изменениями)

мис к интрасинцитиальной мембране. Сокращения мускулатуры изменяют положение одной части скелета по отношению к соседним частям.

ГЕМОЦЕЛЬ

Обширная, не имеющая выстилки полость тела — гемоцель — лежит между эпителием стенки тела и кишки (см. рис. 23.8, В). Гемоцель лишен оформленной соединительной ткани и заполнен жидкостью (кровью, гемолимфой). Это регулируемый компартмент тела, содержащий кишку, мускулатуру, нервную систему, протонефридии и репродуктивную систему. Гемолимфа представляет собой жидкостно-транспортную систему, опосредующую распространение пищевых молекул из пищеварительного тракта к тканям. Необходимое осмотическое давление поддерживается протонефридиями. У *Asplanchna* реснички, ассоциированные с протонефридиями, вдаются в гемоцель и обеспечивают циркуляцию его жидкости.

Гемоцель представляет собой гидростатический скелет. Сокращение продольных мышц укорачивает тело. Пара продольных мышц проходит в голову и вытягивает корону. Сокращение кольцевых мышц сжимает гемолимфу, что приводит к удлинению тела, расправлению короны. Сокращение кольцевых мышц является антагонистическим по отношению к продольным мышцам.

ДВИЖЕНИЕ

Коловратки передвигаются (рис. 23.14) путем ползания, ресничного плавания за счет ресничной короны, либо резкими прыжками в воде при

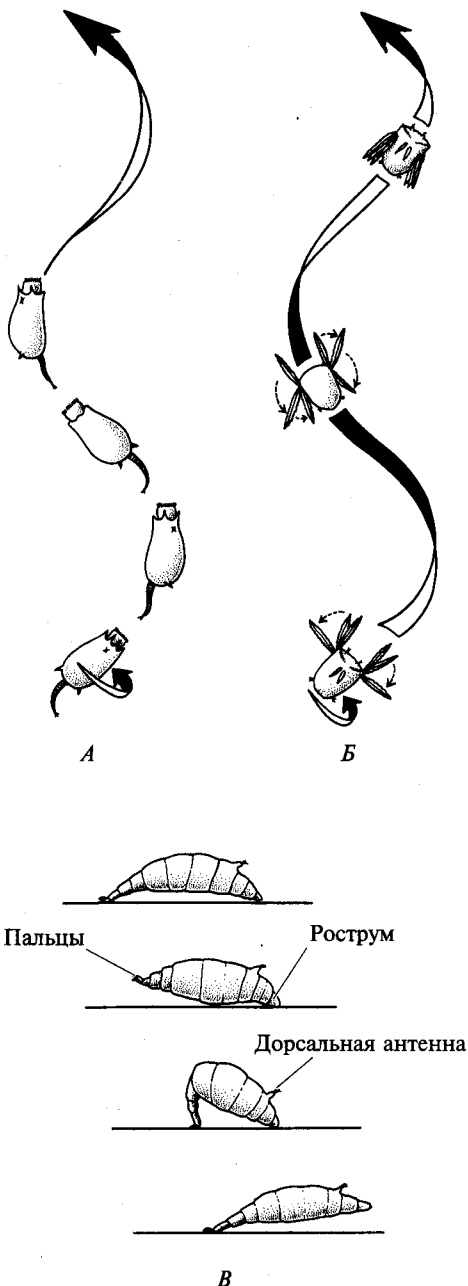
помощи специальных придатков. Большинство бентосных коловраток населяют донные осадки либо живут на подводной растительности и других твердых субстратах. Некоторые из этих бентосных видов никогда не плавают, но многие и плавают, и ползают. Во время ползания бделлоидных коловраток корона вытягивается, а нога приклеивается к субстрату при помощи клейких pedalных желез. Затем животное вытягивает тело, прикрепляет рострум и высвобождает ногу, продвигая ее вперед. Такая локомоция сходна с движениями гусениц-пядеиц или пиявок (рис. 23.14, В).

Большинство коловраток являются бентосными и чередуют периоды временного прикрепления с плаванием. Во время плавания, которое бделлоидным коловраткам доступно лишь на короткие расстояния, корона вытягивается, а нога втягивается. В типичном случае скорость плавания 1 мм/с, однако некоторые виды, такие, как планктонные моногоноты *Polyarthra* и *Hexarthra*, быстро прыгают вперед при помощи толчков своих плавательных придатков, достигая скорости до 35 мм/с.

Планктонные коловратки плавают непрерывно и приспособлены к постоянному пребыванию в столбе воды. Обычно их тело шаровидное, стенка тела тонкая и гибкая, а объем гемоцеля велик (см. рис. 23.5, В, Г, Д). Для понижения средней плотности тела в гемоцеле могут находиться капли жира. Чтобы уменьшить скорость погружения, могут присутствовать длинные выросты, а нога и пальцы могут отсутствовать. Среди многочисленных пелагических коловраток существует небольшое количество колониальных видов, как *Conochilus*, особи которой напоминают воронки, расходящиеся из центра общего желатинового шара

Рис. 23.14. Rotifera:

А — ресничное плавание *Brachionus pala* со скоростью 1 мм/с; Б — прыжки *Polyarthra* с использованием мышечных движений придатков. Каждый прыжок перемещает животное на расстояние, равное 12 длинам тела, скорость 35 мм/с; В — пяденицеобразное движение бделлоидной коловратки. Попеременное прикрепление пальцами и рострумом. Мышцы стенки тела действуют как антагонисты гидростатическому давлению жидкости гемоцеля, растягивая и сокращая тело (А — по Viaud, 1940, из Hyman L. H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 143; Б, В — с изменениями, из Gilbert J. J. 1985. *Escape response of the rotifer Polyarthra: A high-speed cinematolographic analysis*. *Oecologia*. 66: 322—331. Перепечатано с разрешения)



(см. рис. 23.7, Д). Скоординированная активность ресничных корон всех особей колонии обеспечивает движение колонии в толще воды.

Многие сидячие коловратки прикрепляются к растительности и демонстрируют заметную специфичность к субстрату не только относительно вида водоросли или высшего растения, но и места прикрепления к растению. Многие виды Flosculariacea неподвижны и живут в вазоподобных трубках, обычно сложенных чужеродными частицами, которые склеены веществом, выделяемым коловраткой (см. рис. 23.6, А, Б). Сидячие виды плавают только на стадии личинки, а во взрослом состоянии они постоянно прикреплены к субстрату.

ПИТАНИЕ

Рот у коловраток расположен вентрально на переднем конце тела (см. рис. 23.8, Б) и обычно окружен частью ресничной короны. Он открывается в ресничную ротовую трубку или у питающихся взвесью непосредственно в глотку (рис. 23.15, А). Глотка содержит систему челюстей — **мастакс**,

который является характерным признаком коловраток (рис. 23.15). Вентральная глотка обычно овальная или удлинённая и мускулистая. Эпителий глотки секретирует кутикулярный ма-

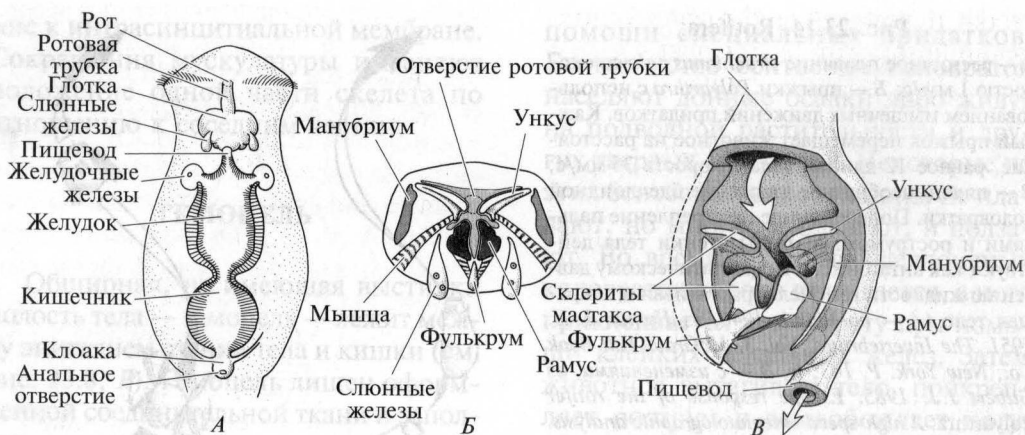


Рис. 23.15. Rotifera:

А — анатомия пищеварительной системы (вид со спины); Б — глотка и мاستакс, увеличено; В — трехмерный вид мастакса и склеритов (А — no Remane from Ruttnner-Kolisko A. 1974. *Plankton Rotifers*. В Elster H.-J. and Ohle W. (Eds.): *Die Binnengewässer* 26 (Suppl.): 8)

стакс, сходный с челюстными аппаратами у Gnathostomulida и Micrognathozoa. Мاستакс представляет собой набор хитиновых склеритов, соединенных связками и приводимых в действие мышцами. Склериты не являются частью внутрисинцитиальной скелетной системы, а представляются производными настоящей кутикулы. Это внеклеточное образование, результат секретиции эктодермального эпителия глотки (рис. 23.15, Б, В). Употребление терминов «мастакс» и «склериты» в литературе, посвященной коловраткам, не устоялось. В данном учебнике мاستакс — кутикулярный челюстной аппарат, а склериты — отдельные кутикулярные части, из которых он состоит. Глотка — мускулистый отдел кишки, в котором мاستакс располагается и эпителием которого он секретируется.

Мастакс используется для захватывания и механической обработки пищи, и, как это характерно для ротовых частей животных, его строение существенно зависит от типа пищи и пищевого поведения. Имеется де-

вять различных типов мастакса, два из которых изображены на рис. 23.16. Типичный мастакс состоит из семи склеритов четырех видов. В центре расположены два **рамуса** (см. рис. 23.15, Б), скрепленные вместе эластичными связками и приводимые в действие мышцами. **Фулькрум** — непарный срединный склерит, находящийся позади рамусов. **Ункусы** (когти, или крючья) являются парными склеритами, они несут зубы или жевательные пластинки. Ункусы и рамусы отвечают за захват и обработку пищевых частиц. Два **манубриума** прикреплены каждый к унксам с помощью связок. Склериты имеют плотные ядра и прозрачные чехлы, как и у Gnathostomulida и Micrognathozoa.

Большинство коловраток питаются взвесью, хищничают или всеядны. Те, что питаются взвесью (хорошим примером служат бделлоидные коловратки), поедают мельчайшие органические частицы, приносимые в рот потоком воды, который создается ресничками короны. У бделлоидных, имеющих трохальные диски, крупные рес-

нички трохуса создают главный питающий поток, который направлен спереди назад. Частицы пищи, приносимые потоком воды, сметаются трохусом и цингулюмом в пищевой желобок, лежащий между ними. Затем реснички пищевого желобка несут частицы в рот. Мاستакс коловраток, питающихся взвесью (рис. 23.16, Б), приспособлен к перетиранию пищи. Ункусы у них крупные, пластинчатые и гребнистые. Две пластины расположены одна против другой, их гребни образуют перетирающую поверхность. Глотка питающихся взвесью коловраток, вероятно, работает еще и как насос, всасывая частицы, концентрирующиеся во рту. Всасывание частиц может регулироваться разными способами. У *Brachionus*, к примеру, реснички буккального поля могут менять направление биения и выбрасывать частицы.

Плотоядные виды питаются более крупными пищевыми объектами, такими, как простейшие, коловратки и другие мелкие многоклеточные. Они активно ловят добычу или всасывают ее при помощи глотки. Клещевидные склериты таких коловраток используются для того, чтобы удерживать жертву или манипулировать ею в полости глотки (рис. 23.16, А; см. рис. 23.10, Б). *Asplanchna* использует свои клещевидные рамусы для удаления непереваренного материала из желудка, а затем выведения его через рот (у *Asplanchna* анальное отверстие отсутствует. — Примеч. ред.).

Некоторые коловратки, как *Collotheca*, захватывают жертв при помощи ловчей корзинки, образуемой длинными втяжными щетинками, которые окружают рот (см. рис. 23.6, Б). Этот механизм сходен с тем, который использует насекомоядное растение «венерина мухоловка» для поимки насекомых. Когда мелкое простейшее слу-

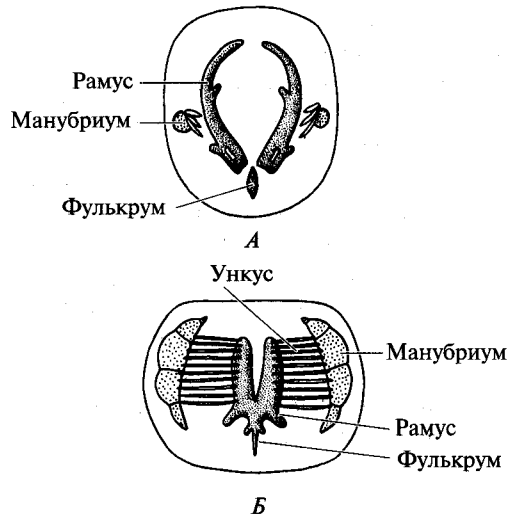


Рис. 23.16. Rotifera:

А — инкудатный мастакс плотоядной *Asplanchna*, используемый для захватывания жертвы; Б — маллеорамантный мастакс *Filinia*, используемый для перетирания пищи (по Beauchamp P. de. 1965. Classe des Rotiferes. In Grassé, P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 4. Masson et Cie, Paris. P. 1235. Перепечатано с разрешения)

чайно заплывает в корзинку, несущие щетинки лопасти корзинки изгибаются внутрь и тем самым не дают возможности жертве убежать. Пойманные организмы попадают в переднюю кишку с помощью сосущих движений глотки, которая у коловраток, принадлежащих к этому роду, носит название провентрикулус. Мастакс коловраток, использующих ловушки, часто сильно редуцирован и, по-видимому, играет небольшую роль в обработке пищи или же вовсе в ней не участвует. Некоторые коловратки, в особенности нотомматиды, питаются клеточным содержимым нитчатых водорослей. У бделлоидного *Henoceros* склериты выдаются изо рта, чтобы прокалывать клетки водорослей.

Пара слюнных желез, расположенных в стенке глотки (см. рис. 23.15, А), выделяет пищеварительные ферменты

в просвет глотки. Короткий трубчатый пищевод соединяет глотку с желудком. В месте соединения пищевода с желудком имеется еще одна пара синцитиальных желез (см. рис. 23.15, А), каждая из которых открывается в кишечник самостоятельной порой. Желудок, в котором осуществляется переваривание и всасывание, представляет собой крупный мешковидный или трубчатый орган. У моногононтных коловраток он имеет клеточное строение и несет реснички, в то время как у бделлоидных он **синцитиальный**. Просвет желудка часто не различим в световой микроскоп, его можно увидеть только с помощью электронного микроскопа. Эпителий желудка имеет крупные вакуоли, назначение которых неясно. За желудком следует короткий синцитиальный кишечник, имеющий реснички и микроворсинки. Задний конец кишечника мускулистый, он принимает протоки протонефридиев и гонад и функционирует как клоака. Клоака открывается анальным отверстием, которое располагается дорсально в месте соединения туловища с ногой (см. рис. 23.8, Б; 23.15, А). Кишечник и анальное отверстие отсутствуют у крупных хищных видов *Asplanchna*, у которых желудок представляет собой слепо замкнутый мешковидный орган. У некоторых сидячих коловраток, живущих в трубках, таких, как *Stephanoceros* и *Collotheca* (см. рис. 23.6, А, Б), анус сдвинут вперед, что позволяет выбрасывать отходы через переднее отверстие трубки, предотвращая ее загрязнение.

Эпизойные коловратки живут на поверхности тела других многоклеточных, иногда они переходят к паразитизму. Морская бделлоидная коловратка *Zelinkiella* прикрепляется к жабрам многощетинкового червя *Amphitrite*

и амбулякральным ножкам офиур и голотурий. Пресноводная бделлоидная коловратка *Embata parasitica* живет на жабрах креветок, а также на жабрах и грудных ножках бокоплавов. Несколько видов моногононт из рода *Proales* комменсалы и паразиты. *Proales werneckii* паразитирует *внутри* нитей пресноводной водоросли *Vaucheria*, индуцируя образования галлоподобных опухолей. Коловратка питается цитоплазмой водоросли и откладывает в галлы яйца. *Proales gigantea* внедряется в яйца улиток, где живет, питаясь зародышем и откладывая собственные яйца. *Ascomorphella* живет внутри колоний зеленой водоросли *Volvox*, питаясь клетками хозяина. У червеобразной *Drilophaga* нога и ресничная корона редуцированы, этот вид прикрепляется к поверхности тела пресноводных аннелид. *Albertia* паразитирует в кишечнике и целоме дождевых червей.

ВЫДЕЛЕНИЕ

Коловратки аммонотеличны, выделение азота осуществляется у них через всю поверхность тела. В типичном случае в гемоцели имеется два протонефридия, один на каждой стороне тела (см. рис. 23.8, А). Каждый протонефридий имеет несколько (иногда множество) терминальных клеток с многими ресничками (это знакомые нам клетки с «мерцательным пламенем»), которые открываются в собирающие трубочки. У представителей некоторых таксонов протонефридии синцитиальны. Обычно собирающие трубочки выводят свое содержимое в мочевой пузырь, открывающийся в клоаку на ее вентральной стороне. У бделлоидных между кишечником и клоакой имеется сужение и протоки выходят в клоаку, которая функциони-

рует как мочевой пузырь (рис. 23.17, А). Содержимое пузыря либо клоаки опорожняется через анальное отверстие посредством сокращения мускульных стенок. Функция протонефридиев пресноводных коловраток заключается в осморегуляции и поддержании ионного равновесия. Выделяемая жидкость гипосмотична по отношению к крови, и интенсивность опорожнения мочевого пузыря определяется осмотическим давлением окружающей среды. Скорость его пульсации приблизительно 1—4 раза в минуту.

Большинство наземных коловраток связано с почвой, опавшей листвой, мхами и лишайниками. Они активны в течение короткого времени сразу после дождя, когда поверхность субстрата покрыта пленкой воды. Коловратки плавают в этой тонкой пленке. Животные способны переживать высушивание обычно без образования цист и могут оставаться в покоем состоянии (в состоянии криптобиоза) 3—4 года (рис. 23.17, А, Б).

КРИПТОБИОЗ

Многоклеточные животные, населяющие мхи, лишайники, временные водоемы и влажную почву, постоянно сталкиваются с угрозой обезвоживания и с другими экстремальными физическими условиями. У этих животных часто развиваются репродуктивные адаптации, такие, как покоящиеся яйца, которые позволяют их потомству пережить экстремальные условия, даже если взрослые погибнут. Иногда способность пережить неблагоприятные условия встречается и у взрослых особей некоторых видов коловраток, нематод и тихоходок.

С ухудшением окружающих условий животные впадают в состояние,

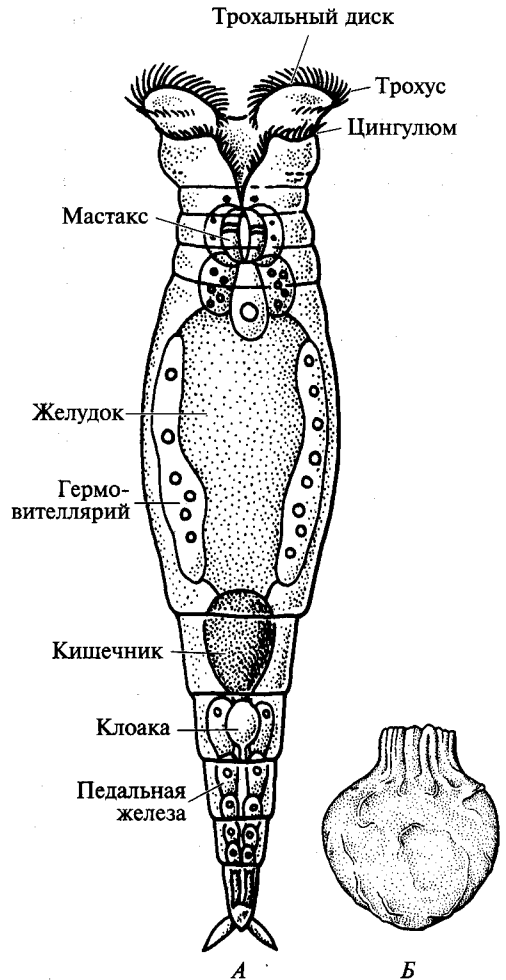


Рис. 23.17. Криптобиоз у коловраток:

А — активная водная форма бделлоидной коловратки *Philodina roseola*; Б — криптобионтная обезвоженная форма коловратки *Habrotricha rosa* (А — no Hickernell из Pennak R. W. 1953. *Fresh-Water Invertebrates of the United States*. Ronald Press, New York; Б — из Wallace R. L. and Snell T. W. 1991. *Rotifera*. B Thorp, J. H. and Covich, A. P. 1991. (Eds.): *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, New York. Pp. 187—248)

называемое криптобиоз («скрытая жизнь») или ангидробиоз, в ответ на потерю воды, и оживают, когда условия вновь становятся благоприятными. Способные к криптобиозу живот-

ные могут пребывать в покое в состоянии в течение месяцев, лет или даже столетий, прежде чем оживут. Процесс восстановления может занимать от 10 минут до нескольких часов. В покое в состоянии они способны переживать высушивание и предельные температуры, которые кажутся несовместимыми с жизнью. Рекорды выживания криптобионтов лежат в температурном диапазоне от +150 °C (в течение нескольких минут) до -200 °C (в течение дней). В одном эксперименте колоوراتки и тихоходки выжили после того, как подверглись кратковременному воздействию температуры, близкой к абсолютному нулю (0,008 °K).

Чтобы успешно войти в состояние криптобиоза, животное должно подвергнуться медленному высушиванию обычно в течение нескольких дней, что типично для естественных местобитаний. По мере того как животные высыхают, форма их тела изменяется: уменьшается объем, площадь поверхности становится минимальной, что замедляет высыхание (рис. 23.17, *Б*). Колоوراتки усыхают до объема, составляющего примерно 25 % от своего нормального объема. Многие нематоды плотно скручивают свое тело, колоوراتки втягивают голову и ногу и принимают шаровидную форму, а тихоходки сжимаются, принимая форму бочонка (см. рис. 15.6, *Д*).

Состояние криптобиоза напоминает смерть. Метаболизм предельно снижен, составляя 0,01 % от нормального, или может полностью отсутствовать, а доля воды в составе тела уменьшается до 1 % и менее. При отсутствии обмена веществ и почти полном обезвоживании криптобионты в сущности мертвы, но способны ожить. Если метаболические процессы действительно остановлены, структурный порядок,

необходимый для жизни, должен быть до некоторой степени сохранен в стабильном кристаллизованном состоянии, пока не вернется вода и не возобновится жизнь. Два вещества — глицерин и дисахарид трегалоза особенно важны для формирования и поддержания кристаллического состояния. Оба они синтезируются в процессе медленного перехода в криптобиоз. Глицерин, по-видимому, защищает ткани от окисления и удаляет воду, связанную с биологическими макромолекулами. Трегалоза удаляет воду из мембран. Глицерин и трегалоза функционируют как наполнители, сохраняющие макромолекулярную организацию клеток во время дегидратации.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Клеточная субэпителиальная ЦНС включает в себя **церебральный ганглий** (мозг), расположенный дорсальнее глотки (рис. 23.18), **ганглий мастакса**, вентральный по отношению к мастаксу, и **каудальный ганглий** (педальный ганглий), находящийся на заднем конце тела. Пара вентральных нервных тяжей тянется от церебрального ганглия к каудальному (см. рис. 23.8, *В*). Нервы от церебрального ганглия идут к передним органам чувств и другим частям тела. Церебральный ганглий характеризуется эутелией и состоит примерно из 200 клеток (их число зависит от вида). Ганглий мастакса иннервирует мышцы мастакса, а каудальный ганглий обеспечивает иннервацию ноги и клоаки. Большинство мышечных клеток обслуживается аксонами, однако некоторые мускулы, такие, как ретракторы ресничной короны, посылают иннервационные отростки в мозг.

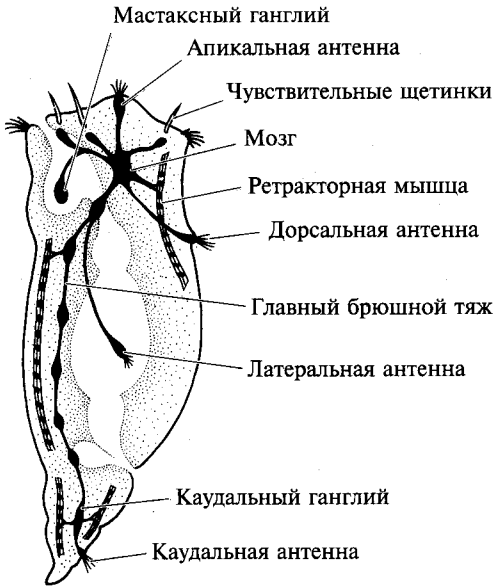


Рис. 23.18. Rotifera, нервная система и органы чувств типичной коловратки (вид сбоку) (no Remane из Ruttner-Kolisko A. 1974. *Plankton Rotifers: Biology and Taxonomy. Binnengewässer* 26 (Suppl.): 10)

Органы чувств, большая часть которых располагается в апикальном поле, представлены механорецепторными щетинками (рис. 23.18) и антеннами, хеморецепторными порами и фоторецепторными глазками (см. рис. 23.9). Антенны состоят из небольшого числа чувствительных клеток и нескольких ресничек. Они могут быть апикальными, дорсальными, латеральными либо каудальными. Глазки представляют собой простые пигментные структуры, состоящие из одной или двух фоторецепторных клеток и дополнительной клетки, содержащей красный экранирующий пигмент. Глазки находятся рядом с церебральным ганглием или внедрены в него. Они обеспечивают поступление информации для фототаксиса и фотопериодического контроля событий жизненного цикла.

РАЗМНОЖЕНИЕ

АНАТОМИЯ

Коловратки раздельнополы, двуполы или являются партеногенетическими самками (последнее встречается чаще). Среди двуполых видов самцы всегда карликовые, органы, не требующиеся для размножения, у них редуцированы.

Партеногенез характерен для большинства коловраток (в отличие от обоеполых Seisonida). У бделлоидных коловраток самцов совсем нет и размножение осуществляется исключительно путем партеногенеза. У моногононт самцы присутствуют в популяции ограниченное время, размножение у них в основном партеногенетическое. Такие популяции большую часть года представлены исключительно самками, а самцы, даже когда они есть, редки. Среди моногононт самцы не известны для многих видов, хотя предполагают, что они существуют.

Репродуктивная система самок обычно состоит из одного (как у моногононт) или двух (как у бделлоидных коловраток) синцитиальных гермовителляриев, помещающихся в гомоцели. Каждый гермовителлярий состоит из тонкого синцитиального фолликулярного слоя, окружающего маленький непрозрачный гермарий (яичник), где формируются ооциты, и большой синцитиальный вителлярий с крупными полиплоидными ядрами, производящий желток (рис. 23.19, А). Иногда фолликулярный слой формирует яйцевод, ведущий в клоаку. Во время формирования яйца желток из вителлярия накапливается вокруг ядра ооцита и образующаяся структура отщепляется от синцития. Так формируется зрелое яйцо, которое проходит через яйцевод в клоаку (или в гени-

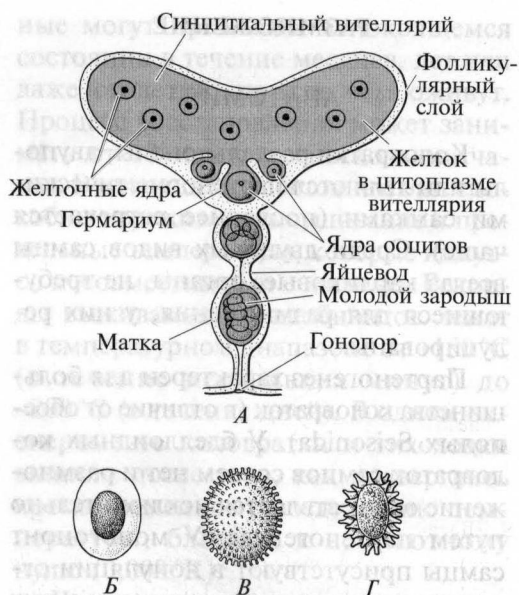


Рис. 23.19. Rotifera:

А — гермовителлярный *Asplanchna brightwellii*; Б — быстро развивающееся амиктическое яйцо *Ploeosoma hudsoni*; В — покоящееся яйцо *Rhinoglena frontalis*; Г — покоящееся яйцо *Ploeosoma truncatum* (А — по Bentfield, 1971 с изменениями; Б — Г — из Ruttner-Kolisko A. 1974. Plankton Rotifers: Biology and Taxonomy. Binnengewässer 26 (Suppl.): 59, 107)

тальное отверстие, задняя часть кишечника редуцирована).

Самки коловраток выходят из яйца, имея от 8 до 20 ядер ооцитов. Поскольку коловратки обладают эутелией, новые ооциты не формируются. Каждое ядро ооцита войдет лишь в одно яйцо. Таким образом, самка производит за время своей жизни от 8 до 20 яиц. Каждое яйцо покрыто хитиновой оболочкой и рядом яйцевых мембран, которые секретируются самим яйцом. Бентосные коловратки обычно прикрепляют яйца к субстрату. У планктонных коловраток имеется несколько адаптаций, позволяющих их яйцам поддерживаться в столбе воды, а не опускаться на дно. Многие вынашивают яйца, прикрепив их к собствен-

ному телу. Некоторым коловраткам, таким, как *Asplanchna* и *Rotaria*, присуще живорождение и внутреннее развитие яиц. Некоторые виды прикрепляют яйца к коловраткам других видов.

Самцы, если они вообще имеются, карликовые, аберрантные, короткоживущие и представляют собой своего рода плавающий семенник с гигантским пенисом (рис. 23.20, А). У них есть только то, что необходимо для поиска самки и ее оплодотворения. Пищеварительная система самца рудиментарная или отсутствует, зато семенник и пенис крупные и составляют примерно половину тела. Сенсорная система и ресничная корона хорошо развиты (это необходимо для поиска самок). Единственный мешкообразный семенник связан с внешней средой посредством ресничного семенного протока. Поскольку кишечник и клоака у самцов отсутствуют, семенной проток выходит непосредственно в гонопор, гомологичный анальному отверстию самок и занимающий такое же дорсальное положение над ногой. Два или более железистых скопления (простатой), связаны с семенным протоком. Конец семенного протока видоизменен и образует пенис. Сперматозоиды коловраток необычны тем, что имеют передний жгутик, который не толкает, а тянет их вперед (рис. 23.20, В).

Копуляция у коловраток осуществляется путем гиподермального проникновения или, изредка, посредством введения пениса в клоаку самки. При **гиподермальном проникновении** самец прокалывает своим пенисом любую часть тела самки. В типичном случае проникновение происходит в области с тонким и гибким эпидермисом, как в области ресничной короны, и сперма вбрасывается в гемоцель. У некоторых видов копуляция осуществля-

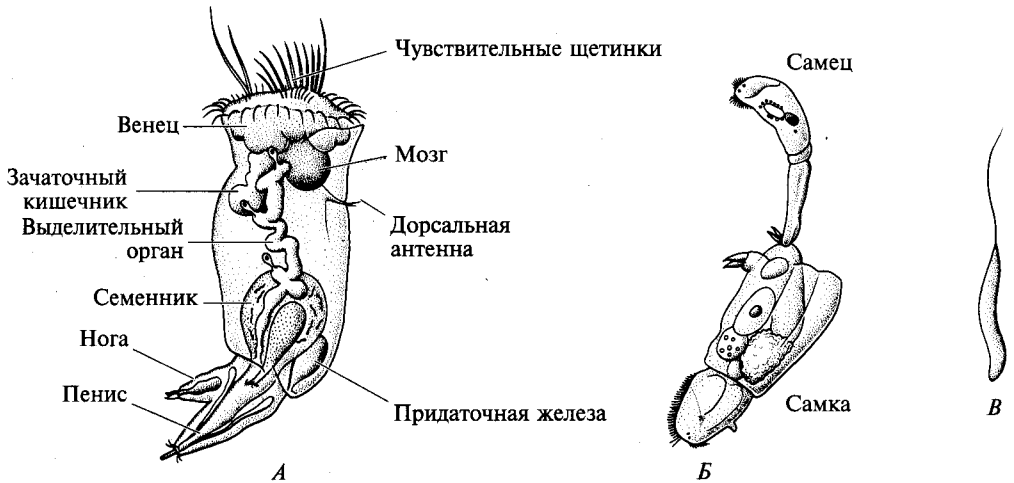


Рис. 23.20. Rotifera:

А — карликовый самец *Brachionus calyciflorus* (вид сбоку); Б — клоакальная копуляция *Cephalodella catellina*; В — типичный сперматозоид коловратки с ведущим жгутиком (на вершине) (А — по Beauchamp, из Ruttner-Kolisko A. 1974. *Plankton Rotifers: Biology and Taxonomy. Binnengewässer* 26 (Suppl.): 59, 107; Б — по Wulfert из Beauchamp P. de. 1965. *Classe des Rotifères. B Grassé P.-P. (Ed.): Traité de Zoologie. Vol. 4. Masson et Cie, Paris. P. 1266*)

ется в течение нескольких часов после выхода самки из яйца, когда ее эпидермис еще относительно мягок. Сперматозоиды достигают гермовителлярия, чтобы оплодотворить ооциты. Самцы коловраток выходят из яйца с небольшим и видоспецифичным числом сперматозоидов (например, у *Brachionus plicatus* их около 30), при каждом совокуплении используется только два или три из них.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Бделлоидные коловратки имеют наиболее простой жизненный цикл. Их популяции представлены исключительно диплоидными самками, продуцирующими всего один тип яиц. Самцов нет, а воспроизводство осуществляется исключительно клональным (бесполом) путем при помощи партеногенеза (неправильно называть партеногенетическое размножение бесполом, как это делают авторы, это по-

ловое размножение без оплодотворения. — *Примеч. ред.*). Самки производят диплоидные яйца путем митоза, из них развиваются следующие поколения диплоидных самок.

Жизненные циклы моногононтных коловраток более сложны: воспроизводство может быть либо двуполом, либо партеногенетическим, при этом могут продуцироваться яйца нескольких типов (см. рис. 23.19, Б—Г). В партеногенетическом (или амиктическом) жизненном цикле амиктическая диплоидная самка (рис. 23.21) производит субитанное, или «летнее» (амиктическое), яйцо. Оно имеет тонкую оболочку и развивается без оплодотворения в амиктическую самку, генетически идентичную матери. При амиктическом развитии типичного мейоза нет и яйца остаются диплоидными. **Амиктическими** (т.е. «без смешивания») они называются, поскольку отсутствует рекомбинация генов (нет ни мейоза, ни оплодотворения).

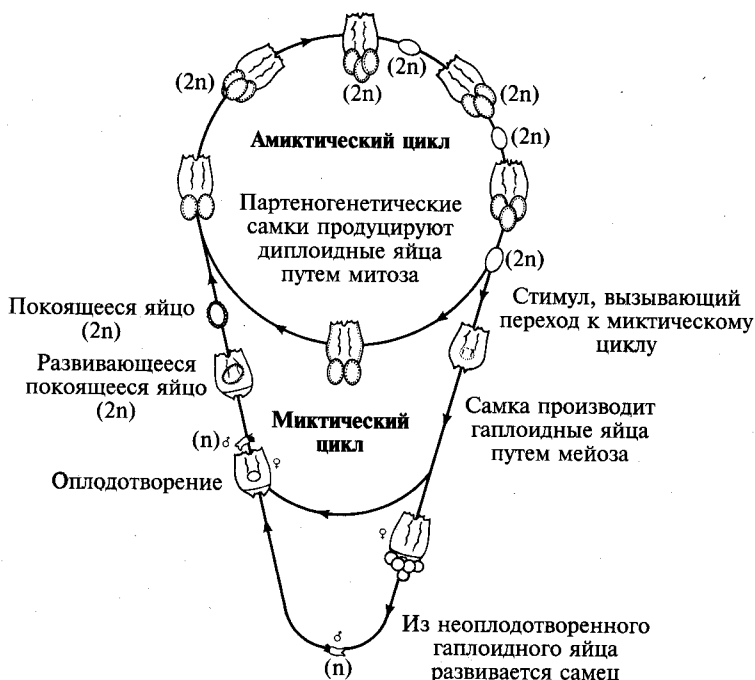


Рис. 23.21. Жизненный цикл моногононтной коловратки *Brachionus leydigi*.

Этот вид живет во временных водоемах. Коловратки вылупляются из покоящихся яиц с таянием снега и первыми весенними дождями, чтобы начать первый амиктический цикл. Повышение температуры воды в середине лета стимулирует продукцию миктических яиц. В фазе покоящихся яиц вид переживает жаркий период, во время которого водоем пересыхает. С осенними дождями наступает второй амиктический цикл. Холода стимулируют продукцию миктических яиц, и в фазе покоящихся яиц вид переживает зиму (с изменениями из Koste W. 1978. *Rotatoria*. Gebrüder Bornträger, Berlin. P. 34)

Амиктические яйца развиваются быстро, и выход коловратки из яйца наступает через 12—24 ч. Этот процесс подобен партеногенетическому размножению бделлоидных.

Яйца моногононт второго типа, называемые **миктическими яйцами**, также имеют тонкую оболочку, но они являются продуктом мейоза и гаплоидны. Если эти яйца не оплодотворяются, они развиваются в гаплоидных самцов с гаплоидной спермой.

Миктические (гаплоидные) яйца, оплодотворенные спермой одного из самцов, секретируют мощную, устойчивую, часто скульптурированную оболочку (рис. 23.19, В, Г). Эти яйца

называются **покоящимися** (спящие яйца, «зимние» яйца). Покоящиеся яйца диплоидны, и из них в конце концов развиваются диплоидные самки. В отличие от имеющих тонкую оболочку неоплодотворенных амиктических и миктических яиц, которые развиваются примерно за сутки, покоящиеся яйца содержат зародыш в состоянии диапаузы, способный противостоять пересыханию, экстремальным температурам и прочим неблагоприятным условиям, и могут не развиваться в течение нескольких месяцев или даже лет. В лаборатории было получено потомство из более чем 20-летних покоящихся яиц. Самка может производи-

ровать амиктические либо миктические яйца, но не те и другие одновременно, при этом тип производимых яиц, по-видимому, определяется во время развития ооцита.

Механизм воспроизводства у моногононтных коловраток является циклическим и сезонным, но меняется в зависимости от вида. В типичном цикле весеннее повышение температуры индуцирует прерывание диапаузы покоящихся зимних яиц, завершение их развития и рождение амиктических самок (рис. 23.21). Весной и в начале лета эти амиктические самки производят несколько поколений партеногенетических самок, продолжительность жизни каждой из которых составляет одну-две недели. Популяции моногононт большую часть времени проводят в этой амиктической фазе жизненного цикла. В конце весны или начале лета, когда численность такой популяции достигает максимума, некоторые факторы приводят к тому, что самки становятся миктическими и продуцируют гаплоидные яйца, которые, оставаясь неоплодотворенными, развиваются в гаплоидных самцов. Самцы оплодотворяют миктических самок, и образуются диплоидные покоящиеся яйца. Эти яйца позволяют виду дожить до следующего сезона. При пересыхании пруда или ручья они могут распространяться птицами или ветром.

Коловратки, населяющие крупные постоянные пресные водоемы, могут претерпевать несколько циклов и давать несколько популяционных пиков в течение теплых месяцев или могут быть представлены в течение всего года. Начало миктического цикла индуцируется специфическими факторами окружающей среды, такими, как высокая плотность популяции или изменения в длине светового дня, температуре, либо количестве и качестве

пищи. Значение этих факторов меняется, равно как и отношение между двумя типами цикла и временами года. Амиктические яйца, несмотря на то что называются «летними», могут производиться в любое время года, так же как и покоящиеся яйца, в зависимости от отдельных адаптаций жизненного цикла каждого вида. Альтернативный типичному жизненный цикл приведен на рис. 23.21.

Процесс чередования миктического и амиктического размножения называется **гетерогония**. У коловраток он, вероятно, является адаптацией к существованию в пресноводных местообитаниях со сменой благоприятных и неблагоприятных условий окружающей среды. Амиктическая фаза делает возможным очень быстрое заселение местообитания — озера или пруда — при наступлении благоприятных условий после зимы или засухи. Некоторые виды способны удваивать свою популяцию каждые два дня. Половая фаза, обеспечивая преимущества полового размножения популяции, позволяет выживать в неблагоприятных условиях и расселяться в виде покоящихся яиц, устойчивых к внешним воздействиям. Широкое географическое распространение видов коловраток частично определяется легкостью разнесения покоящихся яиц по суше. Ветвистоусые рачки *Cladocera* (другой важнейший таксон пресноводного зоопланктона) тоже характеризуются гетерогонией, имеют амиктические и миктические яйца, устойчивые к воздействиям извне, и такое же широкое географическое распространение.

РАЗВИТИЕ

Коловраткам присуще видоизмененное спиральное дробление. Митотические деления завершаются на ран-

ней стадии развития, и особи выходят из яйца с полным набором клеток или ядер, присущим тому или иному виду. Постэмбриональный рост является результатом увеличения размеров клеток, объема межклеточных пространств, но не увеличения числа клеток. Развитие детерминированное и прямое, настоящей личиночной стадии нет. Самцы половозрелы с момента выхода из яйца и вообще не растут. Самки свободноплавающих видов рождаются со всеми чертами взрослых и видоспецифическим числом ядер. Они достигают половой зрелости после периода роста в течение нескольких дней. Например, обыкновенная бделлоидная коловратка *Philodina roseola* имеет среднюю продолжительность жизни 48 дней, при этом взрослая особь в 28 раз тяжелее только что отродившейся, несмотря на то же число клеток. Самка откладывает за свою жизнь 45 яиц, время генерации (период между выходом особи из яйца и появлением ее первого потомства) составляет четыре дня.

Сидячие коловратки после отрождения проходят свободноплавающую стадию, иногда рассматриваемую как личинка, которая морфологически очень похожа на свободноплавающие виды. Через короткий промежуток времени эта «личинка» прикрепляется к субстрату, используя клейкие выделения pedalных желез, и у нее развиваются признаки взрослой сидячей особи.

РАЗНООБРАЗИЕ ROTIFERA

Monogononta^C: Таксон включает около 1 600 видов, объединенных в 95 родов. Размножение главным образом партеногенетическое, иногда двуполое с карликовыми непитающимися самцами. Имеется один гер-

мовителлярный. Жизненный цикл — гетерогонный. Гаметы образуются путем митоза или мейоза. Желудок имеет клеточное строение. Преимущественно бентосные, свободноплавающие или прикрепленные животные, но примерно 100 пресноводных видов ведут планктонный образ жизни.

Ploima^O: Крупный таксон, объединяющий большинство видов коловраток, включает 17 семейств. Водные бентосные и планктонные (много) виды. Панцирь имеется или отсутствует, иногда укороченный или мешковидный. Обычно два пальца на ноге. Ресничная корона без буккального поля; циркумапикальная полоска не ограничена трохусом и цингулюмом. Наиболее важные семейства: Asplanchnidae, Brachionidae, Synchaetidae, Notommatidae и Trichoceridae. Наиболее важные роды: *Albertia*, *Asplanchna*, *Brachionus*, *Chromogaster*, *Dicranophorus*, *Drilophaga*, *Euchlanis*, *Gastropus*, *Keratella*, *Notommata*, *Polyarthra*, *Proales*, *Synchaeta*.

Flosculariaceae^O: Некоторые формы сидячие, с выделяемыми трубками; остальные планктонные и свободноплавающие. Многие планктонные коловратки принадлежат к этому отряду. Пальцев обычно нет. Корона имеет хорошо выраженные трохус и цингулюм; мастакс маллеорамический. Включают шесть семейств, в том числе Flosculariidae, Hexarthridae, Conochilidae, Testudinellidae. *Conochilus*, *Floscularia*, *Hexarthra*, *Testudinella*, *Trochosphaera*.

Collothecaceae^O: Большинство видов — сидячие. Рот находится на дне неглубокой ротовой воронки. Передний конец часто окружен руками с пучками щетинок. Некоторые виды имеют ресничную корону. Нога заключена в желеобразный

чехол. Мастакс частично редуцированный, склериты мастакса крючковидные. Имеются педальные железы, но пальцы отсутствуют. Важное семейство Collothecidae. *Acyclus*, *Collotheca*, *Cupelopagis*, *Stephanoceros*. **Bdelloidea**^C: Парные гермовителляррии; самцы отсутствуют; размножение только партеногенетическое. Бентосные или почвенные виды. Около 350 видов, 18 родов. Некоторые виды живут в пленке капиллярной воды, покрывающей почвенные частицы и мхи. Передний конец вытягивается; обычно имеется два трохальных диска и цингулюм. Мастакс приспособлен к перетиранию пищи при помощи уплощенных ункусов и редуцированного фулькрума. Желудок синцитиальный. Два гермовителляррия. Телескопическое цилиндрическое тело обычно состоит из 16 колец. Включают плавающие и ползающие виды. Гаметы (амиктические яйца) диплоидные, образуются митотически. Включают четыре семейства, в том числе *Philodinidae* и *Habrotrichidae*. *Adineta*, *Embata*, *Henoceros*, *Philodina*, *Rotaria*, *Zelinkiella*.

SEISONIDA^C

К *Seisonida* относят всего два вида, которые иногда рассматривают как представителей коловраток. Оба вида являются эктопаразитами карапакса примитивного высшего ракообразного *Nebalia*. Пищей им служат детрит и яйца хозяина. Виды принадлежат к роду *Seison* (рис. 23.22), и хотя у них имеется много черт, общих с коловратками, существуют важные отличия. Сейсониды имеют размеры около 3 мм. Они значительно крупнее других коловраток, которые, как правило,

меньше 0,5 мм. Ресничная корона редуцирована до нескольких скоплений щетинок и, в отличие от таковых у коловраток, не участвует ни в питании, ни в передвижении. Мастакс аберрантный, и сравнивать его с таковым у коловраток сложно. Он имеет уникальное строение, характерен только для сейсонид, а гомология его склеритов с таковыми у коловраток прослеживается с трудом. Мастакс сейсонид состоит из крупного фулькрума, двух манубриумов и нескольких небольших склеритов.

В отличие от типичных коловраток виды рода *Seison* имеют два пола и размножение исключительно двуполое. Самцы немного мельче и менее многочисленны, чем самки. Яичники лишены вителляриев, а у самцов нет пениса. Формирующие яйца одного типа, они образуются половым путем посредством оплодотворения. Самка прикрепляет яйцо на стебельке к жаб-

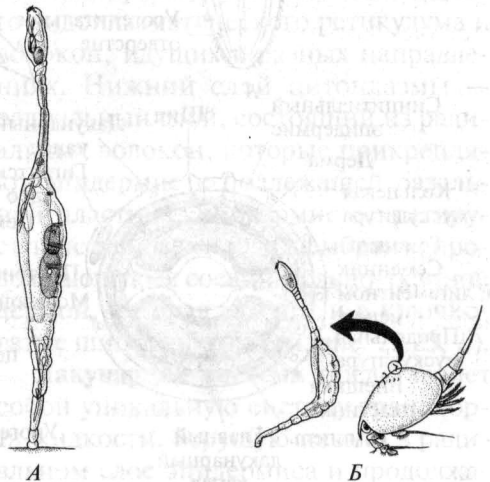


Рис. 23.22. *Seisonida*:

А — сейсонид *Seison*; Б — морской эктопаразит *Seison annulatus* прочно прикрепляется к карапаксу ракообразного *Nebalia*, используя хорошо развитый палец (А — из Hyman L. H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. P. 106. Перепечатано с разрешения)

рам хозяина. Развитие *Seison* не изучено. Гонады парные у обоих полов, сперма упакована в сперматофоры. *Seison* передвигается, как пиявка, прикрепляясь к субстрату при помощи короны спереди и пальца сзади. Раздельнополость, парные гонады, отсутствие вителлярия и пениса, почти полное отсутствие полового диморфизма и возможность образовывать яйца являются примитивными признаками, отличающими *Seisonida* от типичных *Rotifera*.

ACANTHOCEPHALA^P

Скребни (*Acanthocephala*; рис. 23.23, А) — таксон, состоящий примерно из 1150 видов относительно крупных паразитических червеобразных *Gnathifera*. Полость тела представлена обширной гемоцелью, пищеварительного тракта нет, а многие ткани синцитиальны и характеризуются эутелией. Пища абсорбируется через эпидермис и разносится с помощью уникальной внутриэпидермальной лакунарной системы.

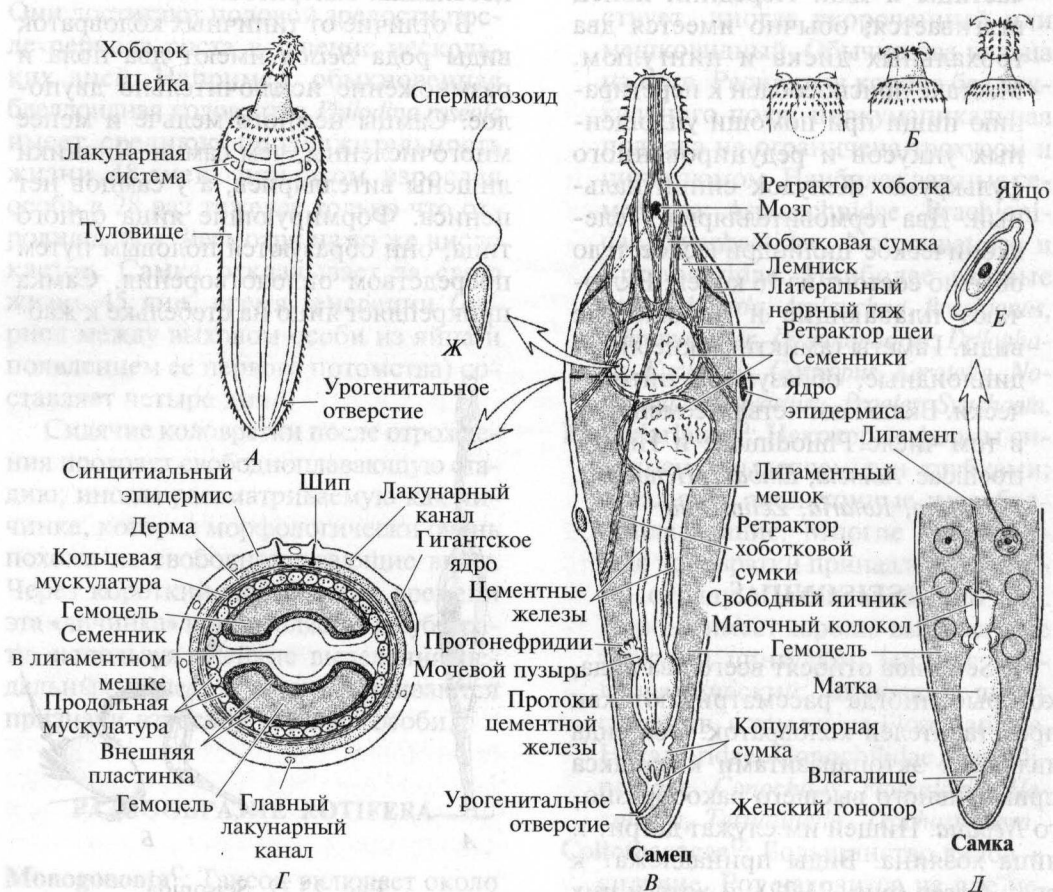


Рис. 23.23. *Acanthocephala*:

А — внешний вид обобщенного скребня, демонстрирующий лакунарные каналы в эпидермисе; Б — стадии выворачивания хоботка; В — внутреннее строение самца скребня; Г — поперечный разрез через туловище самца; Д — внутреннее строение заднего конца туловища самки; Е — яйцо; Ж — сперматозоид с передним жгутиком; В, Д — вид сбоку

Все скребни являются эндопаразитами, и для завершения жизненного цикла им требуется два хозяина. Личинки паразитируют в членистоногих, а взрослые живут в пищеварительном тракте позвоночных, особенно часто у рыб (а также у представителей всех других классов позвоночных, включая млекопитающих. — *Примеч. ред.*). Цилиндрическое тело взрослых скребней удлинненное и состоит из туловища и короткого переднего шипастого хоботка, втягивающегося внутрь, который соединяется с туловищем шейкой. Туловище часто покрыто шипами, а у некоторых снаружи сегментировано.

Окраска скребней преимущественно белая, но у некоторых видов может колебаться от красного до бурого. Длина тела 1—2 см, хотя один вид *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (гигантский свиной скребень) может достигать 80 см. Хоботок покрыт характерными искривленными шипами, от которых происходит название «*Acanthocephala*» — шипастая голова. Анатомическое и молекулярное сходство свидетельствует о тесных эволюционных связях между скребнями, коловратками и сейсонидами (см. рис. 23.26).

Стенка тела скребней включает эпидермис, соединительно-тканную дерму, слой кольцевых мышц и слой продольных мышц. Эпидермис толстый, синцитиальный, эпителий имеет сложное слоистое строение. Он характеризуется эутелией и имеет более или менее постоянное и видоспецифичное число ядер (от 6 до 20). Количество ядер мало, хотя они очень велики (до 5 мм в диаметре!). В районе расположения ядер заметны прозрачные вздутия на поверхности тела (см. рис. 23.23, Б, В).

Синцитиальный эпидермис секретирует снаружи тонкий внешний гликокаликс, который, как и у коловра-

ток, не является истинной кутикулой с настоящей структурой. Вместо этого прочность эпидермиса обеспечивается тонкой интрасинцитиальной пластинкой (терминальной сетью). Она состоит из белковых фибрилл и находится внутри эпидермиса под плазматической мембраной (рис. 23.24). Плазматическая мембрана образует многочисленные впячивания — **крипты**, которые пронизывают скелетную пластинку, проникая в синцитий на некоторую глубину (см. рис. 23.24). Крипты открываются на поверхности порами, которые, как предполагается, увеличивают площадь поверхности пищевой абсорбции и являются местом формирования пиноцитозных пузырьков. Таким образом, функция крипт состоит в переносе пищевых молекул через покровы. Обилие крипт и их каналов придает исчерченность поверхностному слою цитоплазмы. Более толстый слой, лежащий под исчерченным, — «войлочный» слой — состоит преимущественно из гладкого эндоплазматического ретикулума и волокон, идущих в разных направлениях. Нижний слой цитоплазмы — радиальный слой, состоящий из радиальных волокон, которые прикрепляют эпидермис к подлежащей базальной пластине. Эпидермис секретирует толстую базальную мембрану, продолжающуюся соединительно-тканной дермой, которая заходит и в крючковые шипы хоботка (см. рис. 23.23, Г).

Лакунарная система представляет собой уникальную систему транспорта жидкости, берущую начало в радиальном слое эпидермиса и продолжающуюся в мускулатуру и лемниски стенки тела (см. рис. 23.23, А, Г). Детали ее строения варьируют у представителей разных таксонов *Acanthocephala*. В типичном случае лакунарная система состоит из дорсальных,

вентральных и иногда латеральных продольных каналов в эпидермисе, кольцевых каналов, которые также расположены в эпидермисе и соединяют между собой дорсальные и вентральные каналы, а также включает обильно анастомозирующие каналы вокруг и внутри мышц и каналы в лем-

нисках (см. далее). На электронной микрофотографии канал выглядит как лишенная органелл полость. Дыхательные пигменты в жидкости каналов отсутствуют. Сокращения мышц стенки тела, вероятно, обеспечивают движения жидкости по системе каналов. Эта функция может являться ос-

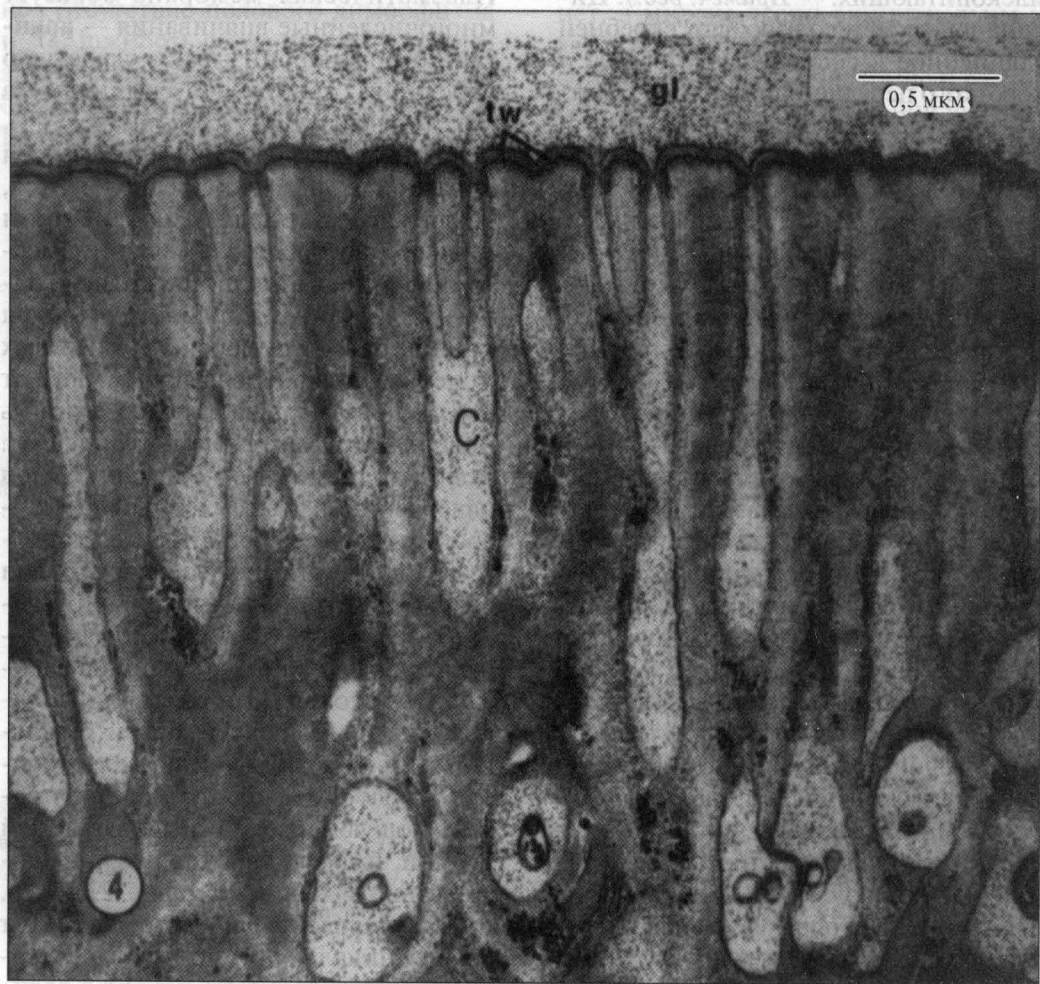


Рис. 23.24. Acanthocephala. (Электронная микрофотография, масштабная линейка — 0,5 мкм)

Электронная микрофотография наружного (исчерченного) слоя синцитиального эпидермиса скребня *Moniliformis dubius*. На снимке показана лишь небольшая часть всей толщины эпидермиса. Как у коловраток, эпидермис скребня апикально поддерживается внутрисинцитиальной скелетной пластинкой (tw — терминальная сеть) из белковых филаментов и имеет ряд впячиваний (крипты — C), которые открываются порами на поверхность тела. Войлочный слой, радиальный слой и лакунарные каналы не видны на фотографии. Отмечен также внеклеточный гликокаликс (gl), или истинная кутикула, с внешней стороны мембраны

новной для мускулатуры стенки тела. У скребней, лишенных пищеварительного тракта, питательные вещества, по-видимому, всасываются путем диффузии либо эндоцитоза из полости крипт и переносятся в лакунарную систему, откуда они диффундируют в мышцы и гемолимфу. Гигантские эпидермальные ядра расположены глубоко в цитоплазме рядом с дорсальными и вентральными продольными лакунарными каналами. Лакунарная система может эффективно функционировать как система общего транспорта в условиях синцитиальной организации при отсутствии промежуточных клеточных мембран.

Под эпидермисом находится толстая сложная базальная пластина и соединительно-тканная дерма (см. рис. 23.23, Г). Мускулатура стенки тела, расположенная внутри дермы, состоит из последовательно расположенных слоев кольцевых и продольных гладких мышц (см. рис. 23.23, Г). Оба слоя мышц внедрены в толстый фиброзный внеклеточный матрикс, выступающий полость тела. Мышечные клетки полые, они содержат толстую фиброзную пластинку, которая пронизана каналами лакунарной системы. Движения скребней обеспечиваются преимущественно за счет хоботковой системы, которая подразделяется на собственно хоботок, хоботковую сумку, и шейными мышцами-ретракторами. Хоботок и шейка могут втягиваться в мускулистую **хоботковую сумку** в передней части туловища (см. рис. 23.23, Б, В). Втягивающийся хоботок и крючья обеспечивают передвижение и прикрепление в кишечнике окончательного хозяина, а также дают личинке возможность мигрировать в промежуточном хозяине. Хоботок используется главным образом для заякоривания в кишечнике

хозяина при перистальтических сокращениях. Когда хоботок выдвигается, его искривленные шипы внедряются в стенку кишечника. При втягивании хоботка шипы выходят из ткани и червь высвобождается. И хоботок, и шейка имеют систему продольных мышц-ретракторов, которые втягивают хоботок и шейку в хоботковую сумку. Сокращение кольцевых мышц хоботковой сумки и стенки тела сжимает жидкость хоботковой сумки, что приводит к выдвигению хоботка.

У скребней нет функционирующего пищеварительного тракта, рта или анального отверстия. Пища всасывается через покровы и разносится лакунарной системой по всему телу. Тяж из клеток энтодермы, известный как **лигамент**, проходит посредине гемоцеля от шейки до гонопора и предположительно является рудиментом кишечника. У большинства скребней лигамент несет один или два **лигаментных мешка** (см. рис. 23.23, Г). Эти полые удлинённые мешки висят в гемоцеле вблизи места прикрепления лигамента к хоботковой сумке или около нее спереди и тянутся до придаточных репродуктивных органов на заднем конце тела (см. рис. 23.23, В, Г). Стенка лигаментного мешка не клеточная и составлена коллагеновой соединительной тканью. Мешки содержат гонады и открываются сзади в полости придаточных репродуктивных органов (см. рис. 23.23, В, Г). Заполненная жидкостью между стенкой тела и энтодермальными лигаментными мешками крупная полость тела не имеет эпителиальной выстилки и представляет собой гемоцель (псевдоцель).

Лемниски — два крупных впячивания, лежащих с каждой стороны шейки рядом с хоботковой сумкой (см. рис. 23.23, В). Они проходят в гемоцель туловища и заполнены жидко-

стью с высокой концентрацией гликогена и липидов. Их функция неизвестна. Предложено несколько объяснений функции лемнисков: участие в работе гидравлической системы хоботка, проведение питательных веществ (особенно липидов), выделение и жидкостный транспорт. Лемниски заключены внутри мышц-ретракторов шейки. Эти мышцы сдавливают лемниски, которые содержат расширение лакунарной системы.

Экскреторные органы у большинства скребней неизвестны. У представителей одного семейства имеются два синцитиальных протонефридия, которые открываются общим выделительным каналом в репродуктивные протоки. Протонефридии несут 30 и более расположенных в гемоцеле терминальных клеток с многоресничным мерцательным пламенем.

Нервная система состоит из переднего церебрального ганглия, парных генитальных ганглиев, двух латеральных продольных нервов и многих мелких специализированных нервов мышц стенки тела и апикальных органов. Церебральный ганглий характеризуется эутелией и у разных видов содержит от 50 до 110 клеток. Его строение типично для церебрального ганглия беспозвоночных: внешний слой тел клеток окружает внутренний нейропил из аксонов и синапсов. Он иннервирует органы чувств и мышцы хоботка. У скребней нет рта, поэтому трудно понять, является ли мозг дорсальным или вентральным. Одни специалисты считают мозг скребней дорсальным, а другие — вентральным, в отличие от дорсального мозга большинства билатерально-симметричных животных, включая тесно связанных с ними коловраток. Два латеральных продольных нерва выходят из церебрального ганглия и тянутся к стенке

тела, где они разделяются на передний и задний продольные нервы. Задние латеральные нервы иннервируют задние мышцы стенки тела и проходят к генитальным ганглиям. Сенсорная система у скребней развита слабо, как это часто бывает у паразитов. На кончике хоботка имеется апикальный орган, несущий, вероятно, выделительную и чувствительную функции. Пара латеральных органов чувств расположена в основании хоботка. Прочие чувствительные структуры связаны с пенисом и сумкой самцов.

Скребни раздельнополы, гонопор находится близ заднего конца туловища. Оплодотворение внутреннее, с копуляцией. Мужская половая система включает два семенника, копуляторную сумку, способный выдвигаться пенис, цементные железы и прочие придаточные структуры (см. рис. 23.23, В). Семенники содержатся в лигаментном мешке и поддерживаются им, они связаны с копуляторной сумкой и пенисом семенным протоком, образованным лигаментным мешком. Это строение подобно таковому у самцов коловраток, у которых семенник поддерживается рудиментарным кишечником. Сперматозоиды, как и у коловраток, имеют передний жгутик (см. рис. 23.23, Ж).

Пенис представляет собой пальцевидное выпячивание в основании копуляторной сумки. Во время копуляции сумка и затем пенис выдвигаются через мужское уrogenитальное отверстие. Копуляторная сумка самца втягивает задний конец тела самки, включая ее гонопор. Пенис входит в половое отверстие самки и изливает сперму в матку. Сперма проникает в гемоцель самки и затем — в яичники, где и происходит оплодотворение. После копуляции самец накладывает временную слизистую пробку на гонопор сам-

ки. Материал пробки секретируется цементными железами самца.

У самок яичник распадается на фрагменты. Они называются **свободными яичниками** (яйцевыми шарами) и свободно плавают в гемоцеле (см. рис. 23.23, Д). Ооцит оплодотворяется находясь еще в яичнике, мейоз завершается, и покрытая оболочкой зигота выходит в гемоцель, где протекает ее развитие и завершается образованием **личинки-акантора**, одетой оболочкой (которую иногда рассматривают как яйцевую). На поздних этапах развития клеточные мембраны дегенерируют и большинство зародышевых тканей становятся синцитиальными. Акантор имеет венчик крючьев на переднем конце тела. Яйца проходят в воронковидный мышечный орган — **маточный колокол**, который открывается в мускулистую матку (см. рис. 23.23, Д). Мышечный сфинктер (= влагалище) регулирует выход яиц из матки. Гonoпор самки субтерминальный, но ввиду отсутствия ориентиров неясно, является ли он дорсальным, как у коловраток, или вентральным. Гonoпор открывается на той же самой стороне, где располагается мозг, так что если мозг дорсальный, таким же является и гonoпор.

«Яйца» (инкапсулированные личинки) выбрасываются через гonoпор в кишечник постоянного хозяина и выводятся наружу с фекалиями хозяина. Капсулы поедаются насекомыми, например тараканами или личинками жуков, или водными ракообразными, например бокоплавами (рис. 23.25),



Рис. 23.25. Acanthocephala.

Жизненный цикл скребня *Polymorphus minutus*, паразитирующего в кишечнике дикой водоплавающей птицы и домашних уток. Зародышевые яйца *Polymorphus* выходят из утки с фекалиями и попадают в воду. Затем яйца поедаются бокоплавом *Gammarus*. Акантор выходит из яйца в кишечнике рачка, пробуравливает стенку кишечника и попадает в гемоцель. Пройдя стадию акантеллы, паразит инцистируется (стадия цистаканта), приобретает ярко-оранжевый цвет, становится хорошо заметным сквозь прозрачную стенку тела бокоплава. Заражение уток происходит, когда они поедают бокоплавов (из Lyons K. M. 1978. *The Biology of Helminth Parasites*. Edward Arnold Publishers, Ltd., London. P. 7)

равноногими или ракушковыми рачками. Личинка-акантор выходит из капсулы, пробуравливает стенку кишечника промежуточного хозяина и поселяется в его гемоцеле. Акантор использует оснащенный крючьями передний конец для того, чтобы проникать в ткани хозяина. В промежуточном хозяине акантор проходит через стадию **акантеллы**, а затем становится инцистированным **цистакантом**. Когда промежуточный хозяин поедается рыбой, птицей или млекопитающим, цистакант выходит из цисты и молодой червь прикрепляется к стенке кишечника позвоночного при помощи снабженного крючьями хоботка. Червь может открепляться от кишечника и менять положение, втягивая хоботок.

По сравнению с плоскими червями и круглыми червями скребни — менее распространенные паразиты. Однако иногда скребни вызывают тяжелые поражения кишечника позвоночного хозяина. Однажды около 1000 скребней было обнаружено в кишечнике утки и 1154 — в кишечнике тюленя.

Хотя все современные скребни — паразиты, один вымерший вид — *Ottoia prolifica* из среднекембрийских сланцев (формация Берджесс-Шейл), мог быть свободноживущим хищником или детритофагом. Впрочем, принадлежность *Ottoia* к этому типу сомнительна. Многие палеонтологи рассматривают *Ottoia* как древнюю приапулиду.

Как скребням, так и коловраткам присущ синцитиальный эпидермис с внутрисинцитиальной скелетной пластинкой. Представители обоих таксонов имеют сперматозоиды с передним жгутиком, инвагинации плазматической мембраны эпидермиса и втягиваемый передний конец. Еще одно морфологическое сходство — семенник,

поддерживаемый зачаточным кишечником. Существуют молекулярные доказательства (сходство последовательностей нуклеотидов в гене 18S рРНК) того, что скребни родственны бделлоидным коловраткам. *Acanthocephala* имеют много признаков, общих с приапулидами, но их интрасинцитиальная скелетная пластинка коренным образом отличается от истинной внеклеточной кутикулы приапулид, и, вероятно, два этих класса не связаны между собой. Утрата кишечника является вторичным признаком (аутапоморфией) *Acanthocephala*.

РАЗНООБРАЗИЕ ACANTHOCEPHALA

Archiacanthocephala^C: Паразиты птиц и млекопитающих; промежуточные хозяева — многоножки и насекомые. Главные лакунарные каналы — дорсальные и вентральные. Два лигаментных мешка, которые распадаются у репродуктивных самок. Протонефридии имеются у животных одного семейства. *Macracanthorhynchus*, *Mediorhynchus*, *Moniliformis*, *Oligacanthorhynchus*, *Prosthenorchis*.

Еоacanthocephala^C: Паразиты рыб, земноводных, пресмыкающихся; промежуточные хозяева — ракообразные. Главные лакунарные каналы — дорсальные и вентральные. Два лигаментных мешка, сохраняющиеся у репродуктивных самок. *Neoechinorhynchus*.

Palaeacanthocephala^C: Самый крупный таксон с наибольшим разнообразием. Паразиты всех классов позвоночных; промежуточными хозяевами обыкновенно являются ракообразные. Главные лакунарные каналы — латеральные. Один лигаментный мешок, распадающийся у реп-

родуктивных самок. *Acanthocephalus*, *Echinorhynchus*, *Leptorhynchoides*, *Polymorphus*.

ФИЛОГЕНИЯ GNATHIFERA

Gnathifera объединяют Gnathostomulida, Micrognathozoa, Rotifera, Seisonida и Acanthocephala (рис. 23.26).

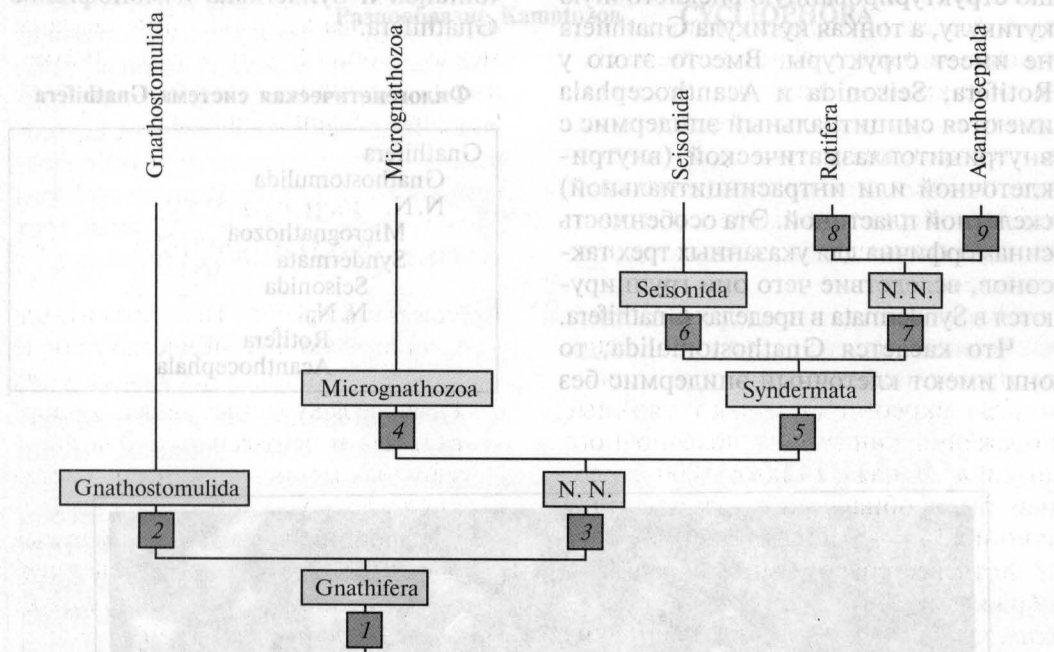


Рис. 23.26. Филогения Gnathifera. Положение Micrognathozoa не определено, как и взаимоотношение внутри Syndermata. Разумным кажется включить Micrognathozoa в качестве таксона, сестринского для Gnathostomulida, и Acanthocephala — как таксон, сестринский для Seisonida:

1 — **Gnathifera**: кутикулярные глоточные челюсти с электронно-прозрачной оболочкой и плотным ядром; 2 — **Gnathostomulida**: гермафродиты со сложной репродуктивной системой; 3 — **N.N.**: эпидермис имеет внутриклеточную скелетную пластинку. На дорсальной и латеральных сторонах туловища отсутствуют локомоторные реснички; 4 — **Micrognathozoa**: имеются вентральные цилиофоры, кутикулярная ротовая пластинка. Эпидермис клеточный, внутриклеточная скелетная пластинка. Кутикулярный ротовой аппарат очень сложный, с тремя парами челюстей и дополнительными структурами; 5 — **Syndermata**: эпидермис синцитиальный, с внутрисинцитиальной скелетной пластинкой. Эутелия в эпидермисе. Сперматозоиды имеют передний жгутик; 6 — **Seisonida**: эпизойные. Реснички головного конца представлены несколькими пучками щетинок. Челюстной аппарат с передней кутикулярной муфтой; 7 — **N.N.**: сперматозоиды не имеют акросомы; 8 — **Rotifera**: на голове имеется ресничная корона, непарная ретроцеребральная железа. У самок есть вителлярий. Партогенетическое размножение; 9 — **Acanthocephala**: эндопаразиты с жизненным циклом, включающим двух хозяев. Кишечник утрачен (из Kristensen R. M. and Funch P. 2000. *Micrognathozoa: A new class with complicated jaws like those of Rotifera and Gnathostomulida*. J. Morphol. 246: 1—49)

либо из этих таксонов. Поскольку скребни не имеют рта и кишечника, челюстей у них тоже нет и это затрудняет сравнение группы с другими Gnathifera.

Наиболее важным доказательством монофилии Gnathifera является организация скелетных структур. У Cyclo-neuralia и Panarthropoda скелет представляет собой секретируемую, хорошо структурированную внеклеточную кутикулу, а тонкая кутикула Gnathifera не имеет структуры. Вместо этого у Rotifera, Seisonida и Acanthocephala имеются синцитиальный эпидермис с внутрицитоплазматической (внутриклеточной или интрасинцитиальной) скелетной пластиной. Эта особенность синаморфична для указанных трех таксонов, вследствие чего они группируются в Syndermata в пределах Gnathifera.

Что касается Gnathostomulida, то они имеют клеточный эпидермис без

цитоплазматического скелета, а у Micrognathozoa есть и клеточный эпидермис, и цитоплазматический скелет. Таким образом, оба таксона исключаются из Syndermata, но их взаимоотношения друг с другом неясны. Micrognathozoa, имея одновременно признаки Syndermata и Gnathostomulida, кажутся связанными с теми и другими и поддерживают связь между Gnathostomulida и Syndermata и монофилию Gnathifera.

Филогенетическая система Gnathifera

Gnathifera
Gnathostomulida
N. N.
Micrognathozoa
Syndermata
Seisonida
N. N.
Rotifera
Acanthocephala

ГЛАВА

24

KAMPTOZOA^P
AND CYCLIOPHORA^PKAMPTOZOA^P

Форма тела

Внутреннее строение
и функции

ФИЛОГЕНИЯ

KAMPTOZOA

Разнообразие Kamptozoa

CYCLIOPHORA^P

Форма тела

Размножение
и жизненный цикл

Экология

ФИЛОГЕНИЯ

CYCLIOPHORA



Положение Kamptozoa в системе всегда было проблемой для зоологов. Хотя камптозои являются первичноротыми (трохозойными), они не имеют однозначных связей ни с одним из прочих таксонов, а их сестринская группа не выявлена. Поскольку Kamptozoa обладают некоторыми признаками, сближающими их с недавно открытым таксоном Cuscliphora (родственные связи которого также неясны), мы решили рассматривать их вместе. И те и другие мелкие организмы (обычно менее 1 мм). У них проявляется большинство характерных особенностей, которые имеются у организмов малых размеров (эти особенности рассматриваются в гл. 9, «Знакомство с Bilateria», т. 1).

КАМПТОЗОА^Р

Kamptozoa (= Entoprocta) включают приблизительно 150 известных видов мелких сидячих, преимущественно морских, колониальных (реже одиночных) животных. Их название происходит от греческого *kampte*, означающего «сгибать» или «кивать», потому что в случае опасности они пригибают стебелек к субстрату. Kamptozoa представляют собой монофилетический таксон Trochozoa. Они не имеют отчетливых признаков сходства с каким-либо другим таксоном, кроме, быть может, Cuscliphora.

За исключением единственного пресноводного рода *Urnatella* (см. рис. 24.1, А), все камптозои являются морскими организмами. Они живут, прикрепившись к твердым субстратам, таким, как камни, раковины, сваи, либо к животным. Многие ведут эпи-

зойный образ жизни на губках, полихетах, мшанках, асцидиях и других морских беспозвоночных или являются их комменсалами. Космополитная пресноводная *Urnatella gracilis* может быть обнаружена практически на любом твердом субстрате, в том числе на утонувшей древесине, сваях, раковинах, растениях и камнях в ручьях, либо в литоральной зоне озер и водохранилищ. Представители семейства Loxosomatidae — комменсалы других беспозвоночных, они ведут одиночный образ жизни, представители остальных трех семейств колониальные животные.

ФОРМА ТЕЛА

Колонии камптозой состоят из связанных между собой зооидов, высота каждого из которых около 1 мм. У разных видов высота отдельной особи может колебаться от 0,1 до 7 мм. Тело (рис. 24.2, В) состоит из **чашечки**, которая содержит внутренние органы, и **стебелька**, посредством которого чашечка прикрепляется к субстрату (рис. 24.1, А, Б). Обращенная к субстрату сторона чашечки, согласно эмбриологическим исследованиям, является дорсальной стороной тела, вентральная сторона чашечки несет по краю кольцевой **щупальцевый венчик**, имеющий от 8 до 30 плотных щупалец.

Пространство, ограниченное щупальцами (атриум), содержит на переднем конце рот, а на заднем — анальное отверстие (рис. 24.3). В отличие от Lophophorata, рот и анальное отверстие расположены внутри кольца щупалец, отсюда альтернативное и широко известное название — Entoprocta, означа-

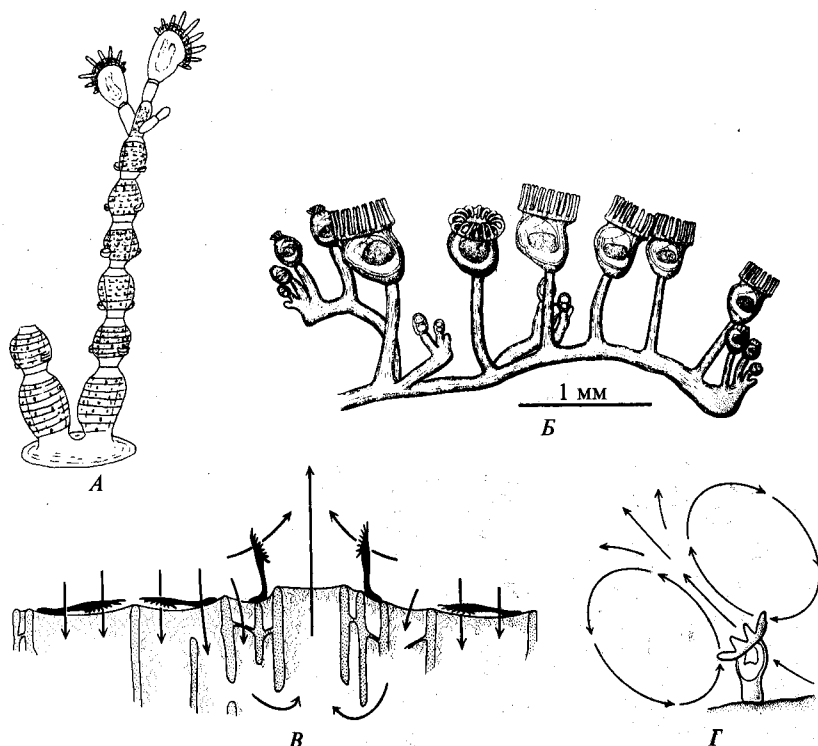


Рис. 24.1. Kamptozoa:

А — пресноводный вид *Urnatella gracilis*; Б — часть колонии морского вида *Pedicellina*; В — схема колонии *Loxosomella vivipara* — комменсала морской губки, состоящей из пяти особей. Несмотря на способность самостоятельно генерировать питающие потоки, эти комменсалы пользуются потоком воды, создаваемым губкой (стрелки); Г — потоки воды вокруг питающего зооида (А — с изменениями по Leidy, 1884, из Pennak, 1953; Б и Г — из Nielsen C. 1964. *Studies on Danish Entoprocta. Ophelia* 1: 1—76; В — из Nielsen C. 1996. *On the life-cycle of some Loxosomatidae (Entoprocta). Ophelia* 3: 221—247)

ющее «внутреннее анальное отверстие». Основания щупалец соединены кожной складкой — мембраной, которая натягивается, когда щупальца сокращаются и складываются внутри атриума.

У одиночной *Loxosomella* тело состоит из одной чашечки и одного стебелька (см. рис. 24.1, В, Г). У колониальных форм несколько стебельков могут отходить от общего прикрепительного диска (см. рис. 24.1, А), или столона. У *Pedicellina* многочисленные стебельки отходят от горизонтального столона (см. рис. 24.1, Б) или от опорных ветвящихся стеблей. У некоторых форм

стебелек отделен от чашечки перетяжкой и может быть разделен на короткие цилиндры, или сегменты (см. рис. 24.1, А). Стебелек снабжен продольными мышцами. У многих видов (таких как *Barentsia*) сегменты сгибаются волокнами продольных мышц, что при быстром сокращении создает кивающее движение чашечки (см. рис. 24.2, В). Многие одиночные виды *Loxosoma* и *Loxosomella* могут перемещаться на своих стебельках, которые имеют на базальном конце присоску, в то время как другие, например *Loxosoma agile*, двигаются кувырками (см. рис. 24.2, Г).

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

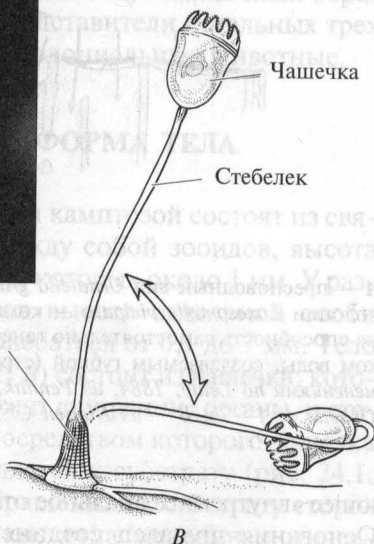
СТЕНКА ТЕЛА И ГЕМОЦЕЛЬ

Стенка тела состоит из внеклеточной белковой волокнистой кутикулы различной толщины и подстилающего ее однослойного микровиллярного эпидермиса. Эпидермальные микроворсинки пронизывают кутикулу. На большей части тела кутикула тонкая. На некоторых участках она утолщена

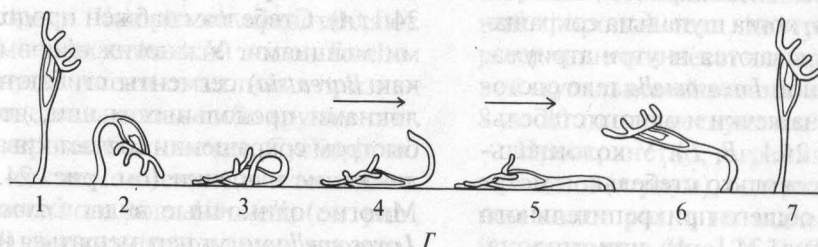
и содержит хитин. Ресничные клетки эпителия взрослых камптозой мультицилиарны, подобно таковым у мшанок, хотя у личинок некоторые клетки моноцилиарны. Слой мышц ограничивается продольными волокнами, идущими вдоль внутренней стенки щупалец, щупальцевой мембраны, стебелька и некоторых участков чашечки. Ниже эпидермиса лежит базальная мембрана, а хорошо развитая соединительная ткань заполняет внутреннее промежутки. Гемоцель (другие



А

Б
Мускульное
утолщение

В



Г

Рис. 24.2. Kamptozoa:

А и Б — живая колония *Barentsia laxa*; А — зоиды целиком, показаны вздутые основания, Б — вид на чашечку и венчик щупалец; В — мышечные стебельки позволяют зооидам сгибаться; Г — кувыркание у *Loxosoma agile* (Г — из Nielsen C. 1964. *Studies on Danish Entoprocta. Ophelia* 1: 1–7)

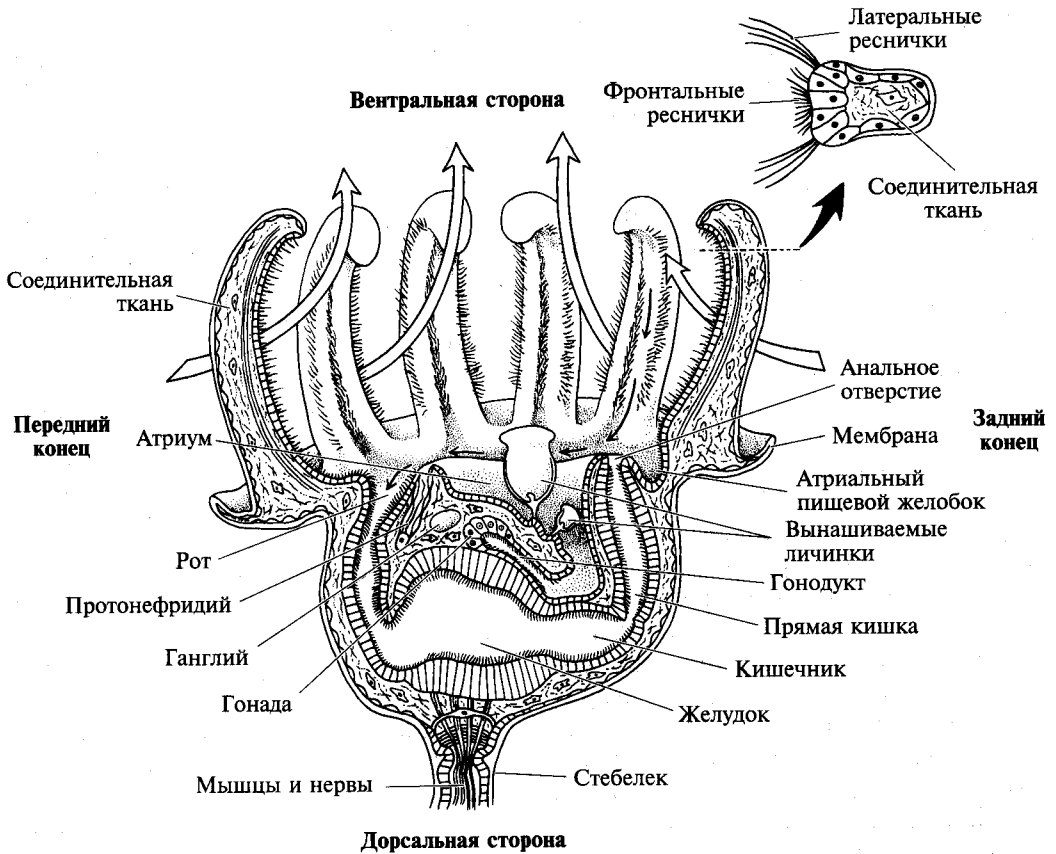


Рис. 24.3. Анатомия камптозой.

Белыми стрелками показан поток воды, создаваемый латеральными ресничками. Черные стрелки — путь пищи, движущейся вниз по фронтальной поверхности щупалец и затем вдоль атриального желобка ко рту

названия — псевдоцель или бластоцель) образован сетью мелких взаимосвязанных полостей, заполненных внеклеточным матриксом и кровью (гемолимфой). Целома и целомического эпителия нет.

ПИТАНИЕ

Камптозои питаются путем фильтрации, используя щупальцевый венчик, чтобы улавливать взвешенные в воде органические частицы и мелкий фитопланктон. Латеральные рес-

нички по сторонам щупалец создают ток воды, который входит в атриум между основаниями щупалец (рис. 24.3; см. рис. 24.1, В, Г). Поток воды движется в апикальном направлении и выходит через открытый конец венчика. Взвешенные пищевые частицы, проходящие между щупальцами, улавливаются латеральными ресничками и переносятся к фронтальным ресничкам на внутренней поверхности щупалец. Фронтальные реснички, биеение которых направлено вниз, транспортируют частицы к периферическому атриальному желобку в осно-

вании шупалец. Реснички желобка передвигают частицы ко рту. Фильтрационная система Kamptozoa представляет пример «downstream»-фильтрации, в противоположность «upstream»-фильтрации лофофоровых (см. рис. 25.25), сипункулид, морских лилий и крыложаберных. **Клейкие железы** шупальцевого венчика секретируют слизистые нити для улавливания крупных частиц, которые иначе могут быть потеряны.

Пищеварительный тракт U-образный (см. рис. 24.3), есть рот, пищевод, желудок, кишечник, прямая кишка и анальное отверстие. Объемистый желудок является самым крупным отделом и, вероятно, представляет собой место **секреции** ферментов и пищеварения. **Гастродермис** однослойный и мультицилиарный. Фагоцитоз не происходит ни в одной части пищеварительного тракта. (Это утверждение представляется не совсем верным. Клетки вентральной стенки желудка содержат многочисленные пищеварительные вакуоли и, по-видимому, здесь имеет место фагоцитоз. — *Примеч. ред.*) Желудок и кишечник имеют многочисленные микроворсинки и возможно являются местами всасывания. Рот и анальное отверстие снабжены кольцевыми сфинктерами.

ТРАНСПОРТ, ВЫДЕЛЕНИЕ И НЕРВНАЯ СИСТЕМА

От пищеварительного тракта питательные вещества транспортируются к другим органам путем диффузии. Сопряжение клеток **звездчатого органа** в месте соединения стебелька и чашечки у некоторых видов способствует тому, что кровь течет через синусы гемоцеля, перенося питательные вещества из чашечки к стебельку. Газы,

обмен которых происходит через всю поверхность тела, тоже транспортируются посредством диффузии.

У большинства камптозой два эктодермальных протонефридия (см. рис. 24.3), каждый из которых состоит из двух терминальных клеток. Они открываются в атриум нефридиопорами неподалеку от рта. Терминальные клетки представляют собой ресничные клетки («клетки ресничного пламени»). Пресноводный вид *Urnatella gracilis*, живущий в гипоосмотической окружающей среде, имеет многочисленные протонефридии, располагающиеся как в чашечке, так и в стебельке.

Нервная система субэпидермальная и залегает в соединительной ткани. Она состоит из срединной пары крупных ганглиев, связанных поперечными комиссурами. Мозговые ганглии находятся между желудком и атриумом (на вентральной стороне тела. — *Примеч. ред.*). Такое положение мозга — результат утраты надглоточных ганглиев при метаморфозе, тогда как подглоточные ганглии сохраняются.

Нервы из ганглиев тянутся к шупальцам, стебельку, органам чувств и чашечке (см. рис. 24.3). Сенсорные клетки имеются на шупальцах, стебельке и чашечке.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Бесполое размножение путем почкования позволяет формировать крупные колонии. У большинства видов почки формируются на столоне (см. рис. 24.1, Б) или на опорных ветвях (рис. 24.1, А). У одиночных видов почки развиваются на родительской чашечке, затем отделяются и прикрепляются к субстрату как новые особи.

Камптозои могут быть раздельно-полыми или, что более часто, гермафродитами. Существуют также несколько протандрических видов, особенно среди одиночных Loxosomatidae. Одна или две пары мешковидных гонад располагаются между атриумом и желудком (см. рис. 24.3), а общий гонодукт открывается в атриум. У некоторых видов гонодукт оснащен **скорлуповыми железами**, которые секретируют оболочку яйца. Оплодотворение протекает в яичниках. Большинство видов име-

ют планктотрофных личинок. Некоторые виды вынашивают зародышей в атриуме на стебельке, секретируемом оболочечной железой (см. рис. 24.3). Виды с мелкими яйцами могут выкармливать зародышей через плаценту, в то время как у видов с крупными яйцами развитие зародыша происходит за счет желтка.

Дробление яйца — спиральное. Из яйца выходит ресничная, свободно-плавающая личинка. В целом развитие сходно с таковым других Spiralia.

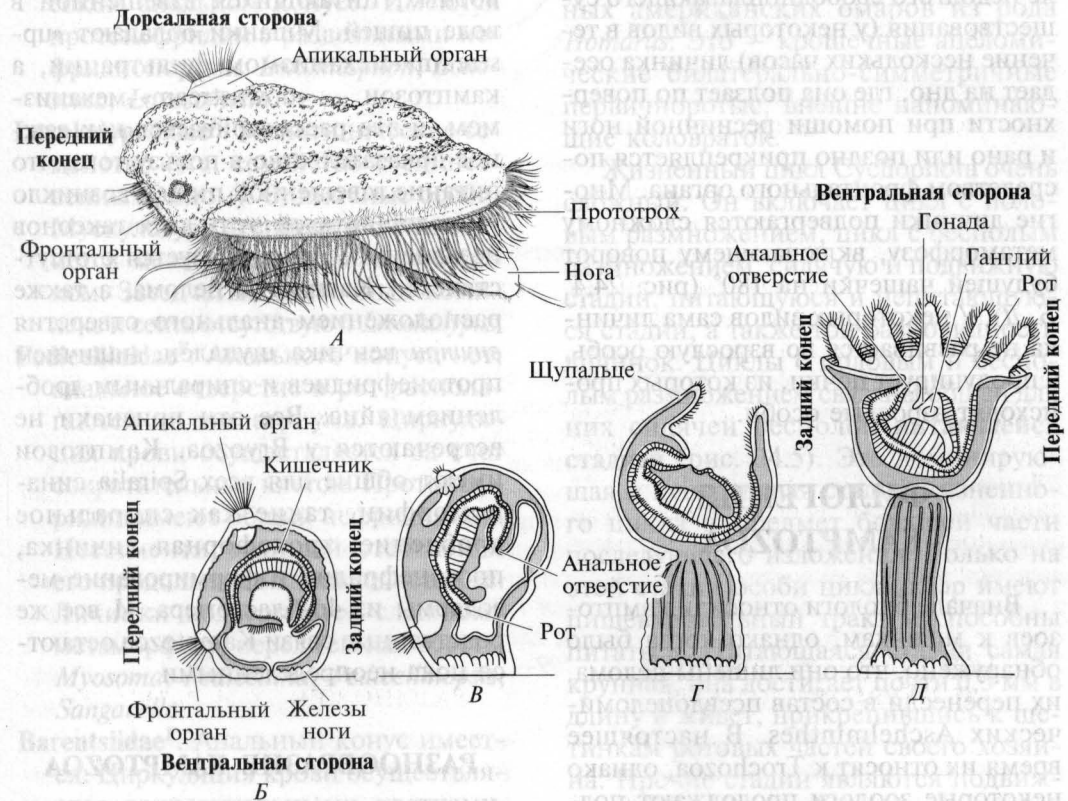


Рис. 24.4. Kamptozoa:

А — личинка *Loxosomella harmeri*; Б—Д — метаморфоз *Pedicellina*. Во время метаморфоза тело поворачивается на 180°, происходит инверсия дорсовентральной оси и поворот кишечника. Рот и анальное отверстие на рисунке В обращены вниз, а дуга изгиба кишечника направлена вверх. На рисунке В рот и анальное отверстие повернуты вправо, а на рисунках Г и Д они направлены вверх и дуга изгиба кишечника смотрит вниз (А — из Nielsen С. 1971. *Entoproct life-cycles and the entoproct-ectoproct relationship*. *Ophelia* 9: 209—341; Б—Д — с большими изменениями по Cori из Hyman, L. H. 1951. *The Invertebrates*. Vol. 3. McGraw-Hill Book Co., New York. 542 pp.)

Мезодерма развивается из 4d-бластомера (мезентобласта), однако целома нет ни на одной стадии.

Личинка трохофорного типа. У нее имеется ресничный апикальный султанчик на переднем конце, ресничный фронтальный орган, ресничный прототрох вокруг вентрального края тела, ресничная нога (рис. 24.4, А), пара протонефридиев, нисходящая собирающая система и пара глазков с пигментным бокалом и хрусталиком. Личинки у некоторых видов планктотрофны, у других лецитотрофны. После недолгого свободноплавающего существования (у некоторых видов в течение нескольких часов) личинка оседает на дно, где она ползает по поверхности при помощи ресничной ноги и рано или поздно прикрепляется посредством фронтального органа. Многие личинки подвергаются сложному метаморфозу, включающему поворот будущей чашечки на 180° (рис. 24.4, Б, Д). У некоторых видов сама личинка не развивается во взрослую особь, а продуцирует почки, из которых происходят взрослые особи.

ФИЛОГЕНИЯ KAMPTOZOA

Вначале биологи относили камптозоев к мшанкам, однако когда было обнаружено, что они лишены целома, их перенесли в состав псевдоцеломических Aschelminthes. В настоящее время их относят к Trochozoa, однако некоторые зоологи продолжают поддерживать идею об их родстве с мшанками и полагают, что Kamptozoa и Bryozoa — сестринские таксоны. Такая точка зрения основывается на том, что и те и другие обладают мультицелиарным (ресничным) эпителием в противоположность моноцелиарному

(жгутиковому) эпителию других Lophophorata, а также сходными личиночными глазками, уникальное строение которых характерно для представителей этих двух таксонов. Сравнение последовательностей 18S рРНК указывает на некоторое сходство между Kamptozoa и Bryozoa, однако не подтверждает тесную родственную связь между ними.

Большинство зоологов полагает, что сходства между Kamptozoa и Bryozoa представляют собой конвергентные адаптации маленьких сидячих животных, питающихся взвешенной в воде пищей. Мшанки обладают «upstream»-механизмом фильтрации, а камптозои — «downstream»-механизмом, и это рассматривается как важное доказательство в пользу того, что питание взвешенной пищей возникло у представителей этих двух таксонов независимо. Это согласуется с отсутствием у Kamptozoa целома, а также расположением анального отверстия *внутри* венчика щупалец, наличием протонефридиев и спиральным дроблением яйца. Все эти признаки не встречаются у Bryozoa. Камптозои имеют общие для всех Spiralia синапоморфии, такие как спиральное дробление, трохофорная личинка, протонефридии и формирование мезодермы из 4d-бластомера. И все же родственные связи Kamptozoa остаются пока неопределенными.

РАЗНООБРАЗИЕ KAMPTOZOA

Известно 150 видов камптозой. В настоящее время они распределяются по четырем семействам, которые образуют два таксона более высокого порядка. Loxosomatidae и Loxokalypodidae представлены одиночными животными, лишенными звездчатого клеточ-

ного комплекса. Чашечка и стебелек не разделены септой, и продольные мышцы проходят между ними беспрепятственно. Pedicellinidae и Barentsiidae объединяются наличием звездчатого клеточного комплекса. Продольные мышцы стебелька и чашечки отделяются друг от друга септой. Эти камп-тозои колониальны.

Loxosomatidae^F: Большинство является комменсалами морских беспозвоночных. Анальное отверстие приподнято над дном атриума на высоком анальном конусе. Имеются протонефридии с раздельными нефридиопорами. *Loxomespilon*, *Loxosoma*, *Loxosomella*.

Loxokalypodidae^F: Монотипическое семейство (т.е. семейство с единственным родом). Одиночные особи. Мускулатура беспрепятственно тянется между чашечкой и стебельком. Звездчатый клеточный комплекс и септа отсутствуют. *Loxokalypus*.

Pedicellinidae^F: Анального конуса нет, анальное отверстие и рот располагаются на дне атриума. Циркуляция крови осуществляется за счет сократительных клеток. Протонефридии имеют общий нефридиопор. Несегментированный стебелек и его продольные мышцы сплошные. Личинки подвергаются сложному метаморфозу, перед тем как осесть. *Myosoma*, *Pedicellina*, *Pedicellinopsis*, *Sangavella*.

Barentsiidae^F: Анальный конус имеется. Циркуляция крови осуществляется сократительными клетками. Протонефридии имеют общий нефридиопор. Стебелек разделен на сегменты. Проксимальный и дистальный сегменты мускульные, тогда как промежуточные сегменты лишены мышц. *Ascopodaria*, *Barentsia*, *Urnatella*.

CYCLIOPHORA^P

Cycliophora^P — один из открытых совсем недавно таксонов высокого таксономического ранга. В настоящее время в него входит один вид *Symbion pandora* — комменсал омаров. Впервые циклиофоры были обнаружены в 1995 г. P. Funch и R. M. Kristensen на ротовых частях омара *Nephrops norvegicus*, пойманного в водах Дании. Найдены и другие виды Cycliophora, но они еще не описаны. Все они комменсалы ракообразных, в том числе крупных американских омаров из рода *Homarus*. Это — крошечные ацеломические билатерально-симметричные первичноротые, внешне напоминающие коловраток.

Жизненный цикл Cycliophora очень сложный. Он включает цикл с половым размножением, цикл с бесполом размножением, сидячую и подвижную стадии, питающуюся и непитающуюся стадии, а также три разновидности личинок. Циклы с половым и бесполом размножением связаны общей для них сидячей бесполой **питающейся стадией** (рис. 24.5). Это доминирующая и центральная стадия жизненного цикла и предмет большей части последующего изложения. Только на этой стадии особи циклиофор имеют пищеварительный тракт и способны питаться. Питающаяся стадия самая крупная, она достигает почти 0,5 мм в длину и живет, прикрепившись к щетинкам ротовых частей своего хозяина. Прочие стадии являются подвижными и короткоживущими.

ФОРМА ТЕЛА

Тело особи на питающейся стадии состоит из ротовой воронки, туловища, короткого стебелька и клейкого

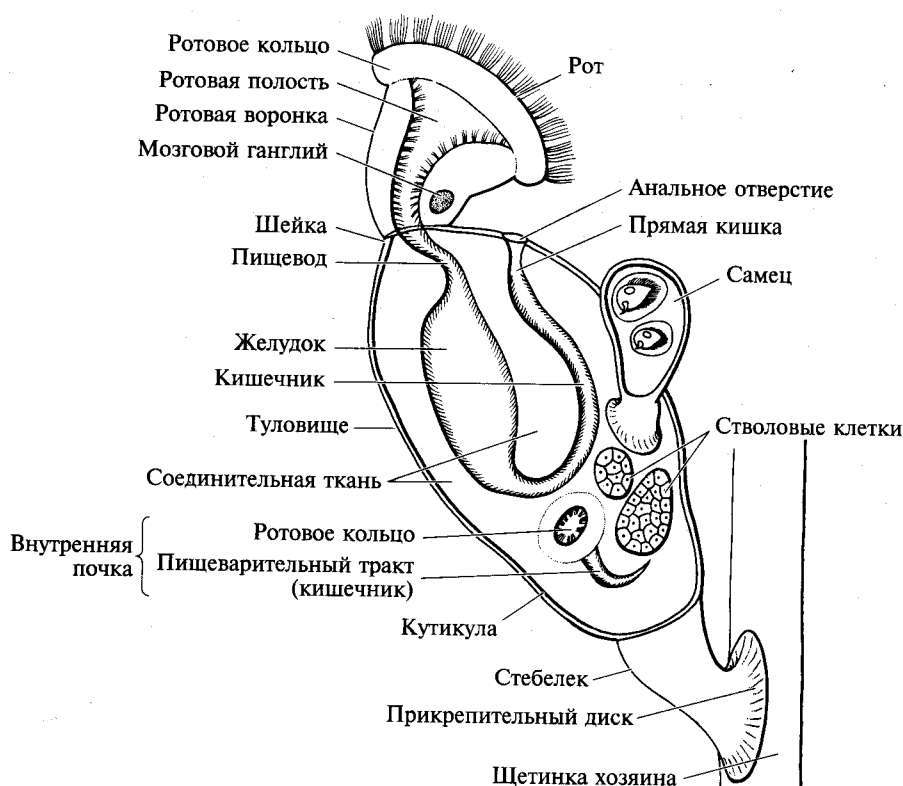


Рис. 24.5. Cyclophora. Сидячая питающаяся особь *Symbion pandora* с прикрепившимся взрослым самцом, внутренней почкой и скоплениями недифференцированных стволовых клеток. Внутренние почки используются для замены существующей пищеварительной системы особи. Недифференцированные массы стволовых клеток развиваются в подвижную личинку-пандору, личинку-прометея или в зрелую самку. У изображенной особи развивается самка, которую ожидает прикрепившийся самец. Он спарится с самкой, когда она созреет и выйдет наружу. Оплодотворенная самка произведет хордоидную личинку, которая разовьется в новую питающуюся особь (неперисовано из Funch P. and Kristensen R. M. 1997. Cyclophora. In Harrison F. W. and Woollacott R. M. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 13. Lophophorates, Entoprocta and Cyclophora. Wiley-Liss, New York. Pp. 409—447)

диска (рис. 24.5). **Ротовая воронка** напоминает перевернутый колокольчик со ртом на открытом переднем конце, окруженным ротовым кольцом многоклеточного эпителия. Реснички создают нисходящую систему суспензионного питания. Ротовая воронка связана с туловищем узкой и гибкой шейкой. Крупное яйцевидное тело присоединяется к базальному **прикрепи-**

тельному диску узким стебельком. Как следует из названия, диск обеспечивает прикрепление особи на питающейся стадии к хозяину. Туловище содержит пищеварительный тракт, а также развивающиеся половые и бесполовые стадии.

Стенка тела особи на питающейся стадии состоит из кутикулы, эпидермиса и базальной пластинки. Одно-

слоистый эпидермис с микроворсинками подстилается базальной пластинкой. Он может быть ресничным или нересничным. Внеклеточная кутикула секретируется эпидермисом. Кутикула состоит из трехслойной эпикутикулы (которая напоминает эпикутикулу циклопидов) и волокнистой протокутикулы. Хитина в кутикуле нет. Стебелек и прикрепительный диск представляют собой неклеточные образования, они состоят только из кутикулы. Непрерывных слоев продольной и кольцевой мускулатуры нет, имеются только отдельные мышцы.

U-образный пищеварительный тракт начинается крупным ртом на переднем конце воронки. Он окружен кольцом нересничных эпителиально-мышечных клеток и кольцом ресничных клеток эпидермиса. Рот открывается в коническую ротовую полость. Она постепенно сужается, переходя в узкий пищевод, который открывается в объемистый желудок в туловище. Длинный трубчатый ресничный кишечник тянется от желудка вперед к короткой, имеющей кутикулярную выстилку, прямой кишке, которая открывается медианным анальным отверстием у основания ротовой воронки. За исключением прямой кишки, образованной эпителиально-мышечными клетками, гастродермис всех остальных отделов пищеварительного тракта ресничный с микроворсинками и не имеет кутикулы.

Ни на одной другой стадии жизненного цикла, кроме питающейся, у особи *Cycliophora* нет ни пищеварительного тракта, ни энтодермы. Короткоживущие подвижные стадии существуют за счет пищи, накопленной на стадии питания.

Ротовая воронка и пищеварительная система каждой особи на стадии питания непрерывно деградируют и

обновляются благодаря **внутренним почкам**, восполняя утраты в пищеварительном тракте. **Внутреннее почкование** не является размножением, так как в ходе его создается лишь новая ротовая воронка и пищеварительный тракт для питающейся особи, а не появляется новый организм. Это напоминает регенерацию полипидов, свойственную мшанкам.

Полости тела нет. Промежутки между эпидермисом и гастродермисом заполнены вакуолизированными клетками. Мезенхимные клетки содержат крупные вакуоли с гелеобразным содержимым. Они играют роль гидростатического скелета, а также служат для накопления пищевых запасов. Мышцы представлены отдельными миоцитами, которые лежат между базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса. Единственный миоцит окружает пищевод и образует сфинктер в месте соединения ротовой полости и пищевода. Четыре косо исчерченные мышцы, тянущиеся от области анального отверстия через туловище к месту прикрепления рядом со стебельком, двигают ротовую воронку. Некоторые мышцы самца имеют поперечную исчерченность. Протонефридии с многоресничными терминальными клетками присутствуют у хордоидной личинки, однако на других стадиях жизненного цикла они не найдены.

Нервная система особей на питающейся стадии изучена слабо. Не известно даже, как располагается мозг по отношению к кишечнику. Признаки нервной ткани были обнаружены в основании ротовой воронки и рядом с пищеводом. Вероятно это место расположения нервного ганглия (см. рис. 24.5). Приблизительно так (между ртом и анусом) он располагается у камптозой. Пара продольных нервных

стволов идет от этого ганглия назад через туловище.

Все особи на плавающей стадии имеют хорошо развитый двухлопастной нервный ганглий. Поскольку у них нет пищеварительной системы, нет возможности определить положение ганглия по отношению к кишечнику. У питающейся особи не было найдено никаких органов чувств. Особи подвижной стадии имеют многочисленные сенсорные рецепторы.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Жизненный цикл включает половое и бесполое размножение. Они связаны друг с другом сидячей питающейся стадией. В дополнение к внутренним почкам, которые производят только новые структуры пищеварительной системы, каждая питающаяся особь содержит массу недифференцированных **стволовых клеток** (см. рис. 24.5), которые у разных особей способны дифференцироваться и давать **подвижные стадии** трех различных типов. Это «личинка-пандора», «личинка-прометей» и зрелая самка, но каждая питающаяся особь производит только одну из них. Каждая подвижная стадия развивается внутри кутикулярной выводковой сумки питающейся особи, где она вскармливается через псевдоплаценту. Когда ее развитие завершено, она покидает питающуюся стадию.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

В бесполом цикле стволовые клетки питающейся особи производят бесполоую «**личинку-пандору**» с ротовой воронкой и пищеварительным трактом. Созрев, личинка-пандора, длина

которой около 100 мкм, покидает питающуюся особь и ползет на вентральном ресничном поле. Затем она прикрепляется и развивается в новую особь питающейся стадии, по-прежнему на том же омаре. Название этой личинке дали зоологи из Дании Функ (Funch) и Кристенсен (Kristensen). Они обнаружили ее неожиданно, как бы открыв ящик Пандоры, отсюда и название. Сначала они полагали, что существует всего одна подвижная стадия — хордоидная личинка, но неожиданно нашли личинку-пандору, затем самца и самку, а совсем недавно — еще и новую мужскую личинку-прометей (она пока не описана), так что открытия продолжаются.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Циклиофоры раздельнополы. У них имеется половое размножение, в нем участвуют самцы и самки, которые происходят бесполым путем от разных питающихся особей. Из стволовых клеток одной питающейся особи образуется мужская личинка (личинка-прометей), а из стволовых клеток другой особи — зрелая самка.

Личинка-прометей является незрелым самцом без репродуктивных органов. Она выходит из питающейся особи, быстро оседает неподалеку и дегенерирует. Из нескольких клеток дегенерирующей личинки-прометей развивается функционирующий самец. Он плывет к другой питающейся особи (которая должна произвести самку) и прикрепляется к ее поверхности кутикулярным прикрепительным диском (см. рис. 24.5). Здесь он дожидается момента, когда из питающейся стадии выйдет долгожданная самка. Нетерпеливо ожидающий ее самец переполнен спермой и имеет огром-

ный кутикулярный пенис, но пары у него пока нет. В длину самец составляет около четверти питающейся особи.

Тем временем из стволовых клеток внутри питающейся особи, к которой прикрепился самец, развивается самка с единственным яйцом. В зрелом состоянии самка напоминает личинку-пандору, но имеет внутри ооцит. Как только она выходит из питающейся особи, самец оплодотворяет ее. Для этого он использует свой кутикулярный пенис, так что оплодотворение носит характер внутреннего. Оплодотворенная самка (теперь уже с зиготой внутри) уплывает прочь от питающейся особи, которая ее породила. Она прикрепляется неподалеку (все еще на том же омаре) и постепенно дегенерирует.

Из зиготы дегенерирующей самки развивается **хордоидная личинка** (рис. 24.6), которая покидает дегенерирующую самку. Хордоидная личинка на-

поминает личинку камптозой. Именно эту личинку обычно сравнивают с трохофорой. Хордоидная личинка представляет собою расселительную стадию, которая разыскивает нового хозяина. Осев на новом омаре, она превращается в новую питающуюся особь. Следовательно, новые питающиеся особи могут возникать в результате бесполого размножения (через стадию личинки-пандоры) или за счет полового размножения (через стадию хордоидной личинки).

Ключевой особенностью строения хордоидной личинки — вентральный опорный стержень. Он представляет собой тяж из приблизительно 50 дисковидных мышечных клеток, названный так за некоторое сходство с нотохордом Chordata по строению и ультраструктуре. Центр каждой клетки занят крупной вакуолью, по периферии которой имеются сократимые филаменты. **Хордоидный орган** окру-

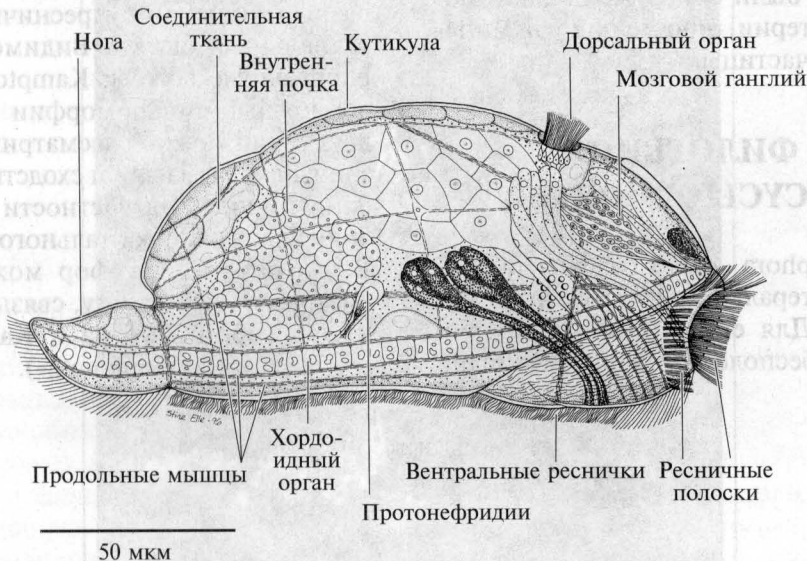


Рис. 24.6. Cycliophora, хордоидная личинка *Symbion pandora* (вид сбоку справа) (из Funch P. 1996. The chordoid larva of *Symbion pandora* (Cycliophora) is a modified trochophore. *J Morphol.* 230: 231—263. Используется с разрешения Wiley-Liss, Inc., a subsidiary of John Wiley & Sons, Inc.)

жен базальной пластинкой. Продольные мышцы входят в орган и при сокращении изгибают его. Им противодействует эластичность стержня. Подобные структуры встречаются у оболочников, головохордовых, позвоночных и брюхохордовых. Хордоидная личинка имеет пару протонефридиев и двухлопастной мозг. Выделения ее передних вентральных клейких желез используются для прикрепления к покровам нового хозяина.

ЭКОЛОГИЯ

Циклиофора *Symbion* — обычный комменсал омара *Nephrops*. Из 42 обследованных омаров 75 % было заражено циклиофорами. Их находили прикрепившимися только к щетинкам максилл и максиллипед, но на одном хозяине могут присутствовать тысячи питающихся стадий. *Symbion* питается взвесью из толщи воды: в его кишечнике были обнаружены диатомовые, бактерии, простейшие и минеральные частицы.

ФИЛОГЕНИЯ CYCLIOPHORA

Cycliophora — это отдельный таксон билатерально-симметричных животных. Для его особей характерно наличие бесполой питающейся стадии

(у которой имеются внутренние почки) и такое явление, как регенерация кишечника. Имеется три типа свободноплавающих личинок (включая уникальную хордоидную личинку) и подвижных самцов и самок. Циклиофоры имеют сходство с камптозоями, мшанками, циклонейралиями, коловратками и даже с хордовыми. Нуклеотидная последовательность 18S рибосомной РНК циклиофор демонстрирует сходство с коловратками и скребнями. С мшанками циклиофор сближают такие признаки, как U-образный кишечник, питание взвесью, регенерация полипида и ресничные эпителиальные клетки. Из этих признаков только регенерацию полипида можно рассматривать как синапоморфию обеих групп. С камптозоями циклиофор сближает отсутствие целома, фильтрация по типу «downstream» и отсутствие тримерности в строении. Так же как многие Kamptozoa, циклиофоры ведут эпизойный образ жизни, имеют U-образный кишечник и ресничные эпителиальные клетки. Видимо Cycliophora ближе всего к Kamptozoa. Как возможные синапоморфии для этих двух групп можно рассматривать эпизойный образ жизни и сходство в строении личинок, в частности наличие апикального и фронтального органов. Возможно, циклиофор можно рассматривать как группу, связывающую между собой Bryozoa и Kamptozoa, (см. гл. 25 «Lophophorata»).

PHORONIDA^P

BRACHIOPODA^P

Форма тела

Лофофор и питание

Организация
и функционирование
внутренних органов

Воспроизведение
и развитие

Разнообразие Brachiopoda

BRYOZOA^P

Форма тела

Формы колоний

Полиморфизм зооидов

Межзооидные отверстия

Фуникулярная система

Мускулатура

Питание

Газообмен, внутренний
транспорт, нервная система

Экскреция

Воспроизведение
и развитие

Разнообразие Bryozoa

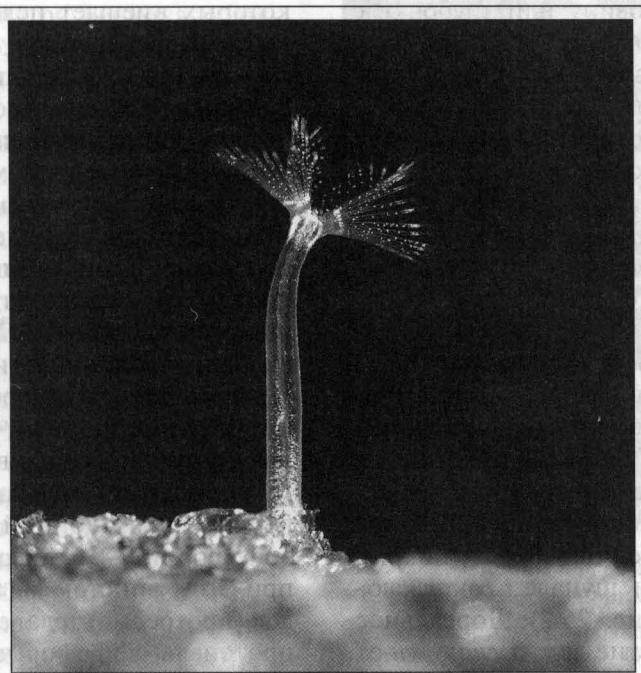
Филогения Bryozoa

ФИЛОГЕНИЯ

LORPHOPHORATA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СИСТЕМА

LORPHOPHORATA



Три таксона водных целомических билатерально-симметричных животных — Phoronida, Brachiopoda и Bryozoa — при традиционной классификации объединяются в группу Lophophorata (см. рис. 25.34; 25.35). Вытянутые, червеобразные форониды напоминают тонких морских актиний или седентарных многощетинковых червей; двустворчатые брахиоподы выглядят как моллюски, а колониальные мшанки могут напоминать морских водорослей, колониальных асцидий или колонии миниатюрных кораллов.

Лофофоровые — это сидячие организмы, питающиеся взвешенными в воде частицами. Их тело заключено в секретлируемый наружный скелет, двустворчатую раковину или трубочку с единственным отверстием. Поскольку все сообщение с внешней средой (питание, дефекация, экскреция, выведение половых продуктов) ограничено отверстием экзоскелета, раковины или трубочки, то рот, анальное отверстие, нефридиопоры и гонопоры располагаются близко друг к другу на одном (переднем) конце тела. Кишечник U-образно изогнут (см. рис. 25.25, А). Анальное отверстие расположено дорсальнее рта. Может присутствовать одна или более пар метанефридиев или целомодуктов, и, если таковые имеются, их поры также находятся спереди.

Лофофоровые питаются используя **лофофор**, или венчик полых, покрытых ресничками щупалец, окружающих рот (см. рис. 25.2). Дорсальное анальное отверстие лежит *снаружи* от венчика щупалец, но поблизости от него. Лофофор представляет собой **противоточную систему** для сбора взве-

шенных в воде пищевых частиц. Его покрытые ресничками щупальца организованы в воронку, узкий конец которой окружает рот, а широкий конец открывается в воду (см. рис. 25.17; 25.25). Латеральные реснички по сторонам щупалец создают поток воды, которая сначала входит в широкий, открытый конец воронки, а затем выходит наружу в промежутках между щупальцами. Взвешенные частички, задержанные латеральными ресничками, связываются слизью и вместе с ней гонятся ко рту фронтальными ресничками, расположенными на противоточной (внутренней) поверхности щупалец.

Тело лофофоровых разделено на два (возможно, три) отдела, каждый из которых вмещает целомическую полость. Первый отдел тела — мезосома, содержащая мезоцель, или лофофоральный целом. Лофофор является частью мезосомы. Большая часть тела представлена задней метасомой, или туловищем с метацилем, т. е. туловищным целомом. Крошечная переднедорсальная доля — **эпистом** — может предварять первый отдел и нависать над ртом (см. рис. 25.2). Эпистом может считаться гомологичным протосоме, а его полость — протоцелом. (При чтении этого абзаца у читателя может возникнуть путаница в голове, поэтому необходимо дать разъяснение. Согласно традиционной точке зрения, лофофорные — тримерные животные, при этом эпистом — это первый отдел (протосома) тела, его целом — это протоцель; лофофор принадлежит ко второму отделу тела (мезосоме), его целом — мезоцель; туловище — это третий отдел тела (метасома), его це-

лом — метасель. В последние годы некоторые авторы отказываются от трактовки эпистомы как особого отдела тела Lophophorata и не рассматривают существующую в нем полость как целомическую. При таком подходе мезосома оказывается самым первым отделом тела. — *Примеч. ред.*)

Яйцеклетки лофофоровых подвергаются радиальному дроблению, в результате эмбрионального развития формируются пелагические личинки, которые претерпевают метаморфоз и превращаются в сидячих бентосных взрослых животных. Иногда в состав Lophophorata включают и Kamptozoa, однако, хотя они обладают венчиком покрытых ресничками щупалец вокруг рта, у них есть ряд важных отличий: спиральное (а не радиальное) дробление яйца, отсутствие целома (в том числе нет целомических полостей и в щупальцах), анальное отверстие располагается внутри венчика щупалец (а не вне его, как у Lophophorata). Более того, щупальца функционируют иначе: поток воды проходит между щупальцами внутрь венчика и выходит вверх в широкое отверстие воронки, тогда как у Lophophorata направление потока воды обратное.

PHORONIDA^p

Phoronida включают всего два рода — *Phoronis* и *Phoronopsis*, и 14 видов червеобразных, сидячих, бентосных животных, обнаруживаемых лишь в морях. Внешне они билатерально-симметричны, однако внутри они асимметричны с преобладанием левой стороны. (Правильнее сказать, что у некоторых видов форонид имеются черты асимметрии, выражающиеся в наличии нервного ствола только с левой стороны и увеличенных размерах ле-

вого нефридия. — *Примеч. ред.*) Форониды обитают в секретируемых хитиновых трубочках, зарывшись в песок или прикрепляясь к камням, раковинам и другим объектам в неглубоких водах (рис. 25.1; 25.2). Некоторые из них обладают яркими зелеными лофофорами. Несколько видов, таких как примитивный *Phoronis ovalis*, высверливают раковины моллюсков или известковые камни. (Характеристика *Phoronis ovalis* как примитивного вида форонид сомнительна. — *Примеч. ред.*) *Phoronis vancouverensis*, обитающий у Тихоокеанского побережья Северной Америки, часто формирует большие скопления переплетающихся особей. Форониды имеют в длину от 2 до 20 см и лишь 1—2 мм в диаметре. Большинство форонид обитает

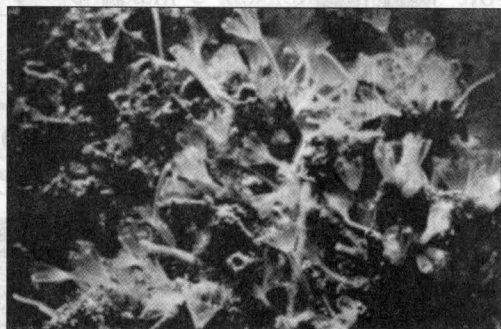


Рис. 25.1. *Phoronis hippocrepia* с побережий Европы, Южной Африки и Бразилии.

Скопления трубочек корочкой покрывают камни, раковины и кораллы. Обратите внимание на подковообразный лофофор вверху справа (из Emig C. C. 1974. *The systematics and evolution of the phylum Phoronida*. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 12: 128—151)

в относительно неглубоких водах континентальных шельфов.

Цилиндрическое тело форонид лишено придатков или внешней диффе-

ренциации на отделы, за исключением бросающегося в глаза переднего лофофора, а также вздутой задней ампулы (рис. 25.2). Эпистом представляет

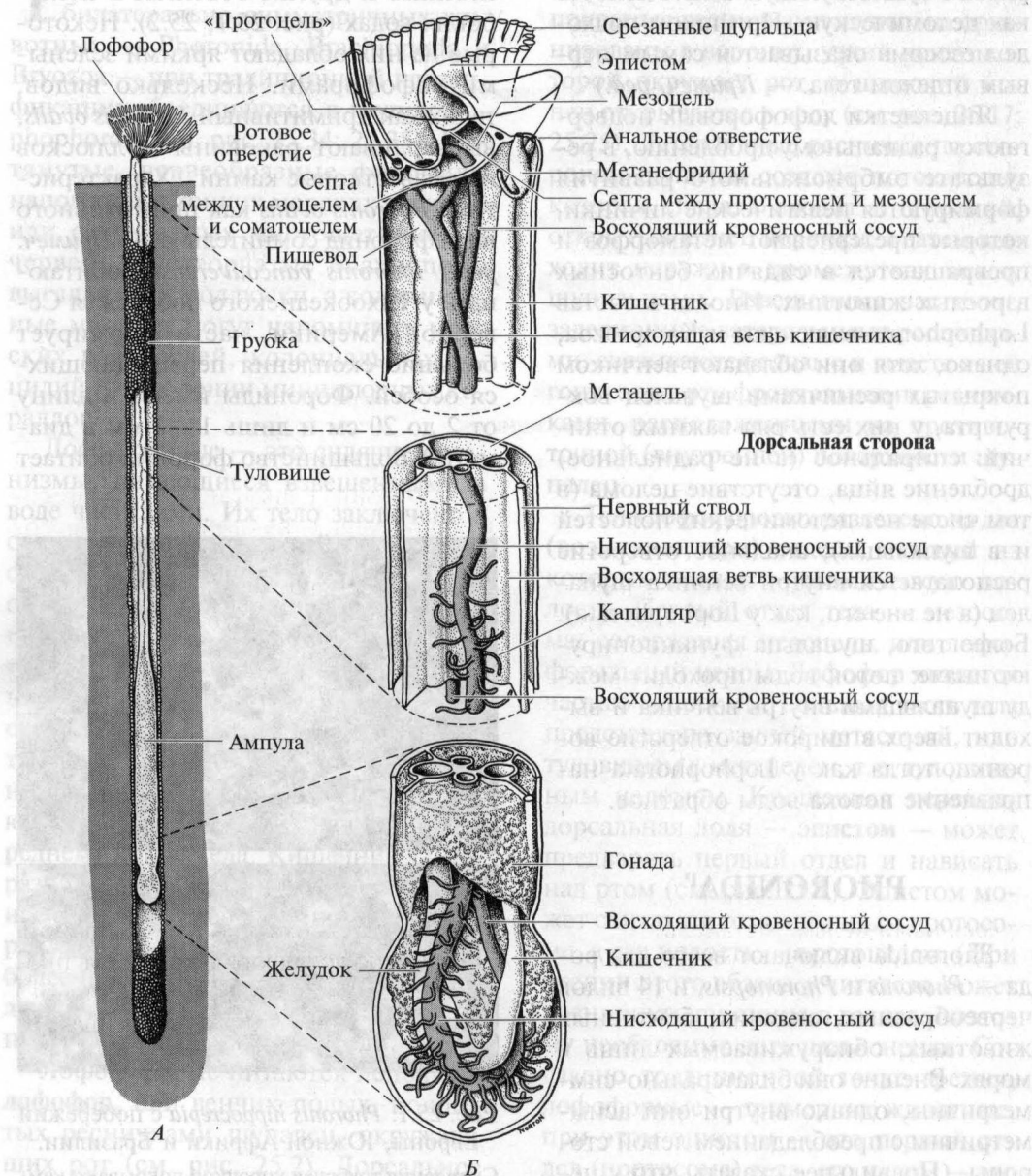
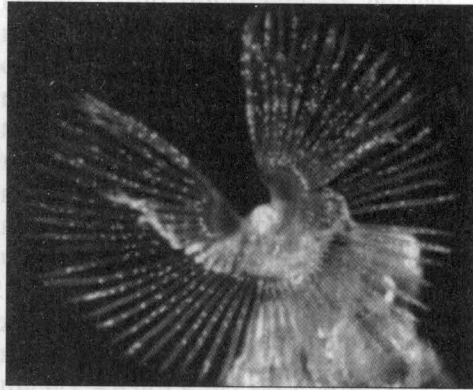
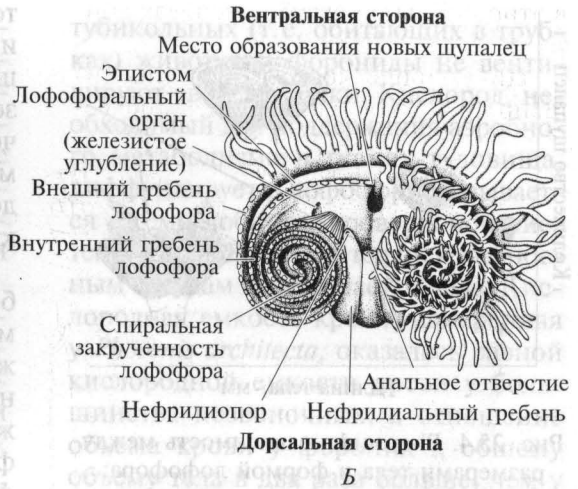


Рис. 25.2. Phoronida, анатомия:

A — положение в трубке; B — внутренняя анатомия (A и B — с изменениями из Vandergon T.L. and Colacino J.M., 1991. Hemoglobin function in the lophophorate *Phoronis architecta* (Phoronida). *Physiol. Zool.* 64: 1561—1577. University of Chicago Press. Печеначивается с разрешения)



А



Б

Рис. 25.3. Phoronida, строение лофофора:

А — *Phoronis architecta*; Б — *Phoronis australis* (вид спереди). Рот находится на срединной линии под нависающим эпистомом и между двумя рядами щупалец (Б — по Shipley)

собой небольшую дорсальную складку, нависающую над ртом (см. рис. 25.2, Б; 25.3, Б) и вмещающую пространство, часто рассматриваемое как протоцель, несмотря на то что это, вероятно, производное бластоцеля, а не целома. Мезосома, располагающаяся непосредственно позади эпистома, несет лофофор и рот. **Лофофоральный целом** (мезоцель) формирует кольцо в основании лофофора и посылает ветви в каждое щупальце. Туловище (метасома) представляет собой самую большую часть тела, которая вмещает **туловищный целом** (метациель).

В примитивном случае лофофор представляет собой округлый, несущий щупальца, гребень вокруг рта и эпистома. Чаше, однако, лофофор приобретает форму полумесяца или подковы из двух параллельных рядов щупалец (см. рис. 25.2, Б; 25.3, Б). С вентральной стороны он изгибается дугой (рис. 25.3, Б) таким образом, что один гребень проходит выше, а другой ниже ротового отверстия. «Рога» полумесяца направлены дор-

сально и могут закручиваться наподобие спирали с каждой стороны. Лофофор — основной орган газообмена и питания. Закрученность лофофора увеличивает число щупалец и площадь поверхности, используемой для газообмена и сбора пищи. Количество завитков спиралей лофофора положительно коррелирует с размером тела (рис. 25.4). Анальное отверстие дорсальное, оно располагается снаружи, непосредственно за лофофором (см. рис. 25.3, Б).

Железистый эпидермис (рис. 25.5) подстилается базальной мембраной. Эпидермис лофофора форонид (в противоположность таковому у мшанок) моноцилиарный, так же как у брахиопод. Кутикулы нет, но эпидермис секретирует хитиновую трубочку, которую и занимает животное. Частишки осадка встраиваются в трубочку во время ее выделения, чтобы придать жесткость всей структуре. Форониды движутся внутри трубочки, однако она замкнута на заднем конце и они никогда ее не покидают.

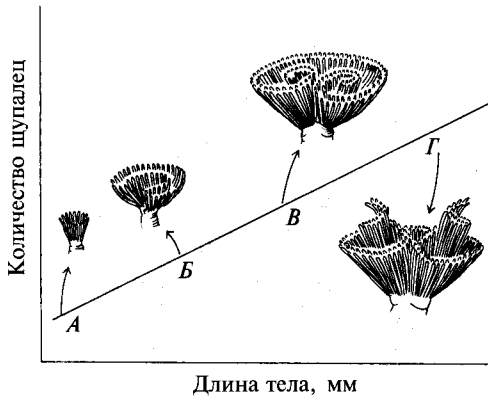


Рис. 25.4. Phoronida, зависимость между размерами тела и формой лофофора:

А — *Phoronis ovalis* с округлым лофофором; Б — *Phoronis architecta* с подковообразным лофофором; В — *Phoronis australis* с простым спиральным лофофором; Г — *Phoronopsis californica* с более усовершенствованным спиральным лофофором (изменено и переписано из Abele L. G., Gilmour T. и Gilchrist S. 1983. Size and shape in phylum Phoronida. J. Zool. Lond. 200: 317—323)

Целом выстилается мезотелием, который в стенке тела дифференцирован на тонкий слой кольцевых мышц и более толстый хорошо развитый слой продольных мышц (рис. 25.5). Продольные эпителиально-мышечные клетки выступают как антагонисты по отношению к целомическому гидростатическому скелету. Они обеспечивают движение тела форониды в трубке и позволяют высовывать и втягивать лофофор через отверстие трубочки. Продольные мышцы делают возможным быстрое втягивание лофофора и отдергивание туловища в минуту опасности. Медленное вытягивание тела и выставление лофофора наружу происходит при сокращении более слабых кольцевых мышц. Задний конец туловища вздут, формируя ампулу, которая закоривает «червя» в трубке. Мезотелий, покрывающий кишечник, мезентерии и кровеносные сосуды состоят из несократимых кле-

ток, эпителиально-мышечных клеток и клеток, хранящих питательные вещества. Четырьмя продольными мезентериями метацель разделяется на четыре камеры (см. рис. 25.5), однако мезоцель не поделен. Мезентерии поддерживают кишечник и продольные кровеносные сосуды.

За исключением втягивания в трубочку, все прочие движения форонид медленные и ограничиваются выдвижением лофофора, изгибанием вытянутого туловища и машущими движениями щупалец. Потревоженные форониды могут отбрасывать лофофор, а позднее регенерировать его. Собранные в природе экземпляры часто имеют лофофор на различных стадиях регенерации.

Как и все лофофоровые, форониды являются потребителями взвешенных в воде пищевых частиц. Они используют «upstream»-систему фильтрации. Пищеварительный тракт представляет собой длинную, U-образную петлю, тянущуюся по всей длине метацели (см. рис. 25.2, Б). **Нисходящая ветвь** пищеварительного тракта начинается от рта и состоит из пищевода и желудка, в котором осуществляется внеклеточное пищеварение. **Восходящая ветвь** представлена кишечником, заканчивающимся анальным отверстием (см. рис. 25.2, Б; 25.5).

Кровеносная система состоит из сосудов с хорошо выраженными стенками. От **кольцевого сосуда**, который проходит в основании лофофора, в каждое щупальце отходит один слепой кровеносный сосуд. Крупный **нисходящий сосуд** (латеральный сосуд; см. рис. 25.2, Б; 25.5) тянется от кольцевого сосуда к заднему концу тела, где он разворачивается в противоположном направлении и возвращается как **восходящий сосуд** (медианный сосуд). Кровь по восходящему сосуду течет

вперед, а по нисходящему сосуду — назад. Движение крови обеспечивает сокращениями эпителиально-мышечных клеток в стенках сосудов. Слепо замкнутые капилляры, которые тянутся от сосудов в ампулу, снабжают желудок и гонады. Стенки кровеносных сосудов образованы базальной пластинкой мезотелиальных клеток.

В крови имеются гемоциты, содержащие гемоглобин. Присутствие гемоглобина возможно является адаптацией к жизни в местах с пониженным содержанием кислорода (аноксических или гипоксических местообитаниях), таких как тонкие морские осадки. Форониды обеспечивают газообмен, выставляя лофофор в воду, содержащую кислород. В отличие от многих

тубикольных (т.е. обитающих в трубках) животных, форониды не вентилируют свои трубочки. Кислород, необходимый для поддержания аэробного метаболизма в тканях туловища, диффундирует в лофофор, связывается с гемоглобином кровеносной системы и транспортируется по кровеносным сосудам во все участки тела. Кислородная емкость крови, измеренная у *Phoronis architecta*, оказалась равной кислородной емкости крови у большинства позвоночных, а отношение объема крови у форонид к общему объему тела в два раза больше, чем у человека.

У беспозвоночных содержащие гемоглобин клетки широко распространены, но они обычно встречаются

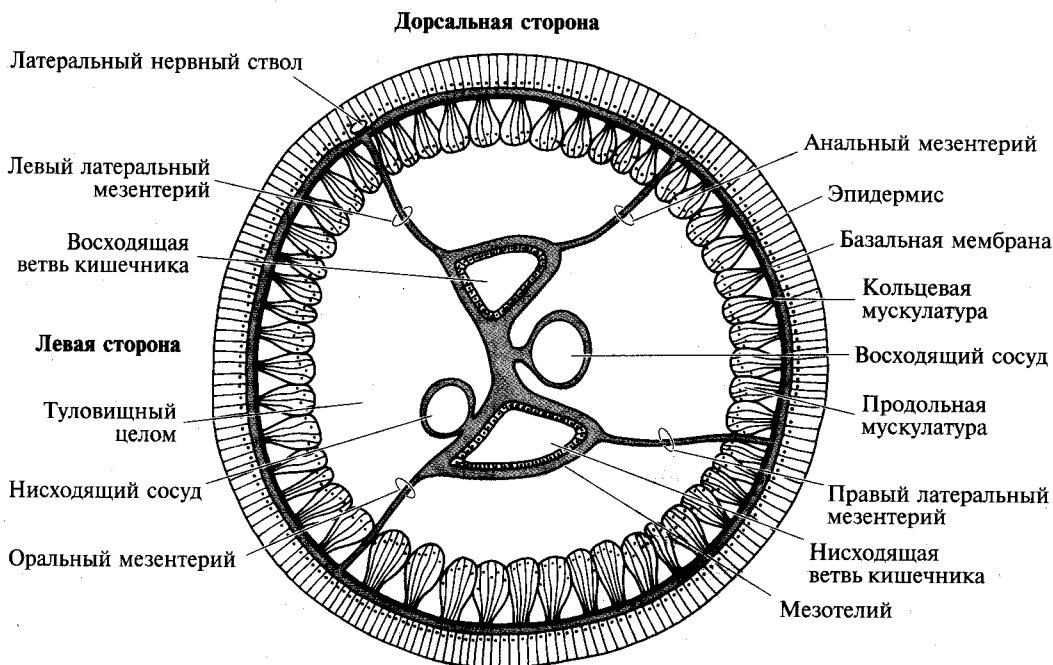


Рис. 25.5. Анатомия *Phoronida* (поперечный срез) (неперисовано из Hyman L. H. 1959. *The Invertebrates. Vol. V. The lesser coelomates.* McGraw-Hill Book Co., New York, no Pixell H. 1912. *Two new species of Phoronidea from Vancouver Island.* *Quart. J. Microsc. Sci.* 58, u Herrmann K. 1997. *Phoronida.* In Harrison F. W. and Woollacott R. M. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 13 Lophophorates, Entoprocta and Cycliophora.* Wiley-Liss, New York. Pp. 207—235)

в целоме и очень редко — в крови. Гемоглобин в крови беспозвоночных почти всегда внеклеточный, т.е. растворенный в плазме крови. Внеклеточные гемоглобины представлены очень крупными молекулами, тогда как молекулы внутриклеточных гемоглобинов небольшие. В равных концентрациях небольшие молекулы связывают больше кислорода по сравнению с крупными, так как обладают большей площадью поверхности, на которой располагаются участки связывания. Множество маленьких молекул имеет большее осмотическое давление, нежели небольшое число крупных молекул. За счет плотной упаковки маленьких молекул гемоглобина внутри клеток форониды могут обеспечивать транспорт большого количества кислорода, не оказывая влияния на осмотическое давление крови.

Форониды имеют два метанефридия, которые открываются нефростомами в туловищный целом. Во внешнюю среду они открываются нефридиофорами около анального отверстия (см. рис. 25.2, Б; 25.3, Б). Левый нефридий зачастую крупнее, чем правый. Ультрафильтрация крови в туловищный целом, очевидно, происходит через стенки сократимых кровеносных сосудов, на которых были обнаружены подоциты.

Интраэпидермальная нервная система состоит из нервного кольца в основании лофофора, от которого отходят нервы, иннервирующие щупальца и мышцы стенки тела. *Phoronis ovalis* имеет два латеральных несегментированных нервных ствола, однако все остальные форониды обладают только левым стволом (см. рис. 25.2, Б; 25.5). В каждом стволе присутствуют гигантские аксоны. (Точнее — один гигантский аксон. — *Примеч. ред.*)

Форониды воспроизводятся бесполом и половым путем. Несколько видов формируют колонии за счет почкования и поперечного деления. Форониды хорошо регенерируют. В ответ на неблагоприятные условия форониды легко отбрасывают мезосому и лофофор, включая нервное кольцо, метанефридии и рот. Метасома восстанавливает утраченные части в течение двух или трех дней. Некоторые виды разделяются на множество кусочков, каждый из которых превращается в новую особь.

Большинство форонид являются гермафродитами. Гонады располагаются в туловищном целоме вокруг желудка, в ампуле, в них проникают многочисленные капилляры от нисходящего кровеносного сосуда (см. рис. 25.2, Б). Гаметы попадают в туловищный целом и выводятся наружу по протокам метанефридиев, которые функционируют как гонодукты. Сперматозоиды упаковываются в сперматофоры, продуцируемые парой **лофофоральных органов** (см. рис. 25.3, Б), и высвобождаются в воду. Сперматофоры захватываются лофофорами других особей, после чего сперматозоиды становятся амебоидными и проникают сквозь стенку тела, попадая в метациель. (Это не совсем верно. Сперматозоиды форонид вовсе не амебоидны. Они имеют U-образную форму, причем одну ветвь образует вытянутое ядро, а другую — жгут. Сперматозоид движется так, что острый угол направлен вперед. Движение происходит за счет изгибания ядра и жгута. — *Примеч. ред.*) Яйцеклетки оплодотворяются внутри туловищного целома, зиготы выходят наружу через метанефридии. Эмбрионы развиваются в толще воды или вынашиваются в лофофоре.

В развитии форонид смешаны признаки вторичноротых и первичноро-

тых. Дробление голобластическое и радиальное. Бластопор становится ротовым отверстием. Развитие регулятивное, и экспериментально изолированные бластомеры развиваются в нормальных личинок. Дробление приводит к образованию целобластулы, которая гастрულიрует путем инвагинации, однако целом формируется шизоцельно. Мезентобласт 4d отсутствует, и мезодерма происходит из стенки первичной кишки как мезенхимный зачаток, который затем приобретает эпителиальное строение и включает в себе личиночный туловищный целом. Недавние работы продемонстрировали, что полость эпистома, долгое время считавшаяся протоцелом, на самом деле не выстлана эпителием, заполнена внеклеточным матриксом и является производным бластоцеля, а не целомом. Лофофоральный целом

развивается позже из мезодермальных клеток в зачатках будущих щупалец взрослых особей. (Описание эмбрионального развития форонид, приведенное здесь, не совсем верное. Мезодерма в развитии форонид происходит из двух источников — переднего и заднего. Передняя мезодерма обособляется в виде мезенхимного зачатка от передней части первичной кишки. Задняя мезодерма образуется как выпячивание дорсальной стенки задней части кишки, т.е. энтероцельным способом, как у вторичноротых, и дает туловищный целом личинки. Из переднего мезодермального зачатка развиваются лофофоральный целом и мезодермальные клетки головной лопасти. Последние образуют настоящий передний целом — протоцель у личинок рода *Phoronopsis*. У личинок рода *Phoronis* протоцель не развивается, от

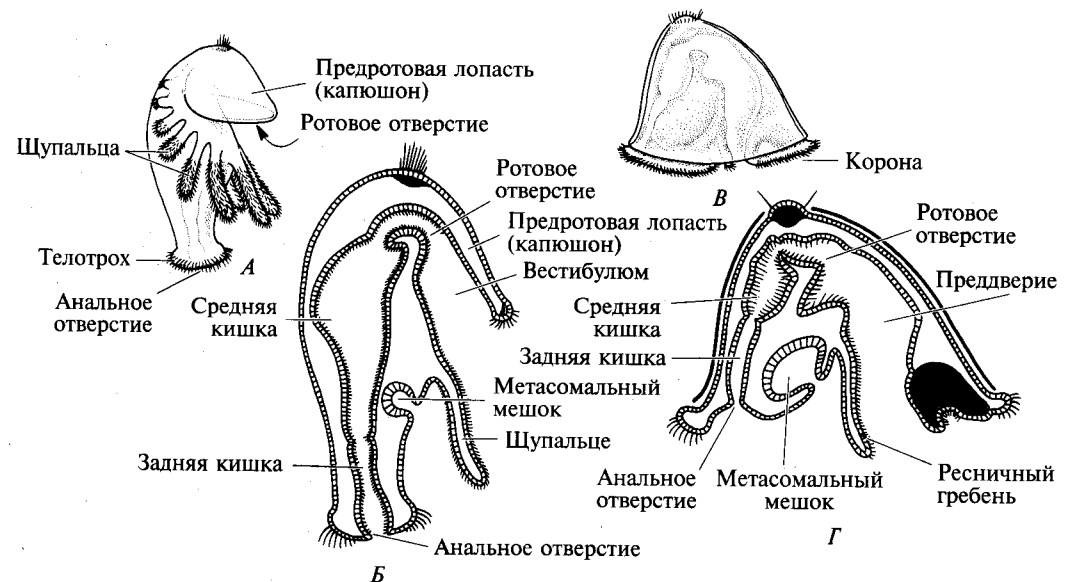


Рис. 25.6. Личинки Lophophorata (вид справа):

А, Б — личинка форонид — актинотроха. Обратите внимание на метасомальный мешок под щупальцами на брюшной стороне; В, Г — личинка мшанок — цифонаутес (А, В — внешний вид; Б, Г — сагиттальный разрез) (Г — упрощено и перерисовано из Stricker S.A., Reed C.G. and Zimmer R.L. 1988. *The cyphonautes larva of the marine bryozoan Membranipora membranacea*. I. General morphology, body wall and gut. *Can. J. Zool.* 66: 368—383)

него остается только одна задняя стенка, а полость головной лопасти представляет собой результат смещения целома и бластоцеля. — *Примеч. ред.*)

Почти у всех форонид развитие не прямое и гастрюла развивается далее в характерную, снабженную щупальцами и покрытую ресничками личинку, которую называют **актинотрохой** (рис. 25.6, А, Б). Кишечник актинотрохи прямой, с ротовым отверстием впереди и анальным — позади. Крупный **преоральный капюшон** (=головная лопасть, эписфера. — *Примеч. ред.*) нависает над ртом, а кольцо покрытых ресничками щупалец частично окружает рот. Основной функцией щупалец является питание, а ресничный телотрох вокруг анального отверстия является, вероятно, главным ло-

комоторным органом. Личинка снабжена парой протонефридиев, состоящих из соленокитов. В центре вентральной стороны формируется **метасомальный мешок**, представляющий собой впячивание эктодермы вместе с мезодермой (см. рис. 25.6, Б). Он связан с кишечником **вентральным мезентерием**. Во время метаморфоза метасомальный мешок выворачивается наизнанку и дает стенку тела туловища взрослой особи (рис. 25.7). После долгого или короткого периода существования в толще воды актинотроха подвергается быстрому метаморфозу, в процессе которого кишечник становится U-образным, а личиночные щупальца заменяются щупальцами взрослой особи. Личинка опускается на дно, секретирует трубочку и

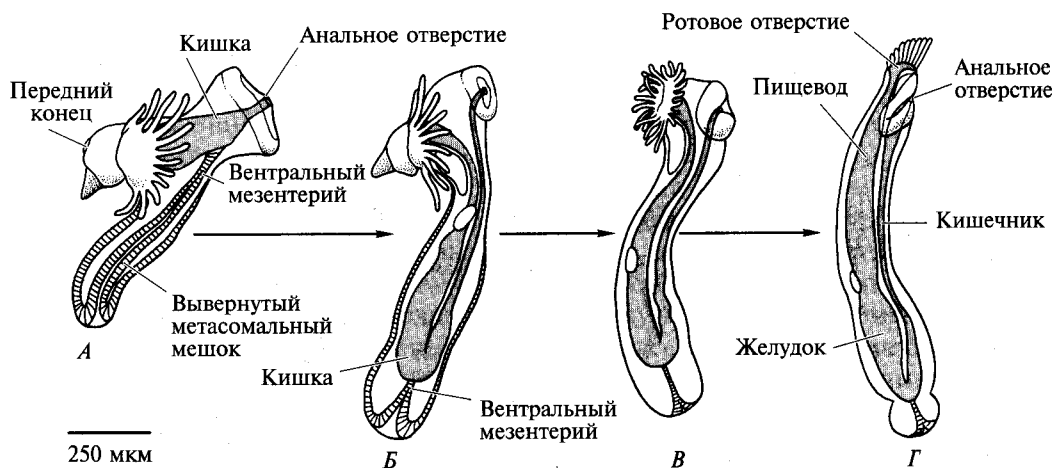


Рис. 25.7. Метаморфоз форонид от планктонной личинки актинотрохи до бентосной ювенили, который завершается за 15—30 мин. Все стадии показаны слева:

А — личинка, начинающая метаморфоз, более развита, чем изображенная на рис. 25.6, А, Б. Кишечник прямой; слева на рисунке рот, скрытый кольцом личиночных щупалец. Метасомальный мешок выпячивается вентрально, оставаясь прикрепленным к кишечнику вентральным мезентерием; Б — выворачивание метасомального мешка, в который втягивается кишечник, принимая характерную для взрослого организма U-образную форму. Эктодерма метасомального мешочка становится эпидермисом взрослого организма, тогда как его мезодерма превращается в кольцевую и продольную мускулатуру стенки тела; В — личиночные щупальца дегенерируют, как только начинают формироваться щупальца взрослого животного; Г — личиночные щупальца вытесняются щупальцами взрослого организма (изменено и перепечатано из Hermann K. 1975. Einfluss von Bakterien auf die Metamorphose-Auslösung branchiata (Phoronis muelleri). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 67: 112—115)

становится бентосным взрослым организмом (см. рис. 25.7).

Среди 14 видов форонид *Phoronis ovalis* — карликовая сверлящая форонида считается воплощением многих примитивных черт. Это прогенетический вид, и многие «примитивные» черты его строения являются результатом остановки развития на ранних стадиях. Безусловно непримитивным является развитие *Phoronis ovalis*. У него отсутствует характерная для всех остальных видов планктотрофная личинка — актинотроха. (Лецитотрофные личинки *Phoronis ovalis* не питаются и не плавают в толще воды. Они ползают по субстрату и прикрепляются всего через несколько часов. — *Примеч. ред.*) Представители вида обладают простым овальным лофофором, и его кровеносная, нервная и выделительная системы билатерально симметричны. Другие форониды демонстрируют большую или меньшую редукцию этих органов на правой стороне тела. Такое доминирование левой стороны напоминает о нескольких таксонах вторичноротых, включая кишечнодышащих полухордовых, иглокожих и головохордовых, у каждого из которых имеются личиночные и взрослые асимметрии с преобладанием левой стороны тела.

BRACHIOPODA^P

Брахиоподы (плеченогие) по-английски называются «lamp shells», т.е. «ламповые раковины», из-за того, что их раковины напоминают масляные лампы, которыми пользовались в Древнем Риме (рис. 25.8). Внешне эти животные напоминают двустворчатых моллюсков. Они имеют мантию, мантийную полость и двустворчатую известковую раковину. (Раковина неко-

торых брахиопод состоит из фосфата кальция. — *Примеч. ред.*) Действительно, вплоть до середины XIX в. они считались моллюсками. Сходство с двустворчатыми моллюсками является поверхностным, и сейчас брахиоподы рассматриваются как самостоятельный таксон, далекий от Mollusca. В обоих таксонах две минерализованные створки заключают мягкое тело, но у брахиопод это — дорсальная и вентральная створки (см. рис. 25.8, B), а у двустворчатых моллюсков — правая и левая.

Все брахиоподы представляют собой морских бентосных животных, которые питаются взвешенными в воде частицами. Они распространены от приливно-отливной зоны до больших глубин, однако большинство видов населяют континентальные шельфы. Брахиоподы — одиночные животные. Большинство видов живет прикрепляясь к поверхности камней и других твердых субстратов (см. рис. 25.12), однако иногда, как, например, *Lingula*, они обитают в вертикальных норках в песчаных или илистых донных субстратах (рис. 25.9, A). Хотя ископаемые виды были широко распространены в древних морях, современные виды являются преимущественно обитателями холодных вод.

Брахиоподы представляют собой относительно крупных животных. Средний диаметр брахиопод составляет около 5 см. Это означает, что брахиоподы имеют относительно неблагоприятное отношение площади поверхности к объему. Их исключительно крупный лофофор, возможно, является приспособлением для увеличения площади поверхности, с тем чтобы компенсировать увеличение объема.

Приблизительно 350 видов существующих в настоящее время брахиопод являются лишь крупницей по срав-

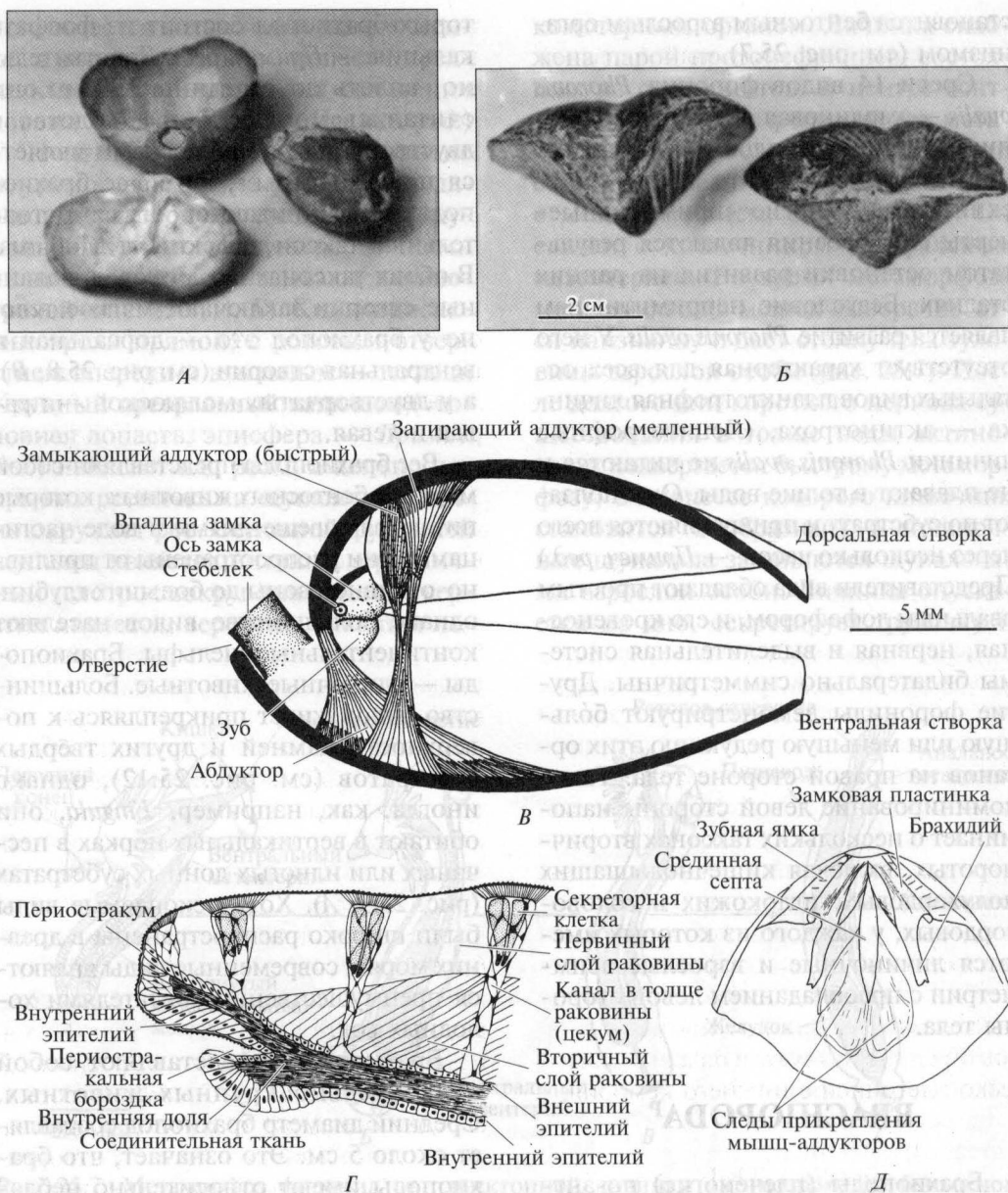


Рис. 25.8. Brachiopoda:

А — замковая брахиопода *Terebratella*. Дорсальная створка — внизу слева, вентральная створка — вверху слева. Обратите внимание на отверстие для стебелька на вентральной створке. Справа — створки в закрытом положении. На этом рисунке также видно отверстие для стебелька; Б — ископаемая замковая брахиопода *Paraspirifer*; В — сагиттальный разрез через теребратулиду *Waltonia*, демонстрирующий взаимосвязь между створками, мышцами и стебельком; Г — срез через край раковины и мантии замковой брахиоподы; Д — внутренняя поверхность дорсальной створки замковой брахиоподы (В — из Rudwick M.J.S. 1970. *Living and Fossil Brachiopods*. Hutchinson and Co., London; Г — из Williams and Rowell, 1965; Д — по Davidson, 1887, из Hyman L.H. 1959. *The Invertebrates*. Vol. V. *The lesser coelomates*. McGraw-Hill Book Co., New York)

нению с 12000 известных вымерших видов, которые процветали в палеозойских и мезозойских морях. Благодаря своим минеральным раковинам, они хорошо представлены в ископаемых остатках.

Brachiopoda появились в нижнем кембрии и достигли пика разнообразия на уровне родов в течение девонского периода. С тех пор они, по-видимому, страдали от соседства с двустворчатыми моллюсками, с которыми конкурировали за ниши сидячих бентосных двустворчатых фильтраторов взвесей. Брахиоподы большей частью пришли в упадок при великом пермском вымирании, и ограниченное число и узкое распространение современных видов является следствием этого события. После такого регресса число видов незначительно увеличилось в течение кайнозоя. Ныне живущий род *Lingula* сохранился с ордовикского периода.

Брахиоподы включают два таксона — Inarticulata и Articulata, которые различаются многими морфологическими чертами, особенно механизмом сочленения замка и его мышц. Большинство современных брахиопод являются замковыми. Хотя морфологические черты указывают на то, что беззамковые являются более примитивными, оба таксона присутствуют в палеонтологической летописи с нижнего кембрия.

ФОРМА ТЕЛА

Типичная брахиопода имеет крупный лофофор на переднем конце (см. рис. 25.10). Две складки стенки тела — **дорсальная** и **вентральная лопасти мантии** — простираются от тела вперед и окружают мантийную полость, в которой расположен лофофор. Каждая лопасть состоит из **наружного мантийно-**

го эпителия, который секретирует раковину, и **внутреннего мантийного эпителия**, который выстилает мантийную полость (см. рис. 25.8, Г). Все тело, мантийные лопасти и лофофор заключены в двустворчатую раковину.

Каждая из двух створок билатерально-симметрична и имеет круглый внешний край. Вентральная створка в типичном случае крупнее, чем дорсальная (рис. 25.9, Д). **Дорсальная (брахиальная) створка** поддерживает лофофор, ее верхушка входит в **вентральную (педальную) створку**. Верхушка вентральной створки иногда несет заднее отверстие (см. рис. 25.8, А, В) для выхода прикрепительного стебелька — **ножки** (рис. 25.9, В). У роющих лингулид створки уплощены и схожи в размерах и форме. Створки могут быть украшены концентрическими линиями нарастания, иметь желобчатую, гребенчатую или даже покрытую иглами поверхность. Раковины большинства ныне живущих брахиопод тускло-желтые или серые, однако у некоторых видов они оранжевые или красные.

Две створки сочленяются друг с другом при помощи заднего замка (рис. 25.9, Г — Е). На особенностях такого замка в основном и базируется разделение Brachiopoda на Inarticulata и Articulata. У беззамковых брахиопод, таких, как *Lingula* и *Glottidia*, створки скрепляются друг с другом только за счет мышц, а замковый отдел створок простой и не усложненный. У замковых брахиопод задний край вентральной створки несет пару замковых зубов, которые вставляются в соответствующие впадины на замковом крае дорсальной створки (см. рис. 25.8, В, Д). Такой сочленяющий механизм крепко смыкает створки друг с другом и дает возможность раскрываться приблизительно на 10° (см. рис. 25.9, Д).

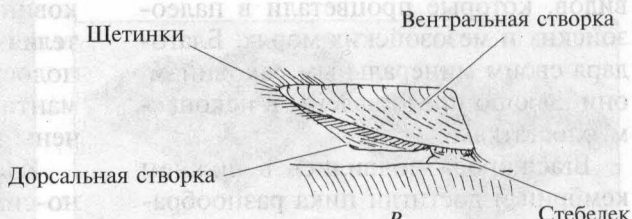
Пучки щетинок, образующие
канал для потока воды



Стебелек

Скопление песка
вокруг стебелька

А

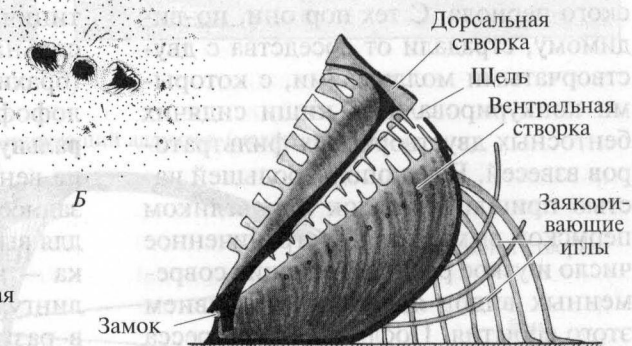


Дорсальная створка

Вентральная створка

Стебелек

В



Дорсальная
створка

Щель

Вентральная
створка

Заякоривающие
иглы

Замок

Д

1 см



Вентральная
створка

Замок

Аддуктор

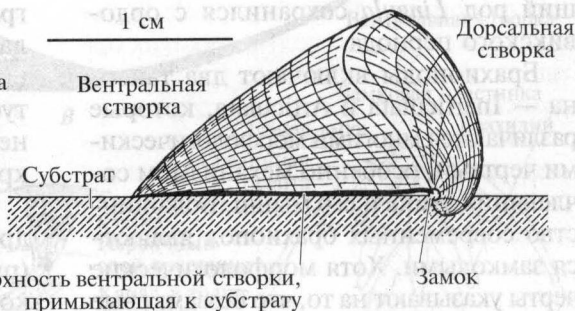
Абдуктор

Платформа

Дорсальная
створка

Субстрат

Г



Вентральная
створка

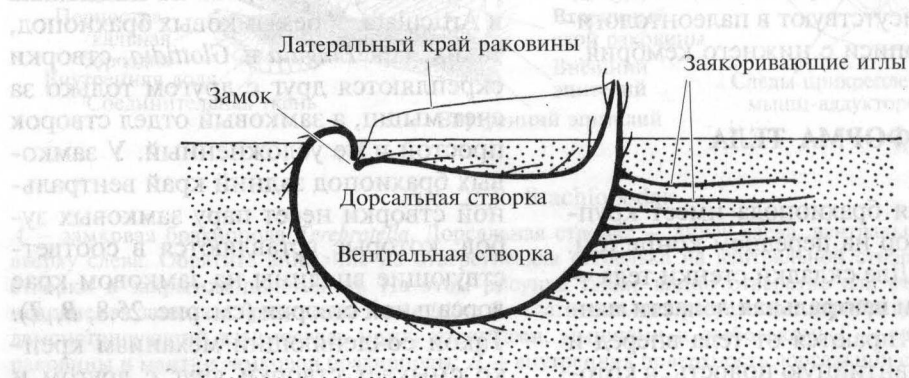
Дорсальная
створка

Субстрат

Замок

Е

Поверхность вентральной створки,
примыкающая к субстрату



Латеральный край раковины

Замок

Дорсальная створка

Вентральная створка

Заякоривающие иглы

Ж

Рис. 25.9. Brachiopoda:

А — беззамковая *Lingula* во время питания внутри норки; Б — отверстия норки *Lingula* по время питания. Щетинки окаймляют среднюю выводную и латеральные вводные апертуры; В — ныне живущая эпибентосная беззамковая *Disciniscia*, прикрепляющаяся с помощью стебелька; Г — схема среза ныне живущей замковой *Lacazella*, которая прикрепляется к субстрату вентральной створкой; Д — сагиттальный разрез через пермскую замковую брахиоподу *Chonosteges*, которая прикрепляла вентральную створку к субстрату с помощью цемента; Е — девонская замковая брахиопода *Spyringospira*, которая обитала на мягких донных субстратах, не прикрепляясь; Ж — пермская замковая брахиопода *Waagenoconchia*, которая жила частично зарывшись в мягкое дно (А — с изменениями из Francois, 1891; Б — с изменениями из Rudwick, 1970; В — по Morse, 1902, из Hyman L. H. 1959. *The Invertebrates. Vol. V. The lesser coelomates.* McGraw-Hill Book Co., New York; Г, Е и Ж — из Rudwick M. J. S. 1970. *Living and Fossil Brachiopods.* Hutchinson and Co., London; Д — с изменениями из Rudwick, 1970)

Поскольку мышцы напряженно работают только при сокращении, перед двустворчатыми животными, такими как моллюски и брахиоподы, стоит нелегкая задача открывания створок, сохраняя в то же время все мягкие части в пределах раковины в безопасности. Смыкание створок (аддукция) легко осуществить с помощью мышц, тянущихся от одной створки к другой, однако открывание (абдукция) является более сложным, и брахиоподы используют два различных механизма, несходные с теми, что используются двустворчатыми моллюсками. У беззамковых брахиопод сокращение продольных мышц оказывает давление на целом, заставляя его расширяться и толкать створки наружу (мы помним, что целью является раскрытие створок всего на 10°). У лингулид имеется сложная мускулатура не только для смыкания створок, но также и для сжимания целома и размыкания створок. Некоторые из этих мышц также могут заставлять створки скользить относительно друг друга напоподобие движения ножниц (см. рис. 25.11). Лингулиды роют норки за счет таких секущих движений, как бы «прорезаясь» сквозь осадок.

У беззамковых и замковых мышц-аддукторы тянутся от створки к створке, прикрепляясь кпереди от

замка. Эти мышцы стягивают створки друг с другом и закрывают раковину (см. рис. 25.8, В). У замковых брахиопод пара **мышц-абдукторов** (ди-дукторы) берет начало на вентральной створке и прикрепляется на дорсальной створке позади от замка. Сокращение этих мышц открывает створки (см. рис. 25.8, В; 25.9, Г). Хотя такая организация и эффективна, она все же требует открывания раковины, и мышца или сухожилие частично выставляется и становится уязвимой для хищников. У моллюсков нет мышц-абдукторов; вместо этого открывание створок основано на эластичной реакции замкового лигамента.

Мышцы-аддукторы у брахиопод, подобно таковым у двустворчатых моллюсков, разделены на «замыкатели» и «запиратели» (см. рис. 25.8, В). «Замыкатели» — это быстрые мышцы, представленные поперечно-полосатыми волокнами, способными к стремительному сокращению для обеспечения быстрого закрывания створок. «Запиратели» — это мышцы, состоящие из гладких волокон, более медленные, однако они могут оставаться в состоянии сокращения в течение длительного периода.

Каждая створка (см. рис. 25.8, Г) состоит из внутреннего биоминерали-

зованного слоя, покрытого внешним органическим (протеиновым) периостракумом. Периостракум секретируется эпидермальными клетками края мантии, тогда как минеральная часть секретируется внешним мантийным эпидермисом. Минеральный слой делится на внешний первичный и внутренний вторичный слои. Слои раковины секретируются последовательно, начиная с периостракума и заканчивая вторичным минеральным слоем. У замковых брахиопод первичный слой состоит из кальцита, а вторичный слой органическо-известковый, включающий как кальцит, так и протеин. Хитиново-фосфатная раковина беззамковых брахиопод выглядит более примитивной и появилась еще в кембрии. Она является более сложной и изучена не так хорошо, как раковина замковых брахиопод. В ней имеется органический матрикс, состоящий

главным образом из гликозаминогликанов (ГАГ). Гибкий первичный слой состоит из апатитовых кристаллов, внедренных в ГАГ, тогда как вторичный слой представляет собой комплекс коллагена и других белков, ГАГ, хитинофосфата и апатита. Периостракум беззамковых брахиопод тоже содержит следы хитина.

У большинства брахиопод внешний мантийный эпидермис образует отростки, идущие сквозь известковую раковину к периостракуму (см. рис. 25.8, Г). Эти отростки могут служить участками хранения веществ, секретировать репелленты для отпугивания врагов или использоваться для газообмена.

Мантийный край у большинства видов несет длинные хитиновые щетинки, которые могут выполнять защитную и, возможно, сенсорную функции (рис. 25.9, В; 25.10). Они осна-

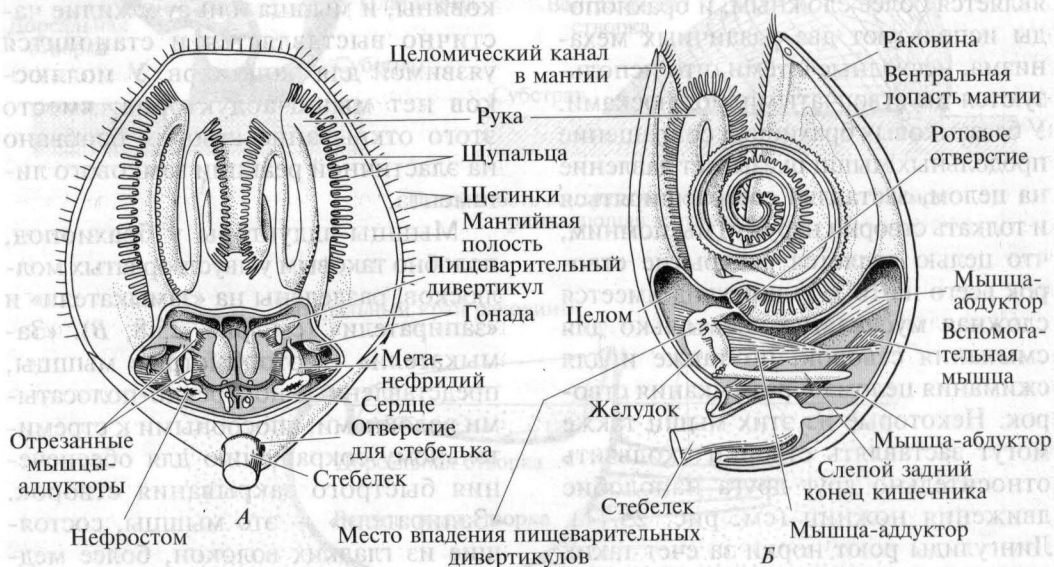


Рис. 25.10. Анатомия Brachiopoda:

А — вид с дорсальной стороны; Б — сагиттальный разрез (изменено и переписано из Delage and Hérouard с изменениями из Beauchamp P. de. 1960. *Classe des Brachiopodes*. In Grassé P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 5. Part 2. Masson et Cie, Paris. Печатаются с разрешения)

щены мышцами и обладают подвижностью (одни больше, другие меньше). По своему строению щетинки брахиопод сходны с щетинками аннелид (см. рис. 13.5, т. 2). У некоторых брахиопод они образуют своего рода вводные и выводные каналы для воды, входящей в мантийную полость и вытекающей из нее (см. рис. 25.9, А, Б).

Тело брахиоподы занимает только треть пространства между двумя створками (рис. 25.10). Пространство между лопастями мантии представляет собой мантийную полость, которая заполнена морской водой и занята лофофором (рис. 25.10, А).

Большинство брахиопод прикрепляется к субстрату при помощи цилиндрического выроста стенки тела, называемого стебельком. Он покрыт толстой хитиновой кутикулой, секретлируемой эпидермисом, и тянется назад от отверстия в замковом отделе раковины (см. рис. 25.9, А, В; 25.10). Стебельки замковых и беззамковых брахиопод развиваются из различных личиночных зачатков и, таким образом, не являются гомологичными. Несмотря на то что они выполняют сходную функцию, морфологически они различаются (Вопрос о гомологии стебельков брахиопод не может считаться решенным. — *Примеч. ред.*)

Стебелек беззамковых лингулид (*Lingula* и *Glottidia*) длинный и мускулистый (см. рис. 25.9, А). Его сердцевина представляет собой продолжение метацеля, которое содержит гемэритроциты и выстлан мезотелием. Слой продольных мышц залегает между целомом и базальной мембраной эпидермиса стебелька.

Стебелек замковых брахиопод может быть коротким и жестким, лишенным мышц (см. рис. 25.9, В), или, наоборот, гибким и мускулистым (см.

рис. 25.10). Его сердцевина лишена целомической полости и в значительной степени заполнена соединительной тканью. Стебелек выходит либо из выемки замкового края вентральной створки, либо через отверстие в приподнятой верхушке (см. рис. 25.8, А; 25.10, А). Это означает, что стебелек выходит на дорсальном участке вентральной створки, который простирается позади дорсальной створки (см. рис. 25.8, В). Замковые брахиоподы могут прикрепляться к субстрату верхней стороной книзу, располагая створки в горизонтальном положении (см. рис. 25.9, В), или же замковым концом вниз, с направленной вверх щелью. Мышцы внутри створок, которые входят в основание стебелька, обеспечивают распрямление, сгибание и даже вращение животного на стебельке (рис. 25.11, В, Г). Дистальный конец стебелька прикрепляется к субстрату посредством корнеобразных выростов или коротких папилл.

У некоторых брахиопод из обоих таксонов, таких, как *Crania* (Inarticulata) и *Lacazella* (Articulata), стебелек совершенно утрачен. Такие виды крепятся вентральной створкой непосредственно к субстрату и, таким образом, оказываются ориентированными дорсальной стороной вверх (см. рис. 25.9, Г—Е). При этом задняя часть вентральной створки образует место прикрепления, а передний край направлен слегка вверх и не загрязняется субстратом. Некоторые виды ископаемых брахиопод, прикреплявшиеся прямо к субстрату, были важными компонентами палеозойских рифов. Несколько глубоководных видов, таких как *Chlidonophora*, заякориваются в осадке разветвленными, корнеподобными стебельками.

Форма раковины некоторых ископаемых видов указывает на то, что не-

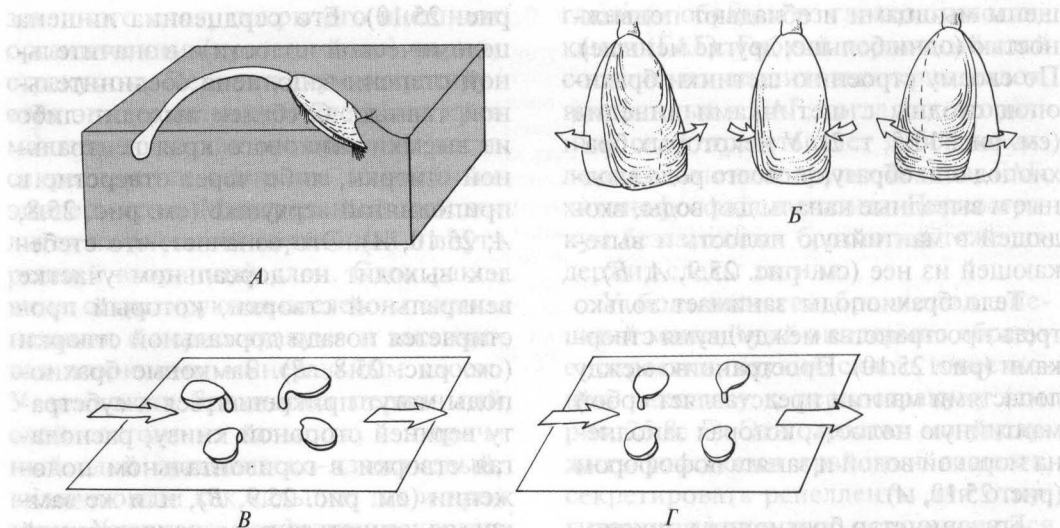


Рис. 25.11. Движения брахиопод.

Роющие *Lingula* и *Glottidia* (А) изгибают стебелек и «врезаются» в осадок благодаря движениям дорсальной и вентральной створок, напоминающим движения ножниц (Б). Отдельные особи замковой *Terebratalia transversa*, случайным образом размещенные в однонаправленном течении (В), разворачиваются на стебельках, располагая тело таким образом, чтобы его продольная ось была перпендикулярна потоку воды (Г). В таком положении потоки воды скорее способствуют, нежели противостоят ресничному течению, производимому лофофором (А — с изменениями из Trueman E. R. and Wong T. M. 1987. The role of the coelom as a hydrostatic skeleton in lingulid brachiopods. J. Zool. Lond. 213: 221—232, и персональные исследования E. E. R.; В — основано на данных и всестороннем исследовании LaBarbera, M. 1977. Brachiopod orientation to water movement. I. Theory, laboratory behavior and field orientations. Paleobiology 3: 270—287)

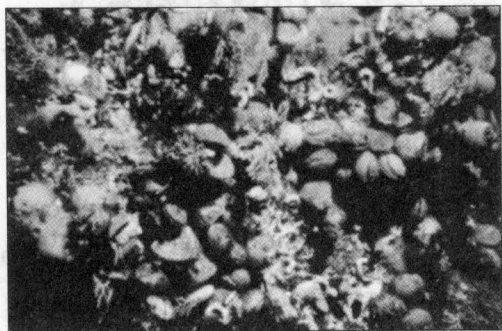


Рис. 25.12. Brachiopoda.

Поверхность скалы у побережья Новой Зеландии, на которой обитают три вида брахиопод. Белый, ветвящийся организм — гидрокоралл из семейства Stylasteridae. На фотографии отображена площадь приблизительно в 1 м²

которые из них были приспособлены к свободному обитанию на поверхности мягких донных субстратов. Иглы, длинные «крылья», гребни и уплощенные вентральные поверхности возникли как приспособления, используемые для предотвращения погружения в осадок (см. рис. 25.9, Е, Ж). Среди ныне живущих видов новозеландский *Neothyris lenticularis* обитает свободно на галечнике или на крупнопесчаных донных субстратах, а *Terebratella sanguinea* либо прикрепляется к камням, либо свободно лежит на песке или иле. Тем не менее большинство современных видов прикрепляется к твердым субстратам (рис. 25.12).

ЛОФОФОР И ПИТАНИЕ

Как и у других лофофоровых, лофофор брахиопод представляет собой венчик из полых щупалец, окружающих рот. Однако для того чтобы увеличить площадь поверхности, лофофор протягивается вперед в виде двух так называемых **рук**, от которых и берет свое начало название этой группы животных — *брахиоподы* (от греч. «*brachia*» — рука или плечо). В наиболее простой форме лофофор подковообразный, а каждая рука выступает вперед в мантийную полость. У более крупных видов руки могут сворачиваться в виде петель или спиралей, что значительно увеличивает площадь собирающей поверхности лофофора (рис. 25.13; см. рис. 25.10). Это позволяет также обеспечить необходимое увеличение поверхности, через которую осуществля-

ется дыхание при увеличении размеров тела. Каждая рука несет ряд щупалец. Параллельно этому ряду в основании щупалец проходит ресничный **брахиальный желобок** (рис. 25.13, Б). Каждая рука содержит хрящеподобный опорный скелет и два целомических канала. Ветви каналов тянутся в щупальца. Целомические пространства в руках и щупальцах совместно функционируют как гидростатический скелет, который поддерживает щупальца в напряженном, выпрямленном состоянии. У многих замковых брахиопод дорсальная створка несет пару сложных, изящных известковых отростков, известных как **брахидии**, которые служат опорой для рук. Внутренняя поверхность створки может быть желобчатой или гребенчатой, создавая оптимальное пространство, в котором помещается лофофор (см. рис. 25.8, Д).

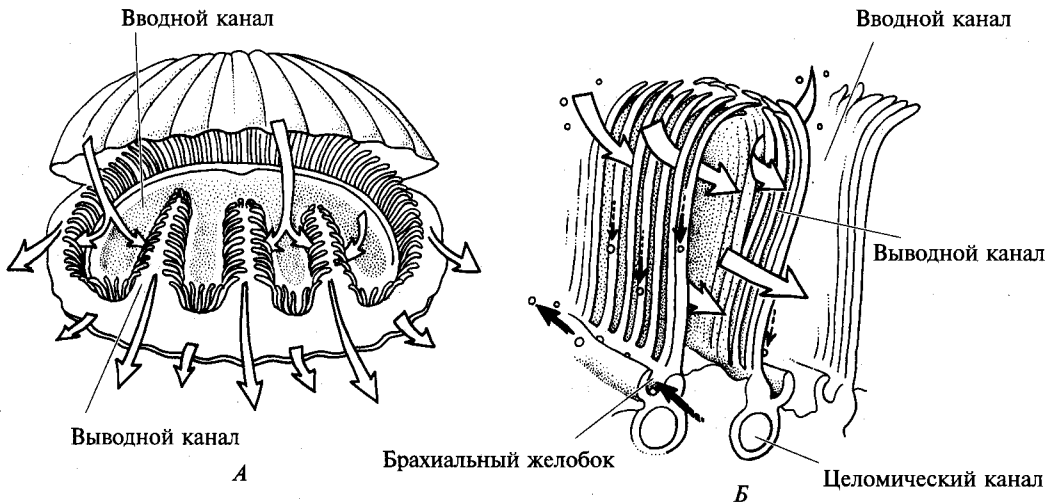


Рис. 25.13. Brachiopoda:

А — строение лофофора брахиоподы *Megathyris*. Входящие потоки воды обозначены двумя разветвляющимися стрелками, а выходящее течение — простыми стрелками; Б — увеличенное изображение выводного канала *Megathyris*. Белые стрелки указывают течение воды, маленькие черные стрелки изображают транспорт частичек по щупальцам; большие черные стрелки показывают перенос частичек ко рту по брахиальному желобку (А — изменено и перерисовано из Rudwick M.J.S. 1970. *Living and Fossil Brachiopods*. Hutchinson and Co., London. Б — no Atkins, 1959)

Фильтрационная система щупалец функционирует по принципу «up-stream» и используется для питания взвешенной пищей. Во время питания вода поступает в переднюю щель между створками через особое вводное отверстие и вводной канал и покидает ее через выводное отверстие и выводной канал (рис. 25.13, А). Частицы, особенно мелкий фитопланктон, задерживаются латеральными ресничками смежных щупалец и затем транспортируются вниз по внутреннему (противоточному) краю щупалец к брахиальному желобку. Брахиальный желобок проводит пищу от основания щупалец ко рту (рис. 25.13, Б). Отброшенные частички выносятся выводным потоком. (У большинства брахиопод имеется два типа щупалец: желобчатые и гребенчатые, они располагаются в ряду, чередуясь. Задержанные латеральными ресничками частицы транспортируются вниз по желобчатым щупальцам, а гребенчатые щупальца, по-видимому, используются для выведения слишком крупных частиц, которые не проходят в брахиальный желобок. Механизм фильтрации и сортировки частиц у брахиопод еще не полностью изучен. — *Примеч. ред.*)

Лингулиды обитают в норках в мягких грунтах. Передние концы створок направлены вверх, по направлению к отверстию норки, а задний стебелек тянется вниз, по направлению к дну норки и закрепляется в песке (см. рис. 25.9, А). Когда животное принимает необходимое для питания положение, приоткрытые створки располагаются около отверстия норки. Длинные мантийные щетинки собраны в три пучка, формируя два латеральных вводных сифона и медиальный выводной сифон, который слегка выступает над поверхностью

осадка и препятствует проникновению частичек осадка в мантийную полость (см. рис. 25.9, Б). Когда животное потревожено, стебелек сокращается и вытягивает животное вниз, в норку. (Брахиоподам свойственно большое разнообразие в строении лофофора и в способах организации водных потоков при фильтрации, которое отнюдь не исчерпывается двумя приведенными здесь примерами. — *Примеч. ред.*)

ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Тело взрослых брахиопод состоит из мезосомы и метасомы. Они вмещают передний лофофоральный целом, протягивающийся в щупальца, и крупный, обширный туловищный целом, в котором располагаются пищеварительный тракт, метанефридии; гонады, мышцы раковины и кровеносная система. Мезотелиальная выстилка ресничная (точнее — моноцилиарная, т.е. жгутиковая. — *Примеч. ред.*). Наличие протосомы как самостоятельного отдела тела сомнительно, несмотря на то что кпереди от рта имеется небольшой дорсальный преоральный эпистом. У замковых брахиопод он не содержит полости, но у беззамковых в нем есть пространство, которое сообщается с лофофоральным целомом, однако нет доказательств, что это и есть протоцель.

Стенка тела состоит из внешнего эпидермиса, слоя соединительной ткани и целомического мезотелия. Все эпителии брахиопод являются однослойными, а все ресничные клетки — моноцилиарными. Мышцы стенки тела, которые лежат под раковиной, развиты слабо или же специализиро-

ваны для открывания и закрывания створок. Эпителиально-мышечные клетки в мезотелии мезоцеля обеспечивают движения рук и щупалец. Мышцы брахиопод либо гладкие, либо поперечно-полосатые.

От метациеля в лопасти мантии тянутся **мантийные каналы**, которые проходят в соединительной ткани между внутренним и внешним мантийными эпителиями. Целомическая жидкость содержит целомциты нескольких видов, а у беззамковых брахиопод имеется некоторое количество гемэритроцитов, содержащих гемэритрин. Помимо лофофора и мантии у брахиопод нет других специализированных поверхностей для газообмена. Транспорт кислорода, вероятно, обеспечивается целомической жидкостью; для этого осуществляется определенная циркуляция ее через мантийные каналы, и кислород, по крайней мере частично, переносится гемэритрином на целомocyтах некоторых видов. Циркуляция целомической жидкости осуществляется мезотелием либо сокращениями его эпителиально-мышечных клеток, либо биением его ресничек.

Брахиоподы обладают кровеносной системой, состоящей из сердца, бесцветной крови и сосудов. Мышечное сократимое сердце располагается в дорсальном мезентерии над желудком, и от него тянутся передний и задний сосуды (см. рис. 25.10, А). Эти сосуды разветвляются, снабжая кровью различные части тела, включая кишечник и лофофор. Функция кровеносной системы точно не известна, вероятно, главная ее функция — доставка питательных веществ к тканям.

Пищеварительный тракт состоит из рта, глотки, пищевода, желудка, пищеварительных отростков, средней кишки и иногда анального отверстия.

В стенке пищеварительного тракта имеются слои кольцевых и продольных мышц, а гастродермис на всем протяжении несет реснички. Рот открывается в мускулистую глотку, которая соединяется с пищеводом. Пищевод проходит дорсально, затем поворачивает и соединяется с желудком (см. рис. 25.10, Б). Большие сильно разветвленные пищеварительные отростки окружают желудок, они связаны с ним одним-тремя протоками с каждой стороны. Пищеварение, главным образом внутриклеточное, происходит в пищеварительных отростках. У некоторых беззамковых брахиопод пищеварительный тракт U-образный. Средняя кишка от желудка тянется вперед и соединяется с прямой кишкой, которая открывается наружу передним анальным отверстием, расположенным между створками, с правой стороны. У других брахиопод анальное отверстие находится на заднем конце тела между створками раковины (очевидно, имеются в виду представители отряда Craniida. — *Примеч. ред.*). У замковых брахиопод кишечник поворачивает от желудка вентрально и заканчивается слепо, анальное отверстие отсутствует (см. рис. 25.10, Б).

Брахиоподы являются аммонителлическими животными, и большая часть азотсодержащих продуктов выводится за счет диффузии через поверхность тела, особенно в лофофоре и мантии. Метанефридии являются гонодуктами и не играют явной роли в экскреции. Тщательное исследование не обнаружило подоцитов в каком-либо кровеносном сосуде или в сердце (Это неверно. Стенки кровеносных лакун в стенке пищевода и в некоторых других местах образованы подоцитами. Это означает, что ультрафилтрация из кровеносных сосудов

в туловищный целом имеет место, и следовательно, метанефридии участвуют в экскреции. — *Примеч. ред.*)

Околопищеводное нервное кольцо с маленьким дорсальным, надпищеводным ганглием и более крупным вентральным, подпищеводным ганглием формирует ЦНС. Надпищеводный ганглий не выражен у взрослых беззамковых брахиопод, в результате чего «мозг» лежит вентрально, под кишкой, как у *Kamptozoa*. От ганглиев и их комиссур нервы тянутся вперед и назад, иннервируя лофофор, лопасти мантии и мышцы створок.

Подобно двустворчатым моллюскам, мантийный край, вероятно, является наиболее важным участком сенсорной рецепции. Мантийные щетинки, хотя и не связаны непосредственно с чувствительными нейронами, вероятно, передают тактильные стимулы к рецепторам в мантийном эпидермисе. У некоторых брахиопод эти щетинки длинные и формируют «сенсорную решетку» над приоткрытыми створками. Многие брахиоподы проявляют «теневого ответ», при котором они реагируют на проходящую мимо тень закрыванием створок, однако явные фоторецепторы не были обнаружены, и неизвестно, какие клетки ответственны за такую реакцию и где они располагаются. У некоторых брахиопод имеются статоцисты.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

За несколькими исключениями, брахиоподы раздельнополы, однако половой диморфизм известен только у одного вида. Гонад обычно четыре, по паре в каждой лопасти мантии. Они представляют собой скопления развивающихся гамет в стенках целомиче-

ских мантийных каналов у замковых (см. рис. 25.10, Б) или в мезентериях кишечника у беззамковых брахиопод. После созревания гаметы попадают в метачель и выходят наружу через метанефридии. У большинства брахиопод имеется пара крупных метанефридиев (см. рис. 25.10, А), однако у некоторых замковых брахиопод их две пары. Воронковидные нефростомы открываются в метачель с двух сторон от заднего конца желудка, а протоки тянутся вперед, впадая в мантийную полость через расположенные позади рта нефридиопоры. Метанефридии представляют собой гонодукты для транспортировки гамет из метачели во внешнюю среду, и у некоторых видов они замкнуты вплоть до полового созревания.

Во время нереста яйцеклетки выводятся в морскую воду, где они оплодотворяются. Многие замковые брахиоподы вынашивают развивающиеся эмбрионы в мантийной полости, иногда зародыши развиваются в протоках метанефридиев. Самки единственного вида, обладающего половым диморфизмом, *Lacazella mediterranea*, обладают гипертрофированной вентральной створкой, которая служит мешком для вынашивания.

Дробление радиальное, голобластическое, почти равномерное. В результате дробления образуется целобластула, гастрюляция протекает путем инвагинации, а иногда — деляминации. Развитие регулятивное. Бластопор закрывается, а ротовое и анальное отверстия возникают заново. При формировании целома, которое интерпретируется как шизоцельное у беззамковых и энтероцельное у замковых брахиопод, образуются мезоцель и метачель. (Энтероцельная закладка целома характерна также и для *Stanniida*. — *Примеч. ред.*)

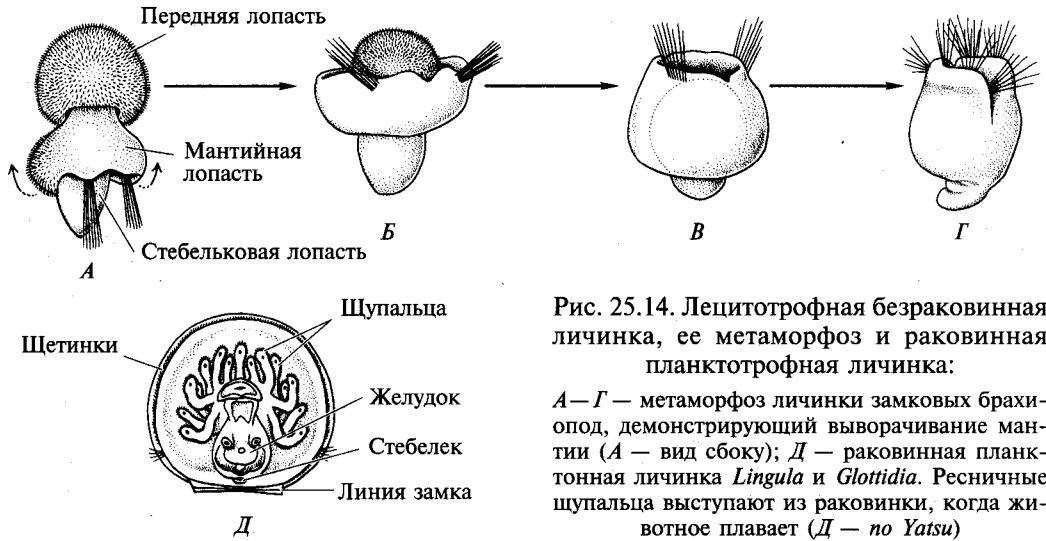


Рис. 25.14. Лецитотрофная безраковинная личинка, ее метаморфоз и раковинная планктотрофная личинка:

А—Е — метаморфоз личинки замковых брахиопод, демонстрирующий выворачивание мантии (А — вид сбоку); Д — раковинная планктонная личинка *Lingula* и *Glottidia*. Ресничные щупальца выступают из раковинки, когда животное плавает (Д — по Yatsu)

Зародыш развивается в свободно-плавающую личинку. У беззамковых брахиопод долгоживущая планктотрофная личинка напоминает миниатюрную брахиоподу (рис. 25.14, Д). Парные лопасти мантии и створки заключают тело и лофофор. Покрытый ресничками лофофор может высовываться из мантийной полости наружу. Он представляет собой личиночный плавательный орган. Стебелек личинок беззамковых брахиопод происходит от мантии, он скручен и помещается в задней части мантийной полости. Как только секретируется дополнительная раковина, личинка становится тяжелее и в конце концов опускается на дно. У *Lingula* нет метаморфоза и развитие по существу прямое. Стебелек прикрепляется к субстрату, и молодая брахиопода начинает вести взрослый образ жизни.

У замковых брахиопод развитие не прямое, и лецитотрофная личинка переживает недолгий планктонный период, предшествующий метаморфозу. Личинка не похожа на взрослую особь. Она обладает передней реснич-

ной лопастью, которая в будущем становится лофофором, задней лопастью, которая формирует стебелек, и располагающейся посередине мантией, лопасти которой направлены назад (рис. 25.14, А). Имеются четыре пучка щетинок — два дорсальных и два вентральных. У *Terebratulina* личинка оседает после короткого периода свободно-плавающего существования (длящегося приблизительно от 24 до 30 часов) и затем подвергается метаморфозу. Лопасты мантии разворачиваются вперед и вверх, начинается секреция материала створок и развитие органов взрослой особи (рис. 25.14, Б, Г). (Два варианта развития, описанные здесь, отнюдь не исчерпывают все многообразие личиночного развития и метаморфоза брахиопод. В частности, у брахиопод Craniida личинка имеет три пары пучков щетинок и напоминает личинок полихет. При метаморфозе личинка Craniida складывается пополам на брюшную сторону, так что обе створки раковины взрослого животного по своему происхождению являются дорсальными: одна из них — перед-

няя, другая — задняя. Особое строение имеют и личинки *Disciniscida*. — *Примеч. ред.*)

РАЗНООБРАЗИЕ BRACHIOPODA

Inarticulata^C: Возможно, не монофилетичная группа. Замок простой; створки соединяются только мышцами и соединительной тканью; нет замковых зубов или впадин. Створки смыкаются прямым мускульным усилием, открываются за счет гидростатического целомического давления. Мускулатура створок комплексная. Пищеварительный тракт U-образный, имеется анальное отверстие. На дорсальной створке нет брахий, поддерживающих лофофор. Развитие с личинкой, которая напоминает крошечную взрослую особь с двулопастной мантией и раковиной. (У *Craniida* и *Disciniscida* личинка устроена иначе, см. ранее. — *Примеч. ред.*)

Lingulida^O: Роят норки в мягких осадках. Имеется гемэритрин как дыхательный пигмент. Большинство обладает хитиновофосфатной раковиной; периостракум содержит хитин. Анальное отверстие с правой стороны. *Lingula*, *Glottidia*.

Discinida^O: Прикрепляются к твердым поверхностям при помощи короткого стебелька. *Discina*, *Disciniscia*.

Craniida^O: Стебелек отсутствует; вентральная створка прикрепляется непосредственно к твердому субстрату. Раковина известковая; периостракум содержит хитин. Анальное отверстие на заднем конце между створками раковины. *Crania*, *Neocrania*.

Articulata^C: Сложный замок со смыкающимися зубами и впадинами. Кальцитная (карбонат кальция) ра-

ковина. Периостракум лишен хитина. На дорсальной створке обычно имеются известковые брахийи для поддержки лофофора. Раковина открывается и закрывается за счет прямого усилия мышц-аддукторов и абдукторов. Стебелек, если имеется, поддерживается соединительной тканью. Кишечник оканчивается слепо; анальное отверстие отсутствует. Личинка имеет три отдела тела: туловище, мантию и стебелек. Большинство прикрепляется к твердым субстратам, однако некоторые (такие, как *Chlidonophora*) заякориваются в мягких грунтах при помощи разветвленного, корнеобразного стебелька.

Terebratulida^O: Наиболее многочисленная группа ныне живущих брахиопод. Брахийи в виде сложной петли. *Argyrotheca*, *Calloria*, *Chlidonophora*, *Gryphus*, *Gwynia*, *Lacazella*, *Liothyrella*, *Megathyris*, *Neothyris*, *Pajaudina*, *Terebratalia*, *Terebratella*, *Terebratula*, *Terebratulina*, *Thecidellina*.

Rhynchonellida^O: Брахийи простые, сильно выпуклая раковина и две пары метанефридиев. *Hemithyris*, *Notosaria*.

BRYOZOA^P

Bryozoa (= Ectoprocta, Polyzoa, или мшанки) насчитывают приблизительно 5000 ныне живущих видов. Они представляют собой крупнейший наиболее изученный и широко распространенный таксон лофофоровых (рис. 25.15; 25.16). Мшанки — бентосные колониальные животные, большинство видов которых живет прикрепляясь к крепким субстратам (имеется один род одиночных животных, представители нескольких родов формируют подвижные колонии). Коло-

нии могут достигать крупных размеров и мало похожи на животных. Они состоят из многочисленных крошечных зооидов. Bryozoa представляют собой крупный животный таксон, однако из-за внешнего облика их колоний, зачастую напоминающего растения, большинство людей принимает их за морские водоросли или мхи. Высушенные колонии некоторых мшанок, скелет которых имеет зеленую

окраску, продаются в маленьких вазочках наивным туристам как особый «воздушный папоротник». Большинство мшанок — морские организмы, однако около 50 видов обитают в пресных водах. Благодаря известковому экзоскелету они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Поскольку размеры зооидов составляют менее 1 мм, можно предположить, что у них нет ни целома, ни

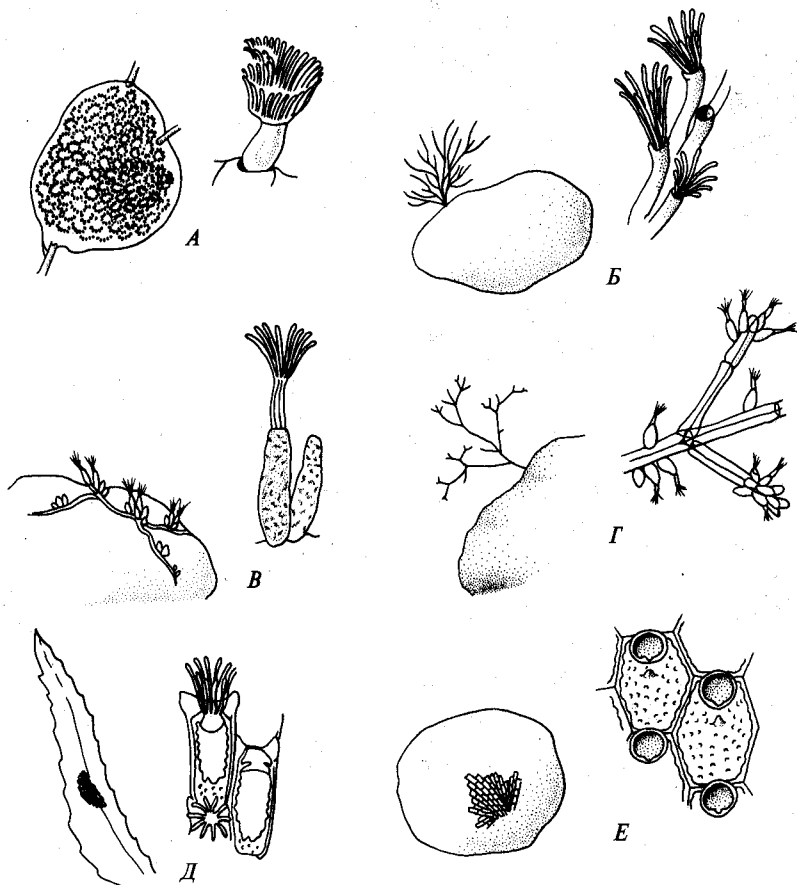
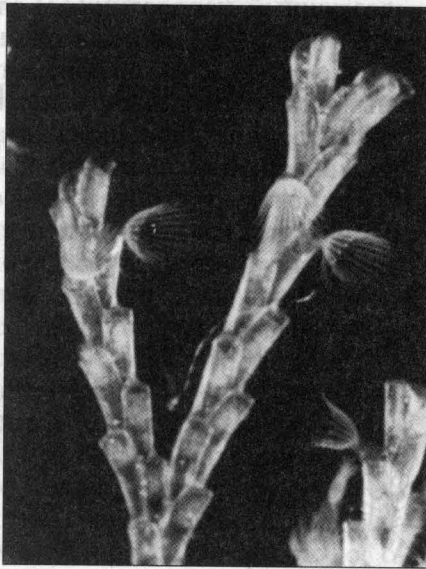
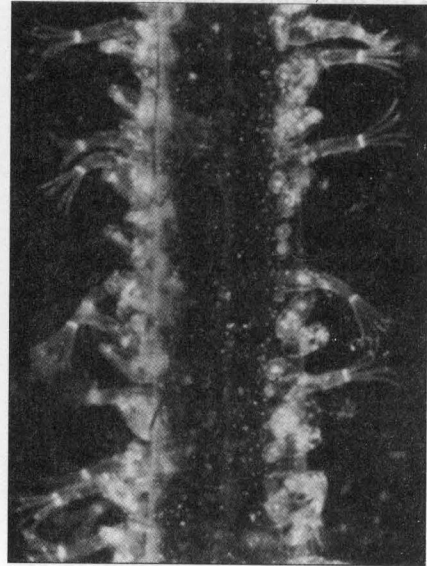


Рис. 25.15. Многообразие мшанок:

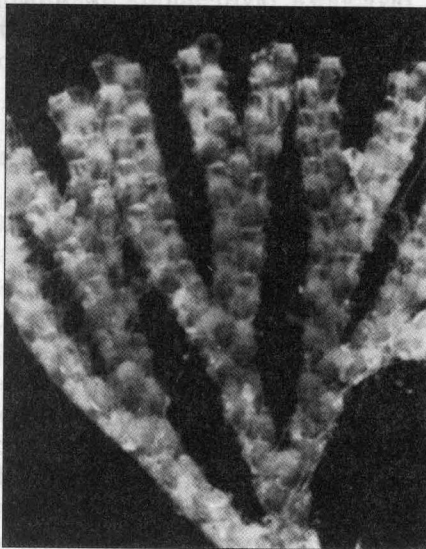
А — пресноводная мшанка *Pectinatella magnifica* (Phylactolaemata); Б—Е — морские мшанки (Gymnolaemata): Б — морская мшанка *Crisia eburnea* (Cyclotomata), В — стелющаяся мшанка *Bowerbankia maxima* (Ctenostomata), Г — вертикально растущая колония *Zoobotryon verticillatum* с членистым столоном, который состоит из трубчатых кенozoидов (Ctenostomata), Д — фронтальная поверхность *Membranipora tuberculata* (Cheilostomata), корочкой покрывающей листик *Sargassum*, Е — фронтальная поверхность *Schizoporella unicornis* (Cheilostomata), корковидно-обрастающая поверхность камня



А



Б



В



Г

Рис. 25.16. Колонии нынеживущих мшанок:

А — двухрядно организованные автозоиды вертикально растущей колонии *Bugula neritina* (Cheilostomata); Б — автозоиды на поверхности одной из ветвей (кенозоид) столонного *Zoobotryon verticillatum* (Cheilostomata); В — вертикальная обызвестленная колония аскофорной *Scrupocellaria regularis* (Cheilostomata); Г — вид на поверхность корковой аскофорной *Watersipora subovoidea*, показывающий полностью развернутый и частично развернутый полипид

внутренней транспортной системы, но на самом деле у них есть и то и другое. Целом представляет собой пространство, в которое втягивается передний конец — интроверт. (Использование термина «интроверт» для обозначения участка тела мшанок рискованно, обычно этот термин используют применительно к головохоботным червям *Cephalorhyncha*. — *Примеч. ред.*) Жидкость полости тела выполняет функции гидростатического скелета, который обеспечивает выпячивание полипида. Она связывает между собой отдельные зоиды и обеспечивает транспорт веществ между членами колонии. Высокоинтегрированные колонии мшанок могут рассматриваться как особи.

Традиционно Bryozoa делят на три таксона — *Phylactolaemata*, *Gymnolaemata* и *Stenolaemata*. Однако в последнее время *Stenolaemata* рассматривают в пределах *Gymnolaemata*. Таким образом, в пределах Bryozoa остается только два современных таксона — *Phylactolaemata* и *Gymnolaemata*.

ФОРМА ТЕЛА

Колонии мшанок состоят из зооидов размером в длину около 0,5 мм. Для зооидов характерен полиморфизм, однако типичный питающийся зооид состоит из туловища и выворачивающегося интроверта, который несет лофофор (рис. 25.17). Форма зооидов варьирует в зависимости от таксона и может быть коробочковидной, овальной или трубчатой (см. рис. 25.15). Эпистом представляет собой маленькую дорсальную лопасть, нависающую над ртом у *Phylactolaemata*. У *Gymnolaemata* он отсутствует. Мезосома — это кольцевая область вокруг рта, которая вмещает лофофоральный целом

(мезоцель) и несет лофофор. Отростки лофофорального целома тянутся в щупальца лофофора. Гораздо более крупное туловище (метасома) составляет большую часть тела и вмещает обширный метациель или туловищный (перивисцеральный) целом. Септу, разделяющую эти два целома, пронизывают поры. Интроверт (= полипид), состоящий из лофофора и части туловища, может втягиваться в метациель. Метациель вмещает кишку, его пересекают мышечные волокна и тяж мезотелиальной ткани — **фуникулюс**, который участвует в транспорте питательных веществ. Сердце, экскреторные органы и специализированные органы дыхания у столь крошечных животных отсутствуют.

В большинстве участков стенка тела очень тонкая и состоит из эпидермиса, базальной пластинки, соединительной ткани, мышц и целомического мезотелия. Эпидермис метасомы секретирует защитный экзоскелетный **зоэций**, который может быть органическим (хитин, полисахариды или белок) или минеральным (карбонат кальция). Зоэций («домик для животного»), который иногда обозначают как кутикулу, экзоскелет или эктоцист, поддерживает и защищает зоид (рис. 25.17). Он снабжен отверстием, через которое могут выдвигаться интроверт и лофофор. Если зоэций известковый, то он жесткий. Органический зоэций может быть жестким или гибким. В участках тела с гибким зоэцием имеется кожно-мышечный мешок с внешней кольцевой и внутренней продольной мускулатурой. Под жесткими участками зоэция мышечные слои отсутствуют. Базальная мембрана, которая может быть тонкой или толстой, состоит из беспорядочно расположенных коллагеновых волокон. Живая часть стенки тела, включающая эпи-

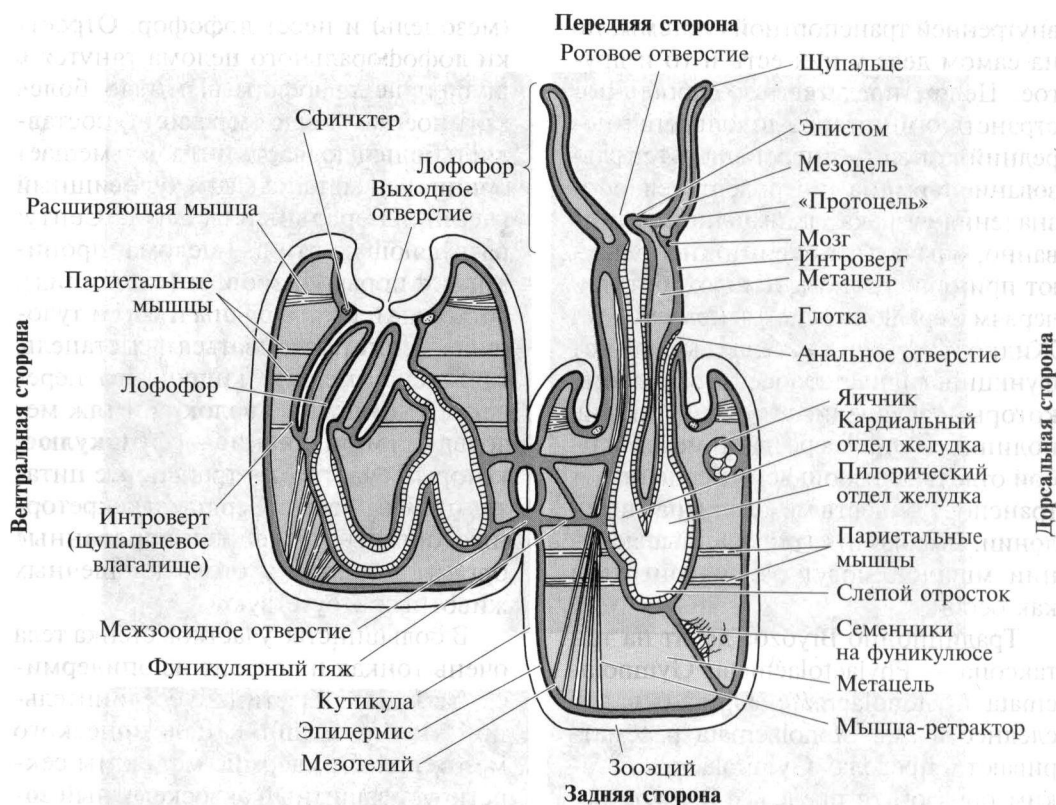


Рис. 25.17. Bryozoa, организация двух обобщенных зооидов мшанок.

У зооида, изображенного слева, интраверт и лофофор втянуты, у изображенного справа они выдвинуты в положение, в котором происходит питание (изменено и перерисовано по Marcus, 1926, из Hyman L. H. 1959. *The Invertebrates. Vol. V. The lesser coelomates.* McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

дермис, базальную мембрану, мышцы и мезотелий, иногда называется эндоцистом. Вместе эктоцист и эндоцист формируют стенку базальной части зооида — **цистид**.

Оставшуюся часть зооида составляет **полипид**, в состав которого входит лофофор и средняя часть — шея (именно ее можно называть «интраверт»). Когда полипид выдвинут, в нем помещается почти весь кишечник, гонады, фуникулюс и специализированные мышцы. Лофофор окружает рот и несет полые, покрытые ресничками щупальца (см. рис. 25.17). У филактолемат он имеет форму подковы

(рис. 25.18, А), а у гимнолемат представляет собой простой круг из 8—30 щупалец (см. рис. 25.24). Когда щупальца втянуты, они собраны в пучок, однако при вытягивании они разворачиваются веером, формируя колоколообразную воронку, на узком конце которой находится рот (см. рис. 25.17).

Мультицилиарные эпидермальные клетки лофофоральных щупалец несут фронтальные и латеральные реснички, которые формируют противоточную собирательную систему для питания взвешенной пищей, как и у других лофофоровых. Под эпидермисом каждого щупальца находятся про-

дольный нерв, базальная пластинка и канал мезоцеля, выстланный мезотелием. Некоторые мезотелиальные клетки формируют продольный мышечный тракт по фронтальному краю шупальца.

Лофофор располагается на вершине интроверта, который может выдвигаться или втягиваться через отверстие в зоэции. При вытягивании (см. рис. 25.17, справа) интроверт занимает вертикальное положение и конический лофофор разворачивается для питания. Мышцы-ретракторы втягивают интроверт и лофофор обратно, в тело (см. рис. 25.17, слева). У многих морских мшанок отверстие снабжено крышечкой (оперкулюмом), которая

закрывается при помощи специальной **мышцы-замыкателя** (см. рис. 25.24, Г, Ж).

Рот располагается в центре лофофора, а анальное отверстие — на дорсальной поверхности интроверта, снаружи от лофофора. Одно из названий мшанок — *Ectoprocta* (означающее «наружный анус») — как раз и отражает такое положение ануса.

Зооиды пресноводных *Phylactolaemata* по многим признакам отличаются от *Gymnolaemata*. Стенка тела филактолемат содержит кольцевой и продольный мышечные слои, а эпидермис несет мягкую кутикулу, которая, например, у *Pectinatella* представляет собой толстый желатиновый слой, хотя у некоторых других видов она пред-

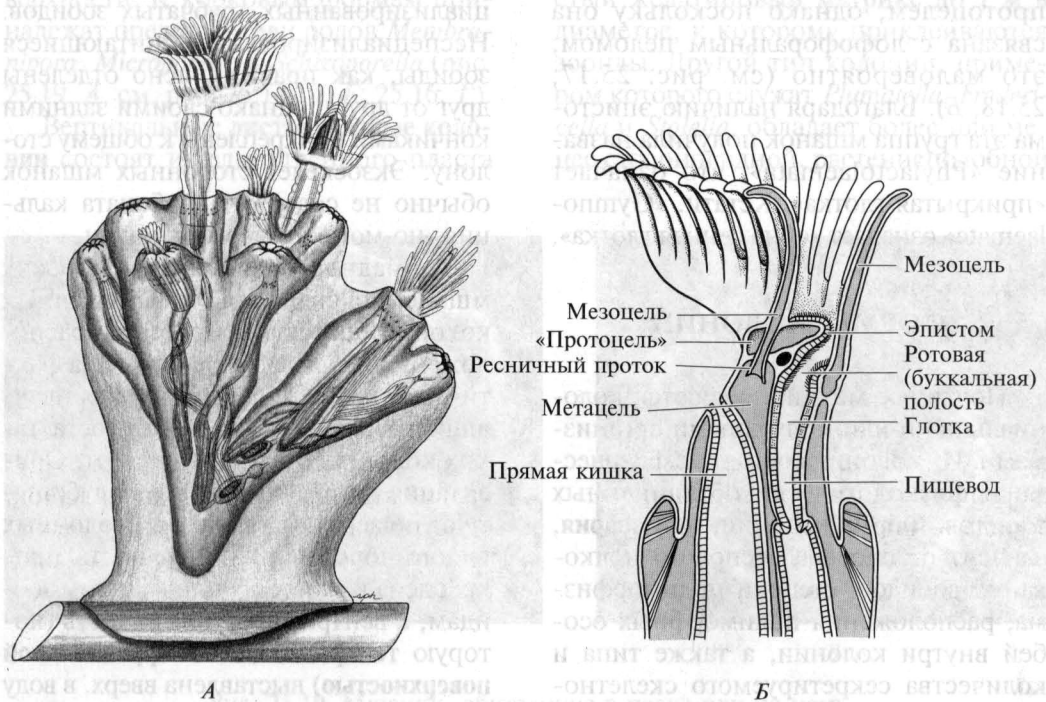


Рис. 25.18. Пресноводные мшанки *Phylactolaemata*:

А — небольшая колония *Lophopus crystallinus*, прикрепившаяся к водному растению; Б — организация *Plumatella fungosa* (парасагиттальный срез). Виден один из двух протоков, связывающих метацель и мезоцель (А — no Allman; Б — изменено и перерисовано из Brien P. 1960. *Sous-Classe des Phylactolèmes ou Phylactolémages*. In Grasse, P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 5. No. 2. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения)

ставлена тонкой белковой трубочкой. Лофофор большинства пресноводных филактолемат (за исключением представителей рода *Fredericella*, у которых лофофор округлый) подковообразный, несет от 16 до 106 щупалец и образует арку вокруг рта с дорсальной стороны (см. рис. 25.18). Подковообразная форма лофофора обеспечивает большую поверхность для сбора пищи зооидам Phylactolaemata, которые имеют более крупные размеры, чем морские Gymnolaemata.

Тело филактолемат состоит из эпистомы, мезосомы и метасомы. Эпистом — дорсальная полая лопасть, нависающая над ртом. У гимнолемат эпистом отсутствует. Эпистом вмещает полость, которая прежде считалась протоцелом, однако поскольку она связана с лофофоральным целомом, это маловероятно (см. рис. 25.17; 25.18, Б). Благодаря наличию эпистомы эта группа мшанок получила название «Phylactolaemata», что означает «прикрытая глотка». Кстати, «Gymnolaemata» означает «обнаженная глотка».

ФОРМЫ КОЛОНИЙ

Почти все мшанки являются колониальными или модульными организмами. Их колонии состоят из физически и физиологически объединенных зооидов. Форма колонии, или **зоария**, зависит от способа бесполого почкования зооидов, степени полиморфизма, расположения полиморфных особей внутри колонии, а также типа и количества секретируемого скелетного материала. В дополнение к поддержке, обеспечиваемой субстратом, на котором растет колония, в колониях мшанок существуют еще три источника скелетной поддержки. Это тургорное давление целомической жидкости

(которое равно приблизительно двум атмосферам, как, например, у *Zoobotryon*), кальцификация (у большинства мшанок) и продуцирование хитинового, желатинового (как у *Pectinatella*) или резиноподобного (как у *Alcyonidium*) внеклеточного вещества.

Гимнолематы демонстрируют широкий ряд форм колоний, включая столонную, кустарниковую, корочковидную и листообразную. Виды таких родов, как *Bowerbankia*, *Amathia* и *Zoobotryon*, формируют **столонные колонии**, которые напоминают гидроидных (см. рис. 25.15, В, Д; 25.16, Б). Питающиеся зооиды в этом случае берут свое начало от стелющегося или вертикального stolона. Членистые stolоны состоят из линейных серий специализированных трубчатых зооидов. Неспециализированные питающиеся зооиды, как правило, ясно отделены друг от друга, однако своими задними кончиками прикреплены к общему stolону. Экзоскелет столонных мшанок обычно не содержит карбоната кальция, но может содержать хитин.

Громадное большинство морских мшанок не являются столонными. Их колонии состоят не просто из расположенных рядом друг с другом, а фактически из частично слившихся питающихся зооидов. Способы роста таких колоний сильно варьируют. Ориентация тела по отношению к субстрату отличается от таковой у столонных видов: дорсальная поверхность прикреплена к субстрату или к другим зооидам, а вентральная поверхность (которую теперь называют **фронтальной поверхностью**) выставлена вверх, в воду (см. рис. 25.15, Д, Е; 25.24, Г, Ж).

Многие слабо кальцинированные виды, такие, как обычная атлантическая *Bugula neritina*, формируют вертикальные **кустистые колонии**, которые напоминают морские водоросли.

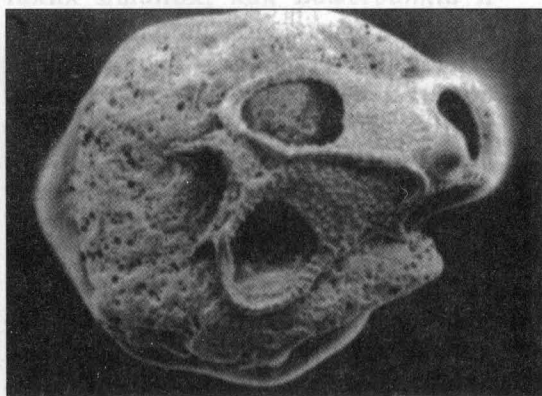
У *Bugula* кустистая форма колонии достигается через двухрядное расположение зооидов (см. рис. 25.16, А; 25.21, А), при котором ступенчато расположенные зооэтии находящихся рядом зооидов формируют вертикальные разветвленные «стебли».

Наиболее обычным типом колонии являются **корковые колонии**. В этом случае зооиды объединены в двухмерную корку или пласт толщиной в один зооид, которые прикрепляются к камням, морским водорослям и раковинам. Экзоскелет у таких мшанок известковый, и из-за того что латеральная и концевая стенки особей сливаются с такими же стенками других зооидов, отверстия зооидов располагаются на верхней (фронтальной) поверхности. К корковым формам принадлежат представители родов *Membranipora*, *Microporella* и *Schizoporella* (рис. 25.19, А, см. рис. 25.15, Д, Е; 25.16, Г).

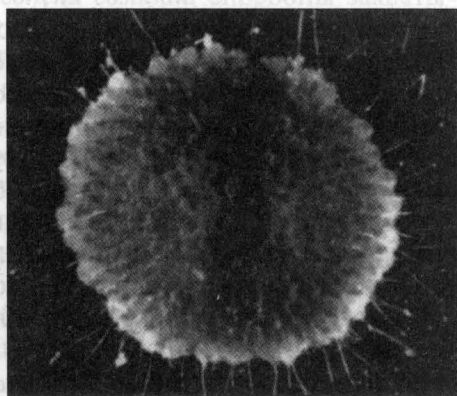
Вертикальные **листообразные колонии** состоят из единственного пласта

зооидов или из двух пластов, скрепленных «спина к спине» и поднимающихся над субстратом. Хейлостомовая *Thalamoporella* напоминает раскрытую головку латука, каждый «лист» которой является жестким и хрупким, как жареный картофель, и представлен двойным пластом известковых зооидов. У других родов колонии могут быть розетковидными, при этом зооиды могут располагаться радиально.

Колонии пресноводных филактолемат могут быть двух типов. У таких форм, как *Lophopus*, *Cristatella* и *Pectinatella*, зооиды высовываются с одной стороны мягкого, шарообразного, мешковидного зооэция и напоминают пальцы перчатки (см. рис. 25.18, А). Колонии *Pectinatella* секретируют толстый желатиновый матрикс до 1 м в диаметре, к которому приклеиваются зооиды. Другой тип колонии, примером которого служат *Plumatella*, *Fredericella* и *Stolella*, обладает более или менее столонovidной, растениеподобной



А



Б

Рис. 25.19. Мшанки, обитающие в песке или на нем:

А — крошечная колония *Membranipora triangularis* маленькой корочкой покрывает единственную песчинку. Такие колонии могут распространяться от песчинки к песчинке посредством бесполого деления. Несмотря на то что это не обычная среда обитания мшанок, поверхность песчинок используется, по меньшей мере, 35 видами; Б — куполовидная колония *Cupuladria doma* с песчаного дна, на некотором расстоянии от берега вблизи Форт-Пирс, Флорида. Тоненькие вибракеры позволяют этому виду удалять песок со своей поверхности, а также двигаться по песку и сквозь него

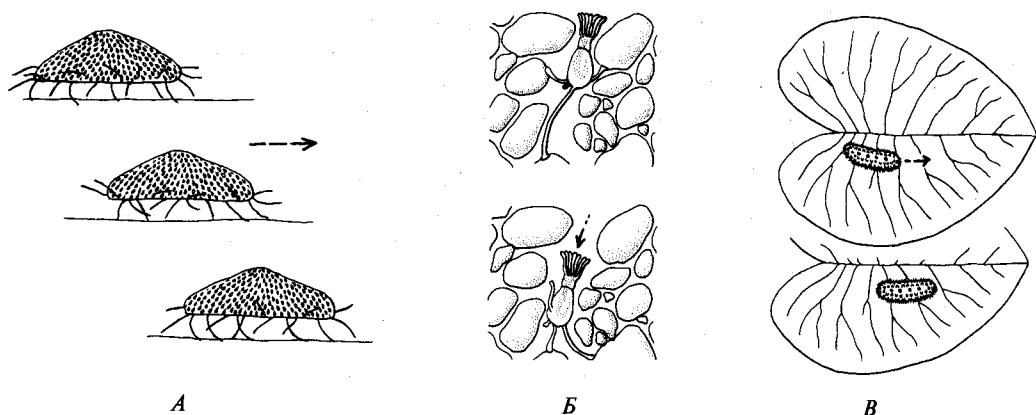


Рис. 25.20. Локомоция мшанок.

Несколько видов мшанок способны двигаться по субстрату или сквозь него, хотя такое случается редко. *A* — *Selenaria maculata* представляет собой маленькую дисковидную колонию, которая передвигается по песку, используя свои краевые вибракүлрии как ходильные придатки. Когда ножкообразные вибракүлрии совершают движение, колония наклоняется, продвигаясь вперед на 3 мм; *B* — *Monobryozoon ambulans* — крошечный вид, населяющий промежутки между частицами песка, который использует для движения сократимые отростки с клейкими кончиками. Новые почки в типичном случае формируются на отростках, которые иногда называются *псевдостолонами*; *V* — колония филактолематы *Cristatella mucedo* ползет на своей уплощенной нижней поверхности. Механизм ползания до сих пор не известен, однако считается, что в нем используется мускулатура (*A* — нарисовано с фотографий и описания Cook P.L. and Chimonides P.J. 1978. *Observations on living colonies of Selenaria (Bryozoa, Cheilostomata)*. I. Cah. Biol. Mar. 19: 147—158; *B* — с изменениями из Swedmark B. 1964. *The interstitial fauna of marine sand*. Biol. Rev. 39: 1—42; *V* — по Wesenburg-Lund, 1896, из Hyman L. H. 1959. *The Invertebrates. Vol. V. The lesser coelomates*. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

формой роста с такими же вертикальными или стелющимися ветвями, составленными непрерывным рядом зооидов. Пресноводные колонии мшанок прикрепляются к растениям, затонувшим деревьям, камням и другим объектам. *Cristatella*, у которой колония представляет собой уплощенную желатиновую ленту, не стационарна и ползает по субстрату со скоростью приблизительно до 10 см в день (рис. 25.20, *B*). Маленькие колонии видов *Pectinatella magnifica* и *Lophopus crystallinus* также могут двигаться, однако со скоростью лишь около 2 см в день. Механизм локомоции мшанок не известен.

Хотя зооиды мшанок микроскопические, сами колонии обычно имеют в диаметре или в высоту от одного до нескольких сантиметров, но могут

быть и гораздо больше. Некоторые столонные виды достигают 1 м или более, а некоторые корковые колонии могут достигать в диаметре более 50 см и содержать до 2 млн зооидов. Большинство колоний имеет белую или бледную окраску, но имеют и более яркие, например оранжевые колонии. Таксономия морских мшанок практически полностью основана на строении экзоскелета и организации колоний.

ПОЛИМОРФИЗМ ЗООИДОВ

Колонии *Phylactolaemata* и *Cyclostomata* состоят из особей одинакового строения (мономорфизм), тогда как колонии почти всех *Eurystomata* (осо-

бенно Cheilostomata) содержат особи разного строения (полиморфизм). В полиморфных колониях типичные питающиеся зооиды, или **автозооиды**, составляют основную массу колонии. Видоизмененные непитающиеся зооиды, которые носят собирательное название **гетерозооиды**, специализированы для выполнения широкого ряда других функций. В типичном случае полипид у гетерозооидов редуцирован или отсутствует, и они состоят главным образом из цистида.

Кенозооиды являются гетерозооидами, видоизмененными таким образом, чтобы выполнять функцию столонов, прикрепительных дисков, корнеподобных выростов и защитных шипов. Например, у *Membranipora* шипы, защищающие уязвимую фронтальную мембрану, развиваются в колонии только в ответ на кайромоны (химические продукты), высвобождаемые хищными голожаберными моллюсками. В отсутствие хищников такие гетерозооиды не развиваются. Столоны таких мшанок, как *Bowerbankia* и *Zoobotryon*, представляют собой непрерывный ряд цилиндрических кенозооидов (см. рис. 25.15, В, Г). Кенозооиды не имеют пищеварительной системы и состоят преимущественно из стенки тела и нитей фуникулярной ткани, пронизывающих внутреннее пространство.

Два типа защитных гетерозооидов — авикулярии и вибракулярии — обнаружены у многих хейлостомовых. Отдельный **авикулярный** обычно мельче, чем автозооид, а его полипид значительно редуцирован (рис. 25.21, А, Б). Оперкулум авикулярия видоизменен таким образом, чтобы играть роль подвижной нижней челюсти, а его замыкающая мышца становится мандибулярным аддуктором для закрывания челюсти, которую он может захлоп-

нуть, как мышеловку. Открывание авикулярия происходит путем сокращения специализированных открывающих мышц на фронтальной мембране. Это заставляет редуцированный полипид авикулярия выпячиваться наружу и толкать челюсть, открывая ее.

Авикулярии могут быть сидячими или стебельковыми. В последнем случае они могут совершать повторяющиеся покачивающиеся движения. Стебельковые авикулярии обнаруживаются у многих видов рода *Bugula* (но не у обычной *Bugula neritina*) и напоминают крохотные птичьи головки, прикрепленные к колонии. В типичном случае авикулярии защищают колонию от небольших организмов, включая оседающих личинок других животных. Роль авикуляриев у *Bugula* представляется важной в защите от более крупных ползающих животных (размером от 0,5 до 4 мм), таких, как строящие трубочки амфиподы и полихеты, которых авикулярии хватают за придатки. Сидячие авикулярии у *Reptadeonella costulata* способны захватывать и обездвиживать полихет из семейства Syllidae.

Оперкулум **вибракулярии** видоизменен, образуя длинную подвижную щетинку с мышцами, которые могут двигать в нескольких плоскостях (рис. 25.21, Г). Группа мышц, находящихся в основании щетинки, изгибает ее над поверхностью колонии. Вибракулярии используются обитающими в песке *Discoporella*, *Cupuladria* и *Diplosolen* для того, чтобы сметать частички с поверхности колонии (рис. 25.22). В таких подвижных колониях вибракулярии также используются для локомоции. Их объединенные взмахивающие движения проталкивают колонию вертикально сквозь песок и даже горизонтально — по поверхности (рис. 25.21, В; см.

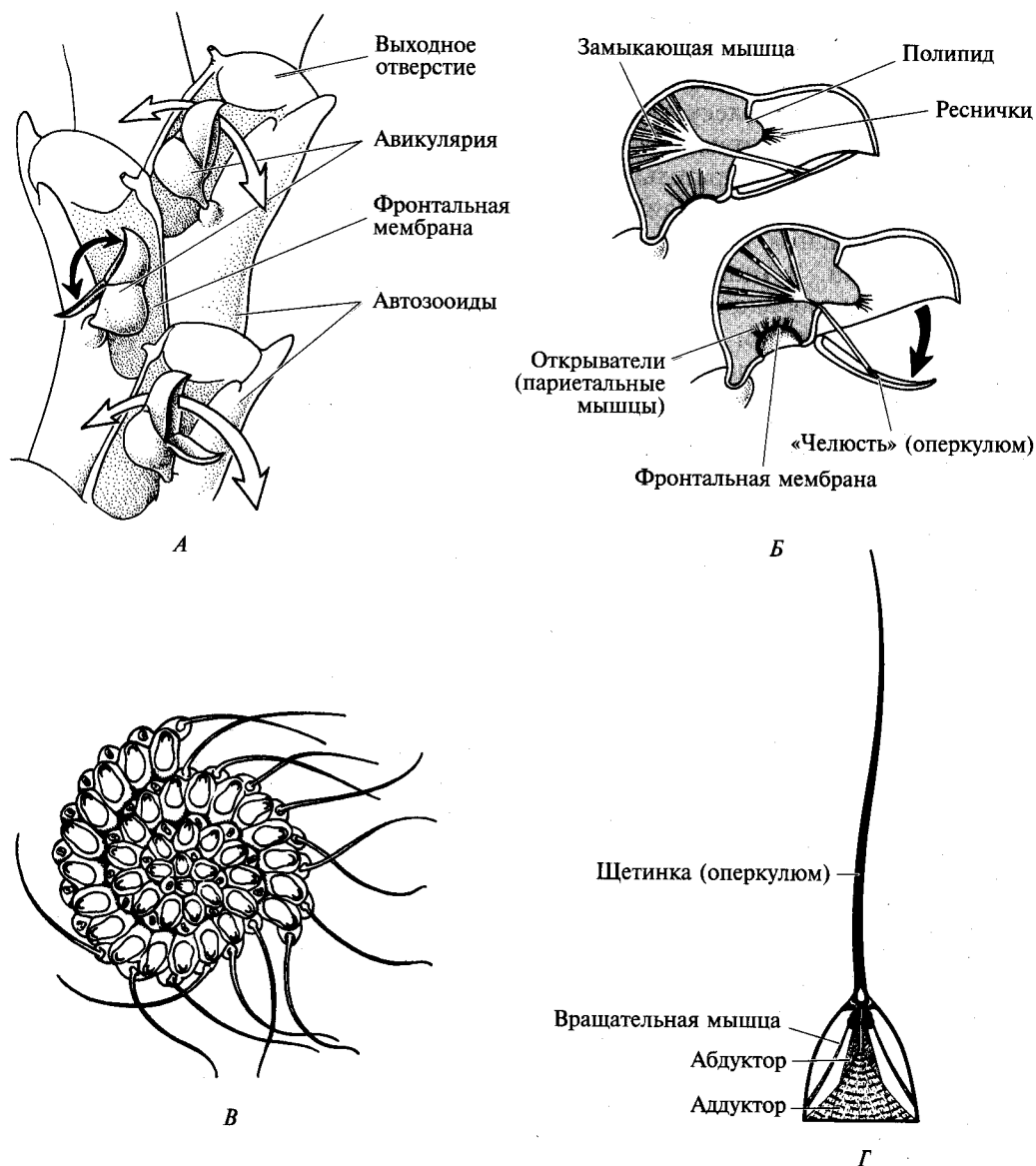


Рис. 25.21. Гетерозооиды мшанок:

А — клювовидные авикулярии *Bugula fulva* (Cheilostomata). Незаштрихованные стрелки показывают движение авикулярии; темная стрелка — движение «челюсти» (оперкулюма). Лофофоры автозооидов втянуты; Б — упрощенная анатомия клювовидной авикулярии; В — часть колонии *Heliodoma*, демонстрирующая краевые вибракюлярии; Г — анатомия вибракюлярии (А — изменено и переприсовано из Maturo, F. J. S., Jr. 1966. *Bryozoa of the southeast coast of the United States: Bugulidae and Beaniidae* (Cheilostomata: Anasca). *Bull. Mar. Sci.* 16: 556—583; Б — изменено и переприсовано Calvet из Brien P. 1960. *Classe des Bryozoaires*. In Grassé P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 5. Part 2. Masson et Cie, Paris; В — из Moore R. C. 1953. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence; Г — на основе Ryland, 1970)

25.19, Б). Колонии дисковидной *Seleznaria* передвигаются по песку, согласуя движения своих краевых вибраклов (см. рис. 25.20, А). Обычными являются гетерозоиды, видоизмененные таким образом, чтобы функционировать как репродуктивные **овицеллы** (они будут описаны далее).

МЕЖЗООИДНЫЕ ОТВЕРСТИЯ

Соседние зооиды колонии связаны **межзооидными отверстиями**, проходящими через стенки тела (см. рис. 25.17; 25.22, Б). Через эти отверстия зооиды общаются друг с другом и через них происходит транспорт веществ, одна-

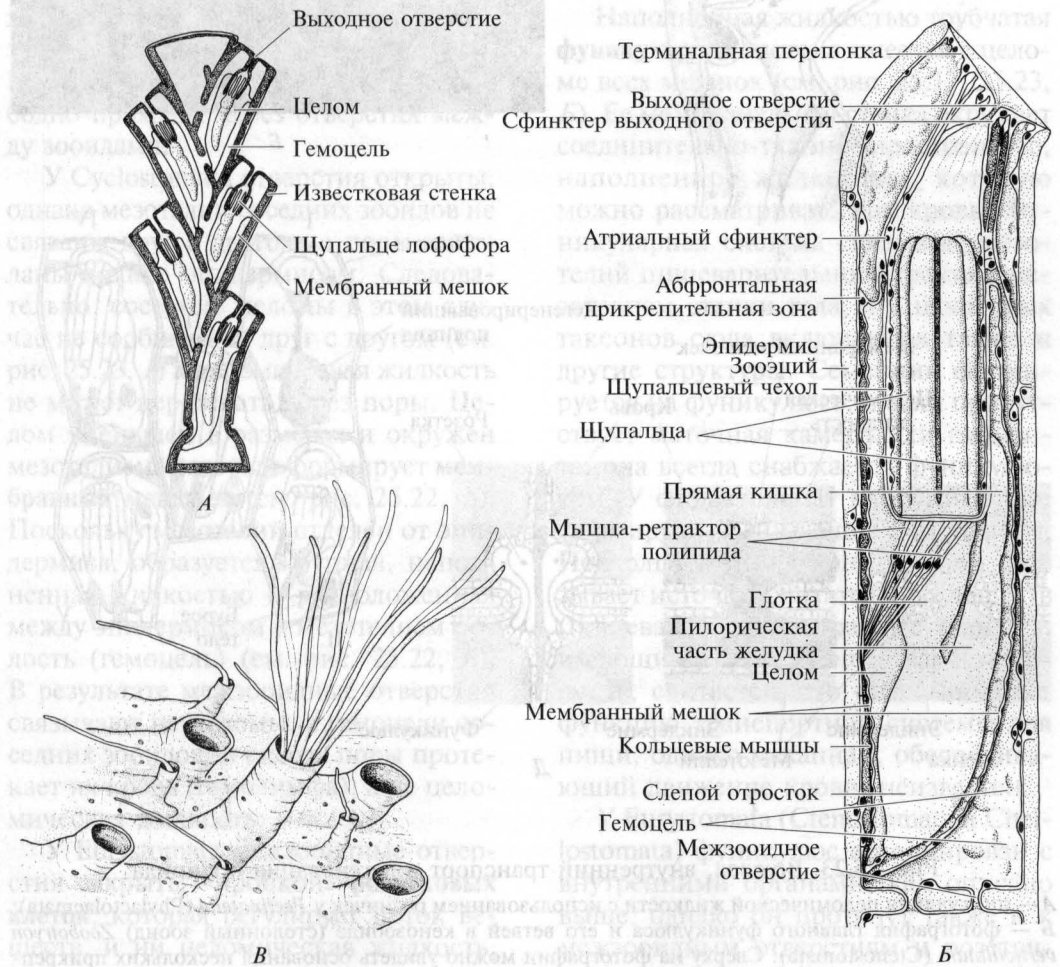


Рис. 25.22. Мшанки Cyclostomata:

А — схема колонии *Crisia*; Б — схема строения зооида *Crisia*; В — пять автозооидов (только один из них с выставленным лофофором) и четыре гетерозооида *Diplosolen*. Считается, что смахивающие движения единственного щупальца гетерозооида призваны поддерживать чистоту на поверхности колонии (А и Б — из Nielsen C. and Pedersen K.J. 1979. *Cystid structure and profusion of the polypide in Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zool.* 60: 65—88; В — из Silen L. and Harmelin J.-G. 1974. *Observations on living Diastoporida, with special regard to polymorphism.* *Acta Zool.* 55: 81—96)

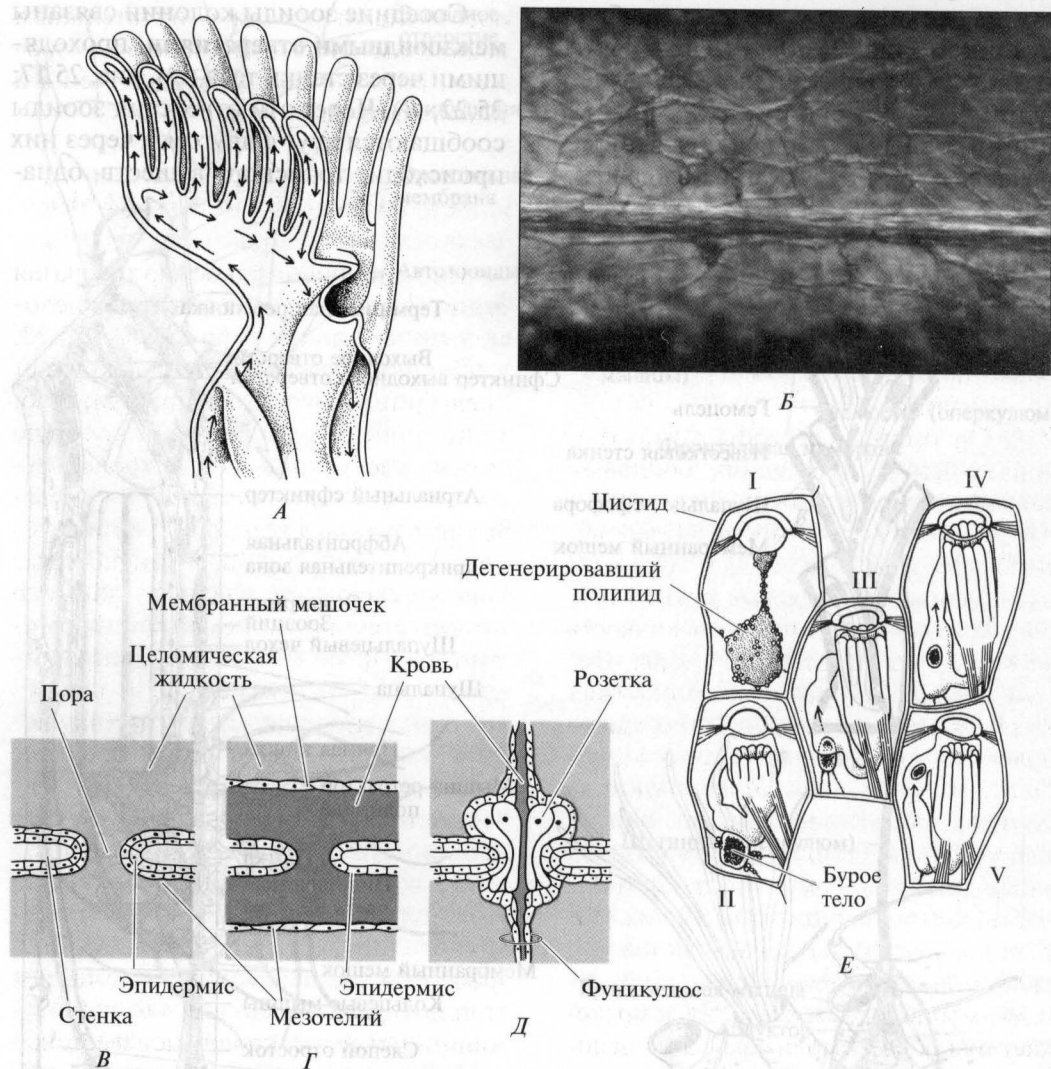


Рис. 25.23. Bryozoa, внутренний транспорт и дегенерация полипида:

A — циркуляция целомической жидкости с использованием ресничек у *Pectinatella* (Phylactolaemata); B — фотография главного фуникулюса и его ветвей в кенозооиде (столонный зооид) *Zoobotryon verticillatum* (Stenostomata). Сверху на фотографии можно увидеть основания нескольких прикрепленных автозооидов; B—Д — связующие отверстия между двумя зооидами: Phylactolaemata (B), Cyclostomata (Г) и Eurystomata (Д); E — дегенерация полипида (I), образование и выталкивание бурого тельца (II—V) у анасковой *Electra pilosa* (Cheilostomata) (A — по Oka, 1891, из Hyman L. H. 1959. *The Invertebrates. Vol. V. The lesser coelomates*. McGraw-Hill Book Co., New York; B—Д — изменено и перепечатано из Mackie G. O. 1986. *From aggregates to integrates: Physiological aspects of modularity in colonial animals*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 313: 175—196; E — перепечатано и изменено Marcus из Brien P. 1960. *Classe des Bryozaires*. In Grassé P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie. Vol. 5. Part 2*. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения)

ко в различных таксонах это осуществляется разными механизмами. У филактолемат и циклостомовых гимнолемат отверстия открыты и жидкость свободно протекает сквозь них, а у эвристомовых отверстия перекрыты клетками, которые регулируют поток жидкости.

У *Phylactolaemata* слои тела (эпидермис и мезотелий) одного зооида переходят в соответствующие слои другого зооида в области поры (рис. 25.23, В). При этом целомическая жидкость свободно проходит через отверстия между зооидами.

У *Cyclostomata* отверстия открыты, однако мезотелии соседних зооидов не связаны друг с другом, а поры выстланы только эпидермисом. Следовательно, соседние целомы в этом случае не сообщаются друг с другом (см. рис. 25.23, Г) и целомическая жидкость не может перетекать через поры. Целом уменьшен в размерах и окружен мезотелием, который формирует **мембранный мешочек** (см. рис. 25.22, Б). Поскольку мезотелий отделен от эпидермиса, образуется крупная, наполненная жидкостью и расположенная между эпидермисом и мезотелием полость (гемоцель) (см. рис. 25.22, Б). В результате межзооидные отверстия связывают не целомы, а гемоцели соседних зооидов, и сквозь поры протекает их кровь (гемолимфа), а не целомическая жидкость.

У *Eurystomata* межзооидные отверстия закрыты «пробкой» **розетковых клеток**, которая регулирует поток веществ, и ни целомическая жидкость, ни кровь не проходят свободно через эти отверстия. В межзооидные отверстия протягиваются ответвления фуникулюса (рис. 25.23, Д). Органические вещества транспортируются от фуникулюса одного зооида через цитоплазму розеточной клетки к фуникулюсу

другого зооида. Все зооиды в колонии связаны фуникулярной системой, что обеспечивает доступ к питательным веществам для видоизмененных зооидов, которые не имеют собственной пищеварительной системы.

ФУНИКУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

Наполненная жидкостью трубчатая **фуникулярная система** имеется в целоме всех мшанок (см. рис. 25.17; 25.23, Б). Ее мезотелиальная стенка окружает соединительно-тканное пространство, наполненное жидкостью, которую можно рассматривать как кровь. Фуникулярная система связывает мезотелий пищеварительного тракта с мезотелием стенки тела, а у некоторых таксонов сюда включаются также и другие структуры. Семенник формируется на фуникулюсе, и если присутствует маточная камера или плацента, она всегда снабжается фуникулюсом. У филактолемат на фуникулюсе формируются зимующие статобласты. Поскольку фуникулярная система связывает источник питательных веществ (пищеварительный тракт) с тканями, имеющими в таких веществах потребность, считается, что она выполняет функцию транспортной системы для пищи, однако механизм, обеспечивающий движение крови, неизвестен.

У *Eurystomata* (*Ctenostomata* и *Cheilostomata*) фуникулюс ассоциирован с внутренними органами, как описано выше, однако он протянут также и к межзооидным отверстиям и розеточным клеткам и обеспечивает транспорт веществ между соседними зооидами. Таким образом, его функцией становится как межзооидный, так и внутризооидный транспорт. У *Phylactolaemata* и *Cyclostomata* фуникулюс не связан с межзооидными отверстиями и, веро-

ятно, выполняет функцию транспорта только в пределах одного зооида.

МУСКУЛАТУРА

Мускулатура мшанок состоит главным образом из пары мышц, втягивающих лофофор, которые имеются у всех мшанок, а также кольцевого и продольного слоев в стенке тела *Phylactolaemata* и *Cyclostomata*, париетальных мышц, характерных для *Eurystomata* и оперкулярных замыкающих мышц, присутствующих у *Cheilostomata*. Все эти мышцы могут быть прямо или непрямо задействованы в вытягивании и втягивании лофофора и в деятельности оперкулюма или его производных. У мшанок имеются и гладкие, и поперечно-полосатые мышцы.

ВЫТЯГИВАНИЕ ЛОФОФОРА

В процессе подготовки к питанию интроверт и лофофор выдвигаются наружу через отверстие фронтальной стенки (см. рис. 25.17). Затем щупальца расправляются, формируя колоколообразную воронку, и начинается питание. Выдвижение лофофора у всех мшанок осуществляется путем повышения гидростатического давления в целоме за счет сокращения мускулатуры, хотя механизм этого процесса варьирует.

У *Phylactolaemata*, обладающих гибким цистидом, давление целомической жидкости поднимается за счет сокращения кольцевой мускулатуры стенки тела, которая сжимает целом, в результате чего интроверт выворачивается. Механизм выворачивания интроверта у *Cyclostomata*, таких, как *Crisia*, зависит от сокращения кольцевых мышц стенки тела, как и у *Phylac-*

tolaemata. В отличие от пресноводных мшанок кутикула *Cyclostomata* обызвествленная и жесткая. В этом случае мышцы, обеспечивающие повышение давления в целоме, располагаются в стенке мембранного мешочка, который отделен от жесткой стенки цистиды гемоцелем. Сокращение кольцевых мышц мембранного мешочка сдавливает жидкость целома и вызывает выворачивание интроверта и лофофора (см. рис. 25.22, А, Б).

У *Eurystomata* с гибким хитиновым зооэцием (*Bowerbankia*, *Amathia*) сокращение кольцевых **париетальных мышц** сжимает тело и повышает целомическое давление, обеспечивая выворачивание интроверта и лофофора (рис. 25.24, А—В; см. рис. 25.17).

У некоторых известковых *Eurystomata* с жестким зооэцием (анасковые *Cheilostomata*, такие, как *Membranipora*) и у некоторых видов с жестким хитиновым экзоскелетом фронтальная стенка содержит тонкую, гибкую хитиновую **фронтальную мембрану** (рис. 25.24, Г, Д; см. 25.15, Д). Когда париетальные мышцы, прикрепляющиеся к внутренней стороне мембраны, сокращаются, фронтальная мембрана прогибается внутрь, повышая целомическое давление, интроверт и лофофор выворачиваются.

Лишенная извести фронтальная мембрана уязвима для хищников, и многие известковые *Eurystomata* (*Ascorphora*) защищают фронтальную поверхность, обызвествляя ее. У таких видов гибкая, регулирующая давление мембрана принимает форму мешочка — **аска**, который открывается наружу одной или двумя крошечными порами. Париетальные мышцы прикрепляются к стенке мешочка. За счет сокращения этих мышц объем аска увеличивается и в него через поры поступает вода из внешней среды. При раздувании

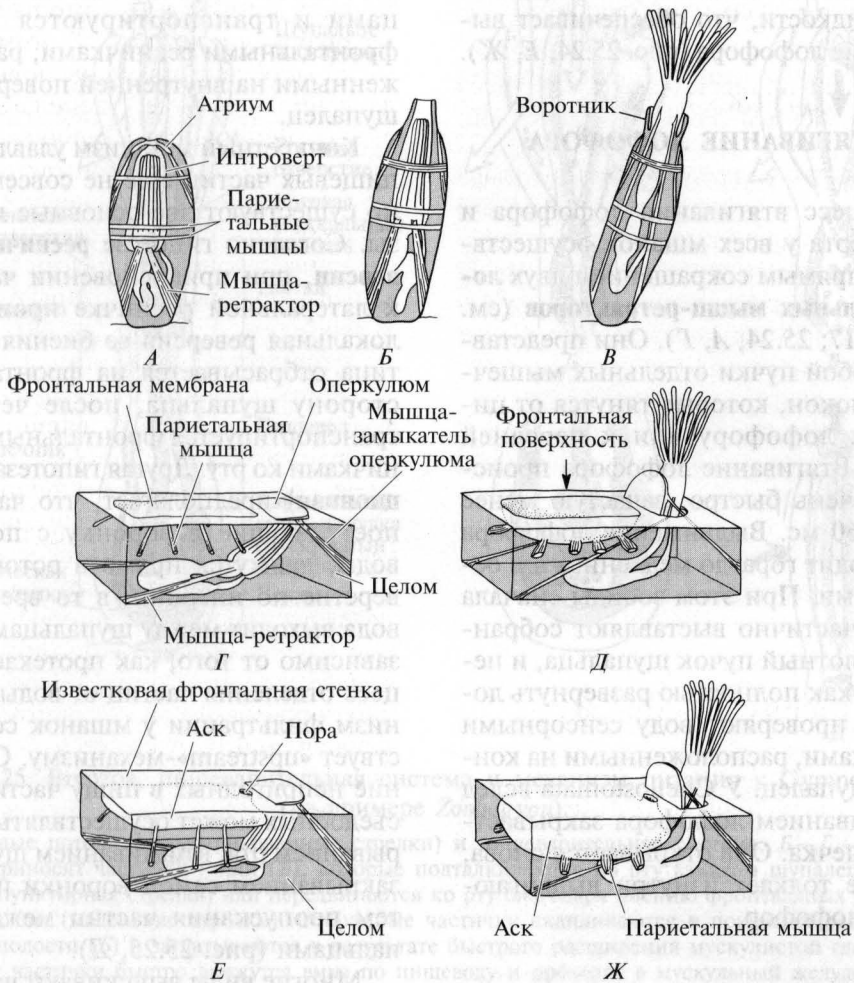


Рис. 25.24. Bryozoa, механизм выдвигания полипида у гимнолемат:

А—В — сокращение париетальных мышц у *Stenostomata* сжимает жидкость в полости тела и повышает целомическое давление, выталкивающее полипид. Воротник у многих *Stenostomata* (В) имеет продольную складчатость, и каждая складка напоминает зубец гребня для причесывания. Название «*Stenostomata*», обозначающее «гребень-рот», связано как раз с этой чертой; Г и Д — несмотря на то что у анасковых *Cheilostomata*, таких, как *Membranipora*, стенка цистиды сильно обызвествлена, одна из поверхностей — фронтальная мембрана — остается лишенной извести и гибкой. Сокращение париетальных мышц прогибает фронтальную мембрану вовнутрь (Д), поднимая тем самым целомическое давление, которое выталкивает полипид; Е и Ж — у аскофоровых *Cheilostomata* фронтальная стенка обызвествлена, а гибкая поверхность погружена в мешочек, или аск. Деятельность париетальных мышц прогибает одну из стенок аска внутрь (Ж), вода входит из внешней среды в аск, давление целомической жидкости возрастает, что приводит к выталкиванию полипида. У крибриморфных *Cheilostomata* (не проиллюстрировано) фронтальная стенка перепончатая, но она защищена нависающим сводом из частично слившихся шипов. Сокращение париетальных мышц вызывает прогиб фронтальной мембраны, как это происходит и у анасковых, однако в отличие от них уязвимая мембрана защищена известковой пластинкой, как у аскофоровых

аска повышается давление целомической жидкости, что обеспечивает выдвигание лофофора (рис. 25.24, Е, Ж).

ВТЯГИВАНИЕ ЛОФОФОРА

Процесс втягивания лофофора и интроверта у всех мшанок осуществляется прямым сокращением двух **лофофоральных мышц-ретракторов** (см. рис. 25.17; 25.24, А, Г). Они представляют собой пучки отдельных мышечных волокон, которые тянутся от цистиды к лофофору или к передней кишке. Втягивание лофофора происходит очень быстро, зачастую менее чем за 60 мс. Выдвигание лофофора происходит гораздо медленнее и с остановками. При этом зооиды сначала только частично выставляют собранные в плотный пучок щупальца, и перед тем как полностью развернуть лофофор, проверяют воду сенсорными ресничками, расположенными на кончиках щупалец. У Cheilostomata вслед за втягиванием лофофора закрывается крышечка. Она открывается снова, когда ее толкает изнутри выдвигающийся лофофор.

ПИТАНИЕ

ЗАХВАТ

Большинство мшанок считаются потребителями взвешенных в толще воды частиц, главным образом, одноклеточных фитопланктонных водорослей. Когда лофофор развернут, латеральные реснички на его щупальцах создают ток воды, который движется внутрь воронки, а затем выходит наружу в промежутках между щупальцами (рис. 25.25, А). Мелкие частички втягиваются в воронку щупалец вод-

ным потоком, улавливаются щупальцами и транспортируются ко рту фронтальными ресничками, расположенными на внутренней поверхности щупалец.

Конкретный механизм улавливания пищевых частиц еще не совсем ясен, но существуют две основные гипотезы. Согласно гипотезе **ресничной реверсии**, при прикосновении частицы к латеральной ресничке происходит локальная реверсия ее биения и частица отбрасывается на фронтальную сторону щупальца, после чего она транспортируется фронтальными ресничками ко рту. Другая гипотеза (**инерционная**) предполагает, что частицы, поступающие в воронку с потоком воды, движутся прямо в ротовое отверстие по инерции, в то время как вода выходит между щупальцами. Независимо от того, как протекает процесс отделения частиц от воды, механизм фильтрации у мшанок соответствует «upstream»-механизму. Отделение непригодных в пищу частичек от съедобных может осуществляться закрытием рта, взмахиванием щупалец, закрытием самой воронки или путем пропускания частиц между щупальцами (рис. 25.25, Д).

Многие виды выискивают частицы за счет вращения или изгибания лофофора (рис. 25.26). Другие виды имеют одинаково ориентированные воронки щупалец, которые формируют общий фильтрующий массив. У корковых видов поток воды, проходящий сквозь воронки лофофоров вниз, покидает колонию через своего рода «отводные каналы», представляющие открытые, лишённые лофофоров участки колонии. Кроме того, «отводные каналы» формируются там, где лофофоры отклоняются друг от друга, или в пространствах, созданных непитающимися гетерозооидами.

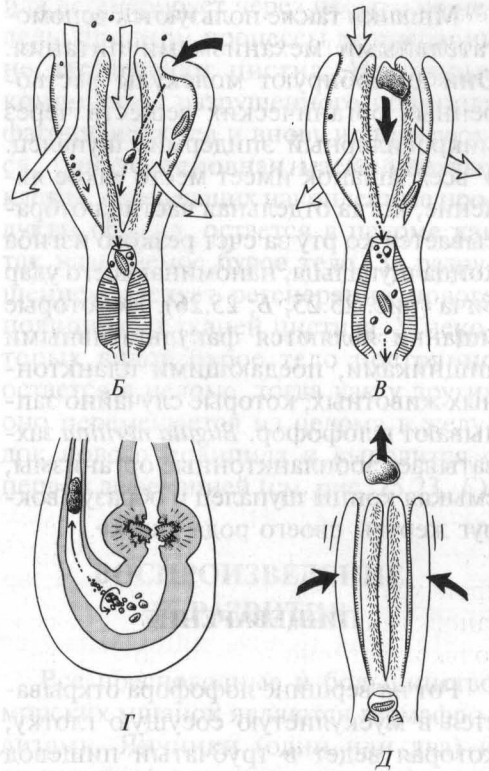
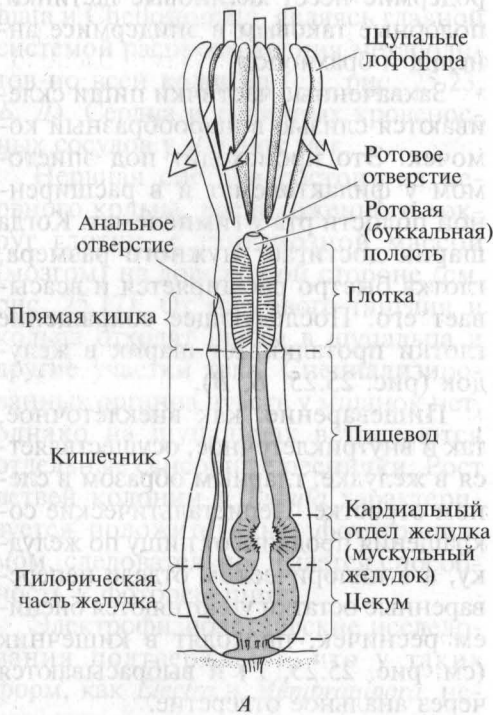
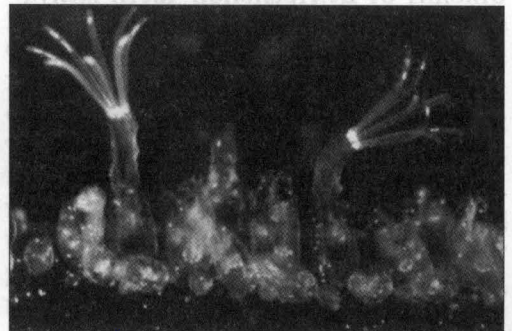


Рис. 25.25. Bryozoa, пищеварительная система и механизм питания у *Gymnolaemata* (на примере *Zoobotryon*):

А — водные потоки (незаштрихованные стрелки) и пищеварительная система; Б—Г — водные потоки приносят частички пищи (Б), которые подталкиваются ко рту взмахом шупалец (черная стрелка, пунктирная стрелка) или передвигаются ко рту благодаря биению фронтальных ресничек на шупальцах (маленькие стрелки). Собранные частички скапливаются в покрытой ресничками ротовой полости (В) и заглатываются в результате быстрого расширения мускулистой глотки (Г). Пищевые частички быстро движутся вниз по пищеводу и проходят в мускульный желудок, в котором раковинки диатомовых водорослей дробятся перед поступлением в цекум (Д). Попав в цекум, частицы пищи вращаются ресничками и перевариваются; в кишечнике непереваренный материал уплотняется в фекальные шарики (Г). Непригодные в пищу частички могут проходить между шупальцами и выбрасываться с фекалиями, но иногда шупальца быстро схлопываются и частички выбрасываются вверх (Д)

Рис. 25.26. Bryozoa, живые зооиды *Zoobotryon verticillatum* (Ctenostomata).

Два полностью расправленные зооид во время питания активно ориентируют свои лофофоры. Правый зооид взмахом шупальца подталкивает частичку пищи ко рту. На фотографии видны несколько втянутых автозооидов, а также их новые почки. Все автозооиды прикрепляются к крупному горизонтальному кензооиду (столонный сегмент, на фотографии снизу), от которого и возникают



Мшанки также пользуются вспомогательными механизмами питания. Они адсорбируют молекулы растворенных органических веществ через микровилярный эпидермис щупалец. У всех мшанок имеет место такое явление, когда отдельная частица отбрасывается ко рту за счет резкого изгиба конца щупальца, напоминающего удар бича (рис. 25.25, Б; 25.26). Некоторые мшанки являются факультативными хищниками, поедающими планктонных животных, которые случайно заплывают в лофофор. *Bugula neritina* захватывает зоопланктонные организмы, смыкая концы щупалец и образуя вокруг жертвы своего рода клетку.

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Рот на вершине лофофора открывается в мускулистую сосущую глотку, которая ведет в трубчатый пищевод (см. рис. 25.17). Большая часть U-образного кишечника представлена крупным, трехраздельным желудком, состоящим из кардиального отдела, слепого отростка (цекума) и пилорического отдела. Пищевод впадает в передний, **кардиальный отдел**, в месте их соединения имеется сфинктер с клапаном. Второй сфинктер отделяет задний, **пилорический отдел** от кишечника и прямой кишки. Крупный, мешковидный **слепой отросток (цекум)** отходит от центральной части желудка назад. У некоторых мшанок, таких, как *Bowerbankia* и *Amathia*, кардиальный отдел представлен **мышечным желудком**, в котором раздавливаются створки диатомовых водорослей, после чего их содержимое подвергается действию пищеварительных ферментов (рис. 25.25, Г). Мышечный желудок снабжен хорошо развитым кольцевым мышечным слоем, а его гаст-

родермис несет хитиновые щетинки, подобные таковым в эпидермисе аннелид и брахиопод.

Захваченные частички пищи склеиваются слизью в шарообразный комочек. Это происходит под эпистомом у филактолемат и в расширенной полости рта у гимнолемат. Когда шарик достигает нужного размера, глотка быстро расширяется и всасывает его. Последующее сокращение глотки проталкивает шарик в желудок (рис. 25.25, Б, В).

Пищеварение, как внеклеточное, так и внутриклеточное, осуществляется в желудке, главным образом в слепом отростке. Перистальтические сокращения продвигают пищу по желудку, а в пилорическом отделе непереваренные остатки уплотняются биением ресничек, проходят в кишечник (см. рис. 25.25, Г) и выбрасываются через анальное отверстие.

ГАЗООБМЕН, ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ, НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Газообмен происходит через открытые участки поверхности тела, особенно через лофофор. Внутризоеидный транспорт газов, питательных веществ и продуктов выделения обеспечивается целомической жидкостью. Ресничная циркуляция целомической жидкости известна только у относительно крупных (от 2 до 4 мм) зооидов некоторых филактолемат (*Paludicella*, *Pectinatella*; см. рис. 25.23, А). Целомическая жидкость содержит целоциты (но без дыхательных пигментов), которые поглощают и складывают ненужные вещества. У Cyclostomata в транспорте участвуют обе полости — целом и гемоцель (см. рис. 25.23, Г). Фуникулярная система обеспечивает транс-

порт питательных веществ у *Stenostomata* и *Cheilostomata*, являясь главной системой распространения метаболитов по всей колонии (см. рис. 25.23, Б, Д). Сердца и типичных кровеносных сосудов у мшанок нет.

Нервная система состоит из нервного кольца, расположенного вокруг глотки, с ганглиозной массой (мозгом) на дорсальной стороне (см. рис. 25.17). От мозгового ганглия и кольца отходят нервы в щупальца и другие участки тела. Специализированных органов чувств у мшанок нет, однако на щупальцах встречаются отдельные сенсорные реснички. Рост ветвей колонии у *Bugula* характеризуется положительным фототропизмом, следовательно, имеется способность к фоторецепции.

Электрофизиологические исследования подтверждают, что у таких форм, как *Electra* и *Membranipora*, нервные импульсы могут проводиться не только в пределах одной особи, но и по всей колонии. Нервы проходят сквозь межзоидные отверстия, образуя соединения с нервами в смежных зооидах. Такая колониальная нервная система координирует согласованное стягивание и одинаковую ориентацию лофофоров во время питания.

ЭКСКРЕЦИЯ

Нефридии у мшанок отсутствуют, аммиак, вероятно, диффундирует через поверхность тела и лофофора. Другие продукты обмена, такие, как мочевиная кислота, могут некоторое время или неограниченно долго храниться в тканях тела.

Для мшанок характерно накопление продуктов обмена в виде бурого тела на месте полипида зооида (см. рис. 25.23, Е). Полипид каждого зоо-

ида дегенерирует через несколько недель, при этом процессы дегенерации не затрагивают цистид. Некоторые компоненты разрушенного полипида фагоцитируются и вновь используются, однако основная масса мертвых клеток, содержащих накопленные продукты обмена, остается в целоме как так называемое **бурое тело**. За разрушением следует регенерация нового полипида из тканей цистиды. У некоторых видов бурое тело постоянно остается в целоме, тогда как у других оно перемещается из целома в желудок нового полипида и выводится с первой дефекацией (см. рис. 25.23, Е).

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Все пресноводные и большинство морских мшанок являются гермафродитами. Яичники (один или два) и семенники (от одного до многих) — это скопления гамет, одетые мезотелием (такие гонады называются ретрометелиальными). Яичники располагаются в дистальном конце зооида, тогда как семенники находятся на базальном конце фуникулюса (см. рис. 25.17). Гаметы выходят в метасель, но гонодухты для их выхода отсутствуют. У некоторых представителей может иметь место одновременная продукция яиц и спермы, однако более обычна тенденция в сторону протандрии (т. е. сначала развиваются мужские гаметы и особь функционирует как самец, а потом женские, и особь функционирует как самка. — *Примеч. ред.*). Самооплодотворение, вероятно, происходит редко. Колония может состоять из функционально мужских и женских зооидов на различных стадиях протандрии. Оплодотворение между соседними зооидами одной и той же колонии,

вероятно, является обычным явлением, но и перекрестное оплодотворение между разными колониями одного вида происходит достаточно часто для обеспечения неродственного спаривания.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Сперма должна покинуть целом своего зооида и направиться к другому зооиду, чтобы произвести оплодотворение. Яйцеклетки могут оставаться в целоме, где они и оплодотворяются (в этом случае сперматозоиды должны попасть в целом женской особи). В других случаях они выводятся из целома, чтобы подвергнуться наружному оплодотворению.

Покидая целом, яйца движутся вдоль ресничного желобка в мезотелии, ведущего к отверстию — **целомопору** — между основаниями двух наиболее дорсальных щупалец (рис. 25.27, А, Б). Целомопор может быть простым отверстием или же он может располагаться на верхушке выроста, называемого **межщупальцевым органом**. Положение целомопора сходно с положением нефридиопоров форонид, что позволяет предполагать, что он гомологичен рудиментарному метанефридию.

У всех изученных видов (такие, как *Electra*, *Membranipora*, *Schizoporella*, *Bugula* и другие) сперма выбрасывается из целома через **терминальные поры** на кончиках двух или более лофофоральных щупалец (рис. 25.27, А). Попавшая во внешнюю среду сперма, захваченная потоками воды при питании женской особи, приклеивается к ее щупальцам (при наружном оплодотворении) или поступает в межщупальцевый орган (при внутреннем оплодотворении). Яйца могут оплодо-

творяться, как только выходят из целомопора (наружное оплодотворение), или в межщупальцевом органе (как у *Electra* и *Membranipora*; рис. 25.27, Б), или в целоме (внутреннее оплодотворение).

РАЗВИТИЕ

Дробление радиальное или бирадиальное (рис. 25.28), голобластическое, равномерное или близкое к равномерному, регулятивное; в результате образуется целобластула. **Бирадиальное дробление** представляет собой форму радиального дробления, при котором зародыш на ранних стадиях обладает скорее билатеральной, нежели радиальной симметрией (это утверждение авторов неверно. Бирадиальная, т.е. двулучевая, симметрия на самом деле является разновидностью радиальной симметрии. — *Примеч. ред.*), хотя blastomeres расположены более или менее друг над другом, как это характерно для радиального дробления. В ходе ранних стадий дробления сначала образуется два слоя клеток (рис. 25.28, Б), один над другим, из которых верхний является анимальной пластинкой, а нижний — вегетативной. Между этими двумя слоями лежит маленький blastocoel. Gastrulation происходит, когда четыре центральных, предположительно, мезэнтодермальных blastomeres на вегетативном полюсе делятся и отдают в blastocoel четыре дочерних blastomeres. Эти четыре дочерние клетки делятся, чтобы заполнить blastocoel и в конечном счете дать начало энтодерме и мезодерме. Способ формирования целома неясен. Blastopore закрывается, и рот развивается из нового отверстия. (При таком способе gastrulation blastopore вообще не образуется. — *Примеч. ред.*)

ВЫНАШИВАНИЕ

Громадное большинство мшанок вынашивает свои яйца, которые почти всегда крупные, богатые желтком и немногочисленные, а развитие может иметь место как внутри, так и снаружи. У некоторых живородящих ви-

дов развитие яиц протекает в целоме, где кишечник и лофофор могут дегенерировать, обеспечивая тем самым необходимое пространство. Большинство вынашивает яйца в различных наружных выводковых камерах. Полость интроверта, впячивания дистальной стенки или особые гетерозооиды, из-

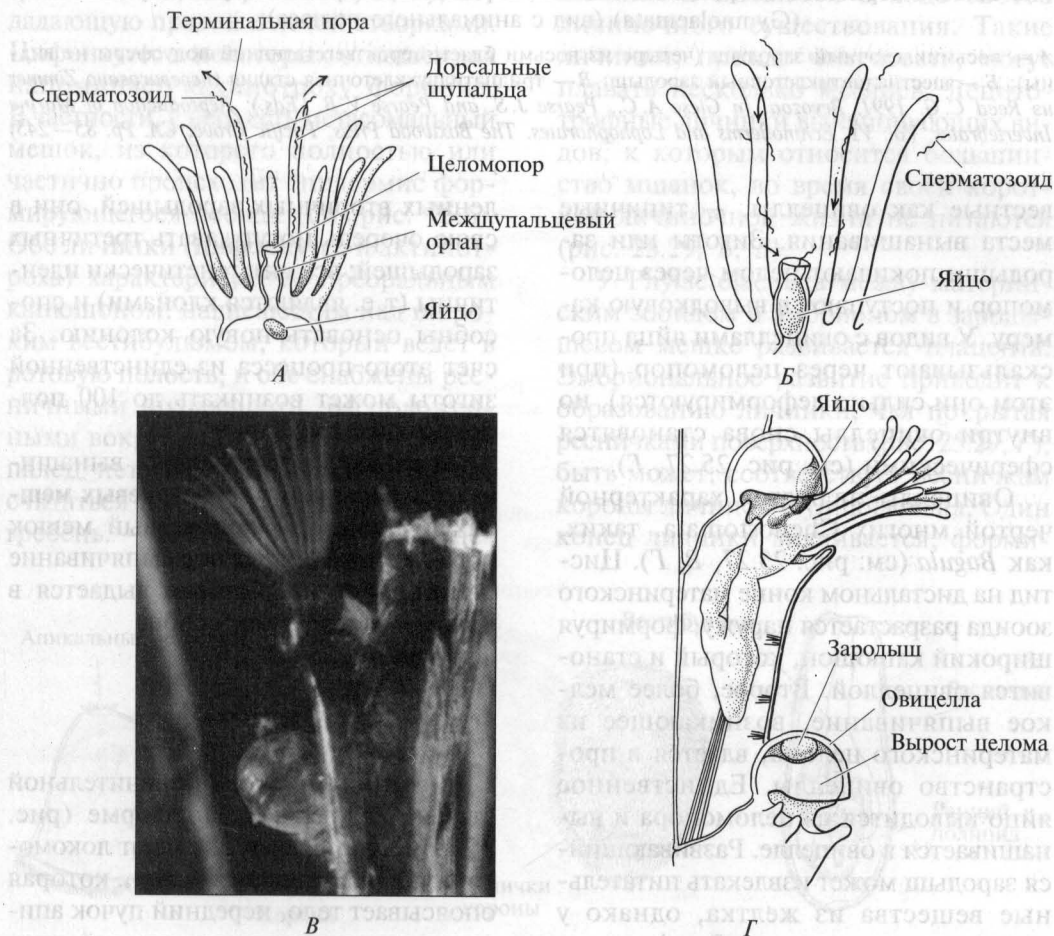


Рис. 25.27. Размножение мшанок, выведение спермы и вынашивание яиц:

А и Б — вид с дорсальной стороны лофофора *Electra posidoniae*: А — выведение сперматозоидов и движение яйцеклетки из целома в межшупальцевый орган, Б — проникновение сперматозоидов и оплодотворение; В — автозооид и близлежащая овицелла, содержащая развивающийся зародыш у *Bugula neritina*; Г — *Bugula avicularia*, демонстрирующая выталкивание яйца из целома автозооида в овицеллу (вверху) и положение яйца внутри овицеллы (внизу) (А и Б — изменено и перерисовано из Silen L. 1966. On the fertilization problem in the gymnolaematous bryozoa. *Ophelia* 3:113—140; Г — изменено и перерисовано из Brien P. 1960. Classe des Bryozaires. In Grassé P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 5. Part 2. Masson et Cie, Paris. Печатаются с разрешения)

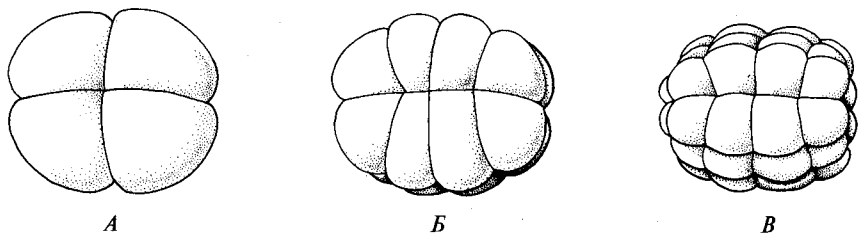


Рис. 25.28. Эмбриональное развитие мшанок, бирадиальное дробление у *Schizoporella errata* (Gymnolaemata) (вид с анимального полюса):

A — восьмиклеточный зародыш (четыре из восьми бластомеров вегетативной полусферы не видны); *B* — шестнадцатиклеточный зародыш; *B* — тридцатидвуклеточная стадия (неперисовано Zimmer из Reed C. G. 1991. *Bryozoa*. In Giese A. C., Pearse J. S. and Pearse V. B. (Eds.): *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. VI. Echinoderms and Lophophorates. The Boxwood Press, Pacific Grove, CA. Pp. 85—245)

вестные как овицеллы, — типичные места вынашивания. Зиготы или зародыши покидают целом через целомотр и поступают в выводковую камеру. У видов с овицеллами яйца проскальзывают через целомотр (при этом они сильно деформируются), но внутри овицеллы снова становятся сферическими (см. рис. 25.27, *Г*).

Овицеллы являются характерной чертой многих Cheilostomata, таких, как *Bugula* (см. рис. 25.27, *B*, *Г*). Цистид на дистальном конце материнского зооида разрастается наружу, формируя широкий капюшон, который и становится овицеллой. Второе, более мелкое выпячивание, возникающее из материнского целома, вдается в пространство овицеллы. Единственное яйцо выводится из целомотра и вынашивается в овицелле. Развивающийся зародыш может извлекать питательные вещества из желтка, однако у многих видов, включая *Bugula*, питание зародыша обеспечивают плацентарные взаимосвязи между фуникулюсом материнского зооида и овицеллой.

Мшанки Cyclostomata также вынашивают своих личинок, но демонстрируют необычную полиэмбрионию, при которой первичный зародыш бесполом путем продуцирует многочис-

ленных вторичных зародышей, они в свою очередь могут давать третичных зародышей; все они генетически идентичны (т.е. являются клонами) и способны основать новую колонию. За счет этого процесса из единственной зиготы может возникнуть до 100 полноценных зародышей.

Мшанки Phylactolaemata вынашивают зародышей в **зародышевых мешках** в цистиде. Зародышевый мешок образуется как наружное выпячивание стенки цистиды, которое выдается в целом родительской особи.

ЛИЧИНКИ

Личинки мшанок в значительной степени варьируют по форме (рис. 25.29), однако все они имеют локомоторную ресничную **корону**, которая опоясывает тело, передний пучок апикальных ресничек и ventральный, прикрепительный, метасомальный мешок (см. рис. 25.6, *Г*). Во время оседания метасомальный мешок выворачивается наружу и прикрепляется к субстрату при помощи клейких выделений. Личиночные структуры подвергаются гистолиту и дегенерации, за которыми следует развитие первого зооида колонии.

Некоторые Gymnolaemata, такие, как *Electra* и *Membranipora*, продуцируют мелкие микролецитальные яйца, из которых развиваются долгоживущие планктотрофные личинки — **цифонаутесы**. Они имеют треугольную форму, сжаты с боков и заключены в хитиновую двустворчатую раковину (рис. 25.29, А; см. рис. 25.6, В, Г), обладающую правой и левой створками. Цифонаутес в некоторых отношениях напоминает актинотроху форонид. В частности, у него есть метасомальный мешок, из которого полностью или частично происходит эпидермис формирующегося зооида (см. рис. 25.6). Обе личинки (цифонаутес и актинотроха) характеризуются преоральным капюшоном, нависающим над широким вестибулумом, который ведет в ротовую полость, и обе снабжены ресничными щупальцами, расположенными вокруг рта (у цифонаутеса щупалец нет, но их гомологом может считаться так называемый ресничный гребень. — *Примеч. ред.*). В дополне-

ние к этому у цифонаутеса, как и у актинотрохи, имеется пара протонефридиев (они были описаны как «сеть покрытых ресничками трубочек» в работе S. A. Stricker, C. G. Reed и R. L. Zim-mer, 1988).

Только планктотрофные личинки мшанок имеют функциональный кишечник и питаются в ходе своего личиночного существования. Такие личинки, прежде чем осесть, могут плавать несколько месяцев. Лецитотрофные личинки вынашивающих видов, к которым относится большинство мшанок, во время своей короткой личиночной жизни не питаются (рис. 25.29, Б, В).

У Phylactolaemata между материнским зооидом и эмбрионом в зародышевом мешке развивается плацента. Эмбриональное развитие приводит к образованию личинки, чья покрытая ресничками поверхность (рис. 25.29, Г), быть может, соответствует ресничкам короны личинок Gymnolaemata. Один конец личинки впячивается, форми-

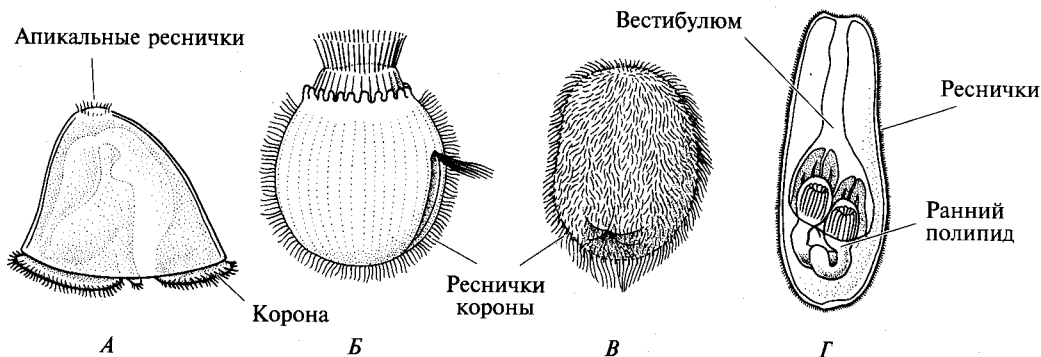


Рис. 25.29. Личинки мшанок:

А — планктотрофная личинка цифонаутес, характерная для *Membranipora* и *Electra*. Личинка сжата с боков и несет раковинку (см. также рис. 25.6, Г); Б—Г — лецитотрофные личинки *Bugula neritina* (Gymnolaemata) (Б), *Crisia eburnea* (Cyclostomata) (В) и пресноводных Phylactolaemata (Г). У Phylactolaemata автозооиды дифференцируются на ранних стадиях еще внутри тела личинки (Б — переприсовано из Nielsen C. 1971. *Entoproct life-cycles and the entoproct/ectoproct relationship*. *Ophelia* 9: 209—341; В — переприсовано из Nielson C. 1970. *On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans*. *Ophelia* 7: 217—256; Г — переприсовано из Brien P. 1960. *Classe des Bryozaires*. In Grassé P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*. Vol. 5. Part 2. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения)

руя **вестибулум**, в котором за счет почкования образуются от одного до нескольких первичных полипидов. Личинка, таким образом, содержит в себе молодую колонию. В течение короткого промежутка времени личинка плавает, а затем опускается на дно и прикрепляется, после чего покрытый ресничками внешний эпителий ее дегенерирует, оставляя молодую колонию, которая продолжает почковать-

ся, образуя все больше и больше зооидов, пока не сформируется взрослая колония. В колониях мшанок родительский зооид погибает после продуцирования некоторого числа дочерних зооидов. Таким образом в ветвящихся колониях только кончики ветвей содержат живые зооиды, тогда как в плоских желатиновых колониях живые зооиды располагаются лишь на периферии.

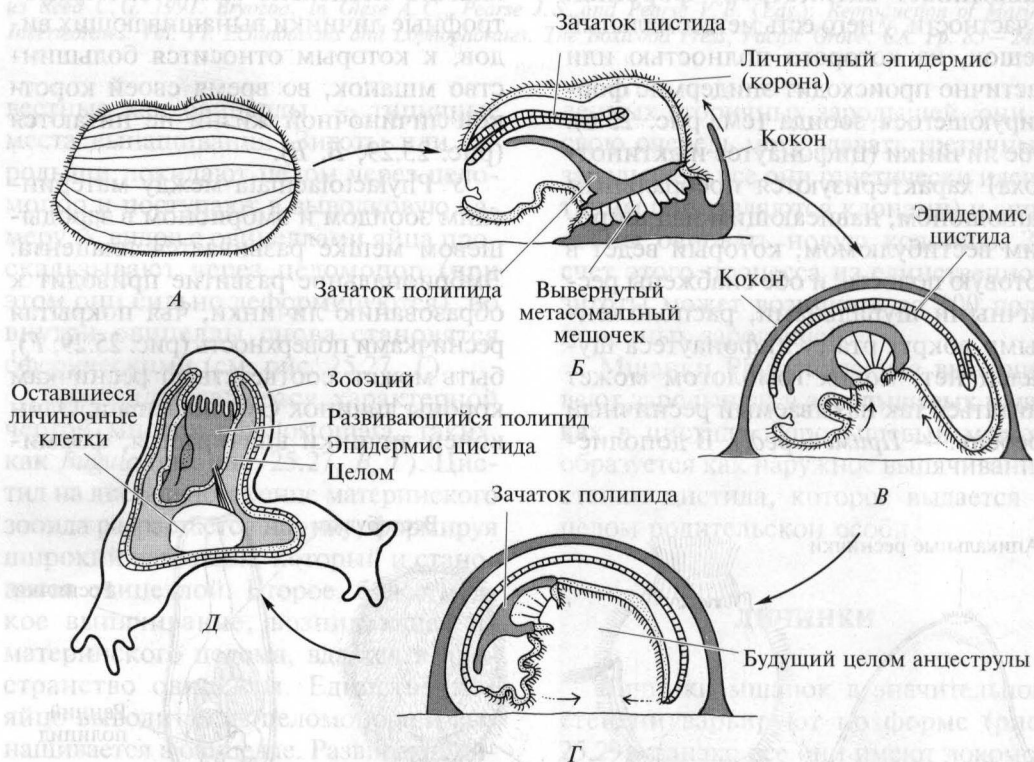


Рис. 25.30. Bryozoa, метаморфоз личинки *Bowerbankia* (Ctenostomata).

Оседающая личинка (А) прикрепляется к субстрату, используя свой вывернутый метасомальный мешочек (Б), который секретирует вещество, формирующее кокон вокруг прикрепившейся личинки (В). Как только личинка оказывается заключенной в кокон, метасомальный мешочек отделяется от субстрата, а его ресничный эпидермис заворачивается внутрь (В и Г). Завернувшийся личиночный эпидермис в конце концов замыкается, образуя полость, которая дает начало целому анцеструлы (Г и Д). Оставшиеся клетки личинки обеспечивают питание развивающейся анцеструлы. Секретция кокона происходит за 2 мин (Б—Г). Анцеструла начинает питаться через пять дней после начала метаморфоза (А—Г — упрощено из Reed C. G. 1991. *Bryozoa*. In Giese A. C., Pearse J. S. and Pearse V. B. (Eds.): *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. VI. Echinoderms and Lophophorates. The Boxwood Press, Pacific Grove, CA. Pp. 85—245; Д — изменено в соответствии с описанием Reed из d'Hondt J.-L. 1977. *Structure larvaire et histogenèse post-larvaire chez Bowerbankia imbricata* (Adams, 1798) bryzoaire cténostome (vesicularines). *Arch. Zool. Exp. Gen.* 118: 211—243)

МЕТАМОРФОЗ

По окончании планктонной жизни личинка оседает на подходящий субстрат и прикрепляется при помощи своего вывернутого метасомального мешка (рис. 25.30). Мешок секретирует **кокон**, в который и заключена метаморфизирующая личинка. Внутри кокона личиночный эпидермис мигрирует внутрь, чтобы стать целомической выстилкой взрослого организма. Полипид и цистид развиваются из личиночных зачатков, а эпидермис цистида секретирует зооэций. **Резидиальные (остаточные) клетки** личинки образуют запас питательных веществ, необходимый для первого зооида до того, как он начнет питаться самостоятельно.

РАЗВИТИЕ КОЛОНИИ

Первый зооид, развивающийся из осевшей личинки, называется **анцеструлой** (рис. 25.30, Д; 25.31, Б, В). Хотя

в конечном счете колония может состоять из тысяч зооидов, все они являются потомками бесполого размножения единственной исходной особи — анцеструлы. Посредством клонального почкования анцеструла дает начало ряду новых зооидов, которые несмотря на генетическую идентичность могут быть полиморфными, демонстрируя различные формы и размеры. Колония увеличивается за счет продолжающегося бесполого размножения (рис. 25.31).

Клональное почкование включает рост и последующее отделение части родительского зооида. Дочерний зооид начинает существование как цистид с собственной стенкой тела. Новый полипид развивается из эктодермы и мезотелия цистида. Правильный ход почкования (число и расположение почек на родительских особях) определяет способ роста и морфологию колонии. Рост древовидной колонии *Bugula* осуществляется на кончиках каждой из ветвей. У столонных

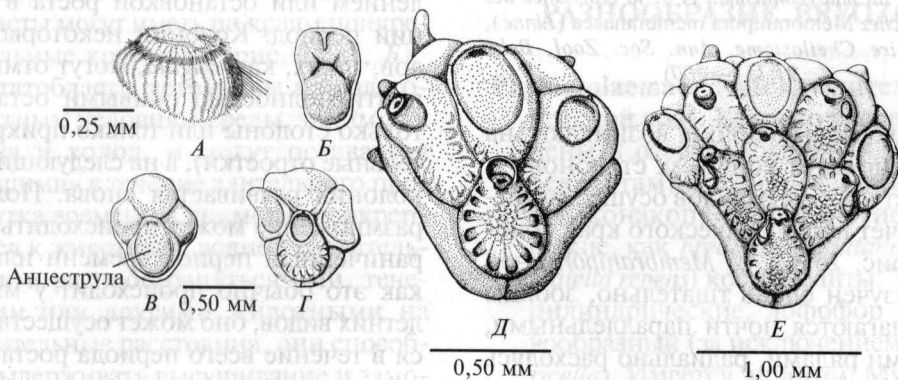


Рис. 25.31. Bryozoa, анцеструла и начальные стадии формирования колонии у *Metarabdotos unquiculatum* — корковой мелководной мшанки, обитающей на камнях у западного побережья Африки:

А — личинка; Б и В — формирование анцеструлы, которая является старейшей в исходной тетраде зооидов: Б — 2 ч спустя после оседания, В — 28 ч спустя после оседания (Д — увеличенное изображение несколько более поздней стадии, чем изображено на Г. — Примеч. ред.); Е — формирование дополнительных зооидов, спустя 140 ч после оседания (из Cook P. 1973. *Settlement and early colony development in some Cheilostomata*. In Larwood G. P. (Ed.): *Living and Fossil Bryozoa*. Academic Press, London. Pp. 65—71)

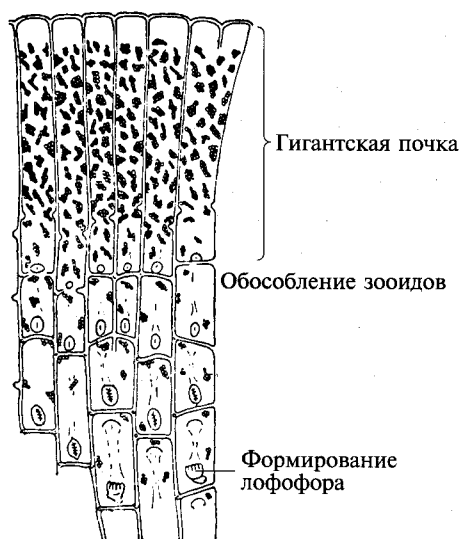


Рис. 25.32. Bryozoa, вид сверху на растущий край корковой мшанки *Membranipora*.

Зооиды (показано шесть рядов) в каждом ряду находятся на различных стадиях развития, самые молодые недифференцированные гигантские почки находятся на периферии каждого ряда (на рис. вверху). Зооиды, наиболее удаленные от гигантских почек (на рис. внизу), являются самыми дифференцированными. Новые зооиды обособляются в задней части гигантских почек (из Lutaud G. 1961. *Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez Membranipora membranacea* (Linné), *Bryozoaire Cheilostome. Ann. Soc. Zool. Belg.* 91:157—300)

мшанок новые почки возникают на поверхности и кончиках столон.

Рост корковых видов осуществляется за счет периферического края колонии (рис. 25.32). У *Membranipora*, чей рост изучен очень тщательно, зооиды располагаются почти параллельными, тесными рядами, радиально расходясь кнаружи от центральной анцеструлы. Рост происходит на периферическом конце каждого ряда. Здесь так называемые **гигантские почки** растут по направлению к периферии, оставляя позади себя череду развивающихся зооидов. Латеральный эпидермис и мезотелий впячиваются, формируя попереч-

ные перегородки, разделяющие гигантскую почку на следующие друг за другом отсеки, которые в будущем станут цистидами отдельных зооидов. Из цистидов затем развиваются полипиды. Сначала новообразующийся экзоскелет гибкий и не содержит кальция, его обызвествление происходит позже в направлении от проксимального к дистальному концу, и после этого новообразованный зооид достигает размеров взрослого.

Продолжительность жизни колонии мшанок сильно варьирует. Некоторые живут только один год, а у видов умеренного пояса рост протекает лишь тогда, когда поднимается температура воды. Высвобождение личинок в типичном случае происходит летом, в конце жизни колонии. Продолжительность жизни в один год является характерной чертой эпифитных видов, обитающих на водорослях. Некоторые из них могут сменить несколько поколений за один сезон. Некоторые виды живут два года и более (вплоть до 12 лет у европейской *Flustra foliacea*) с замедлением или остановкой роста в зимний период. Колонии некоторых видов, таких, как *Bugula*, могут отмирать почти полностью (живыми остаются только столон или только прикрепительные отростки), а на следующий год колония развивается снова. Половое размножение может происходить в ограниченный период времени или же, как это обычно происходит у многолетних видов, оно может осуществляться в течение всего периода роста.

СТАТОБЛАСТЫ

Помимо полового размножения и бесполого почкования пресноводные Phylactolaemata имеют особую форму клонального воспроизводства посред-

ством специальных покоящихся телец, называемых **статобластами** (рис. 25.33), которые функционально подобны геммулам пресноводных губок. От одного до нескольких статобластов развиваются на фуникулюсе, который обеспечивает их питание. На фуникулюсе образуются массы мезотелиальных клеток, содержащих запас питательных веществ, которые становятся зачатками статобластов. Развивающийся статобласт в конце концов покрывается мигрирующими эпидермальными клетками. Молодой статобласт секретирует верхнюю и нижнюю хитиновые створки, которые образуют защитный покров для внутренних клеток. Статобласты обычно имеют уплощенную дисковидную форму с выпуклостью в центре диска. Статобласты постоянно образуются и выпадают из колонии в течение лета. Некоторые типы статобластов приклеиваются к родительской колонии или падают на дно (**сидячие статобласты**), тогда как другие содержат воздушные полости и плавают у поверхности воды (**плавающие статобласты**). Плавающие статобласты могут иметь по краям прикрепительные крючки (рис. 25.33, Б).

Статобласты устойчивы к неблагоприятным условиям среды, таким как засуха и холод, и могут оставаться «спящими» в течение длительного промежутка времени. Они могут прикрепляться к животным, водной растительности и распространяться ими, течениями или другими животными на значительные расстояния, они способны выдерживать высушивание и замораживание. Когда условия окружающей среды становятся благоприятными, например с наступлением весны, обе створки отпадают, и из внутренней массы клеток развивается первый зооид колонии. Количество статобластов, продуцируемых колонией пре-

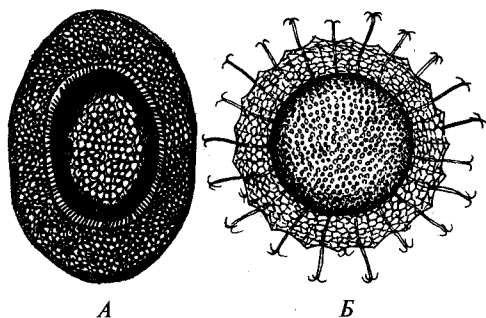


Рис. 25.33. Bryozoa, статобласты пресноводных мшанок:

А — плавающий статобласт *Hyalinella punctata*; Б — статобласт с крючками у *Cristatella mucedo* (А — по Rogick из Pennak, 1978; Б — по Allman)

сноводной мшанки, велико. Вдоль побережья озера Дуглас в Мичигане отмечались скопления статобластов, образовывавших полосу шириной свыше 1 м. Было подсчитано, что колонии *Plumatella repens*, живущие у берега этого озера на участке площадью 1 м², в совокупности продуцируют около 800 тыс. статобластов.

РАЗНООБРАЗИЕ BRYOZOA

Phylactolaemata^C: Исключительно в пресной воде. Широко распространены в озерах, водохранилищах и реках там, где нет избыточного осадконакопления. Многие виды (такие, как *Fredericella sultana* и *Plumatella repens*) космополиты. Зооиды цилиндрические, лофофор подковообразный (за исключением *Fredericella*). Имеется эпистом. Мускулатура стенки тела состоит из кольцевых и продольных мышц. Зооэций эластичный, тонкий или толстый, иногда желатиновый, не содержит извести. Туловищные целомы зооидов переходят один в другой в пределах колонии. Колонии

мономорфные; все зооиды представлены автозооидами, гетерозооидов нет. *Fredericella*, *Plumatella*, *Pectinatella*, *Lophopus*, *Cristatella*.

Gymnolaemata^C: Колонии полиморфные. Зооиды цилиндрические или уплощенные. Стенка тела может быть обызвествленной или же не содержать известь. Лофофор округлый. Эпистом отсутствует. Внутренняя мускулатура стенки тела отсутствует. Почти все представители морские животные.

Большинство обитает в прибрежных водах, прикрепляясь к камням, свайным сооружениям, раковинам, деревянным частям построек, водорослям, другим животным и к поверхности отдельных песчинок (см. рис. 25.19, А). Несколько одиночных видов рода *Monobryozoon* обитают и передвигаются в пространствах между зернышками морского песка (см. рис. 25.20, Б). Некоторые просверливают известковые субстраты. Столоны сверлящих видов располагаются в туннелях в субстрате, а их автозооиды высовываются на поверхность. Несколько мшанок обитают на мягких донных субстратах. Щитковидная колония *Cupuladria doma* достигает размеров мелкой монетки. Она свободно покоится на дне таким образом, что фронтальные стенки зооидов направлены вверх (см. рис. 25.19, Б).

Морские мшанки являются одним из наиболее важных таксонов организмов, обрастающих днища судов. На днищах судов найдено около 120 видов, из которых наиболее многочисленные виды рода *Bugula*. На северо-восточных и северо-западных побережьях США мшанка-вселенец *Membranipora membranacea* поселяется на талломах бурых водорослей. Водоросли ста-

новятся ломкими и погибают. Это приводит к разрушению типичного местообитания многих других морских животных, таких, как молодь трески и различные беспозвоночные, включая зеленых морских ежей *Strongylocentrotus drobachiensis*.

Вместе с гидроидными мшанки являются наиболее многочисленными морскими эпифитными животными. Крупные бурые водоросли населены множеством видов мшанок, которые демонстрируют явное предпочтение к определенным видам. Во время оседания личинки эпифитных видов, по-видимому, привлекаются к субстрату веществами, выделяемыми водорослями. Широко распространенная корковая мшанка *Membranipora*, один из видов которой поселяется на плавающей саргассовой водоросли *Sargassum*, демонстрирует ряд адаптаций к эпифитному образу жизни. Фронтальная стенка этой мшанки лишена извести, а латеральные стенки соседних зооидов подвижно сочленены, что позволяет колонии изгибаться вместе с талломом водоросли. Хотя корковые колонии покрывают крупные части бурых водорослей, рост колоний осуществляется преимущественно по направлению к «главному стеблю» водорослевого таллома. Такой рост контролируется движением воды над поверхностью водоросли.

Cyclostomata^{SO}: Полностью морская группа. Мезотелий отделен от стенки тела, образуя целомический мешок. Крупный, обширный гемоцель сообщается с гемоцелями соседних зооидов. Зооиды трубчатые с известковыми стенками, которые сливаются со стенками соседних зооидов. Отверстия округлые и располагаются на концах трубок. Вы-

ставление лофофора осуществляет за счет мышечной деформации мембранного мешочка, а не стенки тела. *Crisia*, *Lichenopora*, *Stomatopora*, *Tubulipora*.

Eurystomata^{SO}: Стенка тела лишена мышц. Выставление лофофора связано с деформацией стенки тела. Межзооидные отверстия закупорены клеточными розетками и объединены с фуникулярной системой.

Ctenostomata^O: Столонные или компактные колонии. Зооэций перепончатый, хитиновый или желатиновый, лишенный кальция. Отверстие обычно терминальное. Оперкулюм отсутствует.

Stolonifera^{SO}: Колонии состоят из ветвящихся столонов с одиночными зооидами или кубковидными гроздьями зооидов. Анцеструла дает начало столонам, на которых возникают автозооиды. Зооиды отпочковываются не друг от друга, а от столона. *Amathia*, *Aeverrillia*, *Bowerbankia*, *Zoobotryon*, *Walkeria*.

Carnosa^{SO}: Анцеструла продуцирует зооиды, которые впоследствии производят еще большее количество зооидов; зооиды отпочковываются от других зооидов, а не от столонов. В поперечном сечении зооиды плоские, а не округлые. Колонии могут быть компактными или диффузными. *Alcyonidium*, *Flustrellidra*, *Monobryozoon*, *Paludicella* (пресноводные).

Cheilostomata^O: Большинство ныне живущих мшанок относится к этой группе. Колонии состоят из прилегающих друг к другу коробчовидных зооидов с отдельными известковыми стенками. Выходное отверстие снабжено оперкулюмом (у *Bugula* он утрачен). Могут иметься авикулярии, вибракулярии или те и другие. Яйца в типичном случае вынашиваются в овицеллах.

Anasca^{SO}: Фронтальная (вентральная) стенка гибкая, перепончатая. Лофофор выставляется за счет париетальных мышц, действующих на фронтальную мембрану. *Aetea*, *Callopora*, *Electra*, *Flustra*, *Membranipora*, *Tendra*, *Bugula*, *Scrupocellaria*, *Cupuladria*, *Discoporella*, *Thalamoporella*, *Cellaria*.

Cribrimorpha^{SO}: Практически вымершая группа. Фронтальная стенка представляет собой свод из слившихся, нависающих шипов, которые формируют пористую известковую пластинку над гибкой фронтальной мембраной. Иногда включаются в группу *Anasca* или *Ascophora*. *Cribrilina*.

Ascophora^{SO}: Фронтальная стенка обызвествленная, подстилается гибким инвагинированным мешочком — аском. Высовывание лофофора достигается путем расширения аска париетальными мышцами. *Micro-porella*, *Schizoporella*, *Smittina*, *Water-sipora*.

ФИЛОГЕНИЯ BRYOZOA

Phylactolaemata и Gymnolaemata являются сестринскими таксонами Bryozoa. К аутопоморфиям Phylactolaemata относятся статобласты, редуцированная гемально-фуникулярная система и открытые целомические отверстия между зооидами. Аутопоморфии Gymnolaemata — утрата мышц стенки тела и эпистома.

Пресноводные Phylactolaemata обычно считаются более примитивными, несмотря на то что они обладают многими производными чертами. Цилиндрические зооиды, переднее выходное отверстие, подковообразный лофофор, наличие эпистома и мономорфные колонии — все это может быть примитивными чертами. Однако по многим

другим признакам эта группа очень специализирована, особенно в том, что касается размножения.

К сожалению, ископаемые *Phylactolaemata* не найдены и палеонтология не располагает информацией, указывающей на их родственную связь с морскими таксонами. Наиболее ранним известным представителем мшанок является сомнительный ископаемый вид из позднего кембрия. Однако начиная с ордовика имеется богатая ископаемая летопись, описывающая тысячи вымерших видов. В палеозойской фауне преобладают *Cyclostomata*, хотя и *Stenostomata* также присутствовали. *Cheilostomata* — морские формы, доминирующие сегодня, — появились в поздней юре.

ФИЛОГЕНИЯ LOPHOPHORATA

Большинство филогений объединяют *Phoronida*, *Brachiopoda* и *Bryozoa* в группу *Lophophorata*, однако родственные связи между этими тремя таксонами, а также между лофофоровыми, первичноротыми и вторичноротыми все еще являются предметом споров среди зоологов (см. т. 2, рис. 9.25). При этом морфологические и молекулярные данные зачастую не согласуются. В общих чертах морфологические данные говорят об их родстве с вторичноротыми, эмбриологические свидетельства двойственны, а последовательности нуклеотидов указывают на близость к первичноротым. Мы сохраняем три ветви в монофилетическом таксоне *Lophophorata*, а также представляем две возможные филогении, в которых он по очереди связан с *Lophodeuterostomia* (рис. 25.34), с одной стороны, и с первичноротыми *Lophotrochozoa* (рис. 25.35) — с другой.

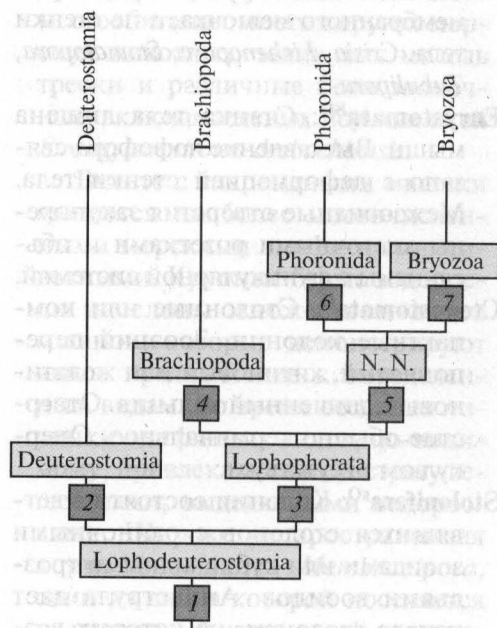


Рис. 25.34. Филогения лофофоровых, предполагающая родственные связи с вторичноротыми:

1 — **Lophodeuterostomia**: двухраздельные, без протосомы или протоцеля, с лофофором, U-образным кишечником, дорсальным анальным отверстием, противоточной собирательной системой; 2 — **Deuterostomia**: трехраздельные. Протоцельный «сердечно-почечный» комплекс. Бластопор становится анальным отверстием; 3 — **Lophophorata**: определенных апоморфий лофофоровых нет. Вероятно, это пара метасомальных метанефридиев и внеклеточный скелетный покров, секретируемый метасомальным эпидермисом; 4 — **Brachiopoda**: двустворчатая раковина и мантия. Руки. Сердце. Пищеварительные отростки; 5 — **N.N.**: метасомальный мешочек. Эпидермис взрослого животного формируется из эпидермиса метасомального мешочка. Вероятно, шизоцельное образование целома и личиночные протонефридии; 6 — **Phoronida**: молекулярный гемоглобин в кровеносной системе. Обладают личинкой-актинотрохой с уникальным метаморфозом; 7 — **Bryozoa**: интраверт. Фунгулярная система (видоизмененная кровеносная система). Колониальные животные. Мультицелиарные клетки, целомопор (гомолог метанефридия?)

У *Phoronida* и *Bryozoa* имеются похожие личинки — актинотроха и цифонаутес, каждая из которых обладает метасомальным мешочком и парой протонефридиев, и с этой точки зрения мы считаем их сестринскими таксонами. В некоторых классификациях *Phoronida* и *Brachiopoda*, имеющие метасомальные метанефридии и моноцилиарный эпидермис, объединяются как сестринские таксоны, а *Bryozoa* исключаются.

Лофофоровые долгое время считались трехраздельными животными, тело и целом которых состоят из трех отделов: передняя протосома (эпистом) с протоцелом, срединная мезосома с мезоцелом и задняя метасома (туловище) с метациелом. Трехраздельность была бы синапоморфией с вторичноротыми, и эти два таксона традиционно рассматривались как сестринские. Новые исследования и повторные изучения прежних описаний однако указывают, что полость эпистомы, если она имеется, не является протоцелом. Таким образом, аргумент в пользу трехраздельности ослабляется, что вносит неопределенность в утверждение о близости с вторичноротыми (хотя и не опровергает его). Более того, связь между *Lophophorata* и *Deuterostomia* (= *Lophodeuterostomia*, *Radialia*) как между сестринскими таксонами не подтверждается молекулярными сведениями.

Таким образом, новые морфологические и молекулярные данные демонстрируют близость лофофоровых к первичноротым в группе *Lophotrochozoa* (см. рис. 25.35; см. т. 1, рис. 9.26, Г), тогда как прежние данные и трактовки доказывали родственную связь с вторичноротыми (см. рис. 25.34; см. т. 1, рис. 9.26, А). В настоящее время нет достаточных доказательств, определенно указывающих место лофофо-

ровых в одном из этих двух крупных таксонов многоклеточных животных.

Отсутствие протосомы и протоцеля предполагает, что общий план строения лофофоровых скорее двухраздельный, нежели трехраздельный. Если лофофоровые относятся к *Lophodeuterostomia*, то это подразумевает,

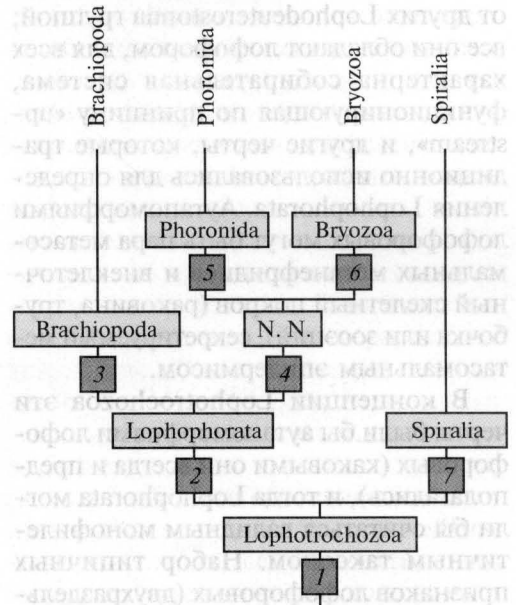


Рис. 25.35. Филогения лофофоровых, предполагающая родственные связи с первичноротыми:

1 — **Lophotrochozoa**: β-хитин. Щетинки, личиночные протонефридии, вероятно, моноцилиарные клетки; 2 — **Lophophorata**: лофофор, U-образный кишечник. Анальное отверстие снаружи от лофофора. Противоточная собирательная система; 3 — **Brachiopoda**: двустворчатая раковина и мантия. Руки. Сердце. Пищеварительные отростки; 4 — **N.N.**: метасомальный мешочек. Эпидермис взрослого животного формируется из эпидермиса метасомального мешочка; 5 — **Phoronida**: молекулярный гемоглобин в кровеносной системе. Личинка актинотроха с уникальным метаморфозом; 6 — **Bryozoa**: интраверт. Фуникулярная система (видоизмененная кровеносная система). Колониальные животные. Мультицилиарные клетки, целомопор (гомолог метанефридия?); 7 — **Spiralia**: спиральное дробление. Мезодерма возникает из 4d (мезентобласт)

что двухраздельность для Lophodeuterostomia исходна, а трехраздельность является вторичной аутапоморфией Deuterostomia. Представление о Lophophorata как о монофилетичном таксоне, отдельном от прочих Lophodeuterostomia, в этом случае проблематично. Лофофоровые не имеют определенных аутапоморфий, делающих их отдельной от других Lophodeuterostomia группой; все они обладают лофофором, для всех характерна собирательная система, функционирующая по принципу «upstream», и другие черты, которые традиционно использовались для определения Lophophorata. Аутапоморфиями лофофоровых могут быть пара метасомальных метанефридиев и внеклеточный скелетный покров (раковина, трубочка или зооэций), секретируемый метасомальным эпидермисом.

В концепции Lophotrochozoa эти черты были бы аутапоморфиями лофофоровых (каковыми они всегда и предполагались), и тогда Lophophorata могли бы считаться валидным монофилетичным таксоном. Набор типичных признаков лофофоровых (двухраздельное тело, лофофор, U-образный кишечник, противоточная собирательная система и дорсальное анальное отверстие) рассматривался бы как конвергентный по отношению к таким же чертам, обнаруженным у вторичноротых.

Морфологические доказательства родственных связей лофофоровых противоречивы. С одной стороны, классический набор признаков лофофоровых является общим для Lophodeuterostomia, что предполагает родство с вторичноротыми. Хитиновые щетинки брахиопод и мшанок, с другой стороны, ультраструктурно подобны таковым у трохзойных аннелид, моллюс-

ков и эхиурид. Хитин очень необычен для вторичноротых, и его присутствие у всех лофофоровых предполагает взаимосвязи с первичноротыми. Если лофофоровые являются первичноротыми, то отсутствие хитина было бы аутапоморфией вторичноротых.

Доказательства, связанные с развитием, также допускают двоякое толкование. Представители всех трех таксонов демонстрируют радиальное дробление (черта вторичноротых). У форонид бластопор становится ртом (как у первичноротых), тогда как у брахиопод и мшанок он закрывается и его судьба не определена. Формирование целома, вероятно, энтероцельное (как это происходит у вторичноротых) у брахиопод и шизоцельное (как у первичноротых) у форонид (как указано выше, форониды демонстрируют оба способа формирования целома: и шизоцельный и энтероцельный. — *Примеч. ред.*), а у мшанок этот вопрос остается не выясненным. Как актиотроха форонид, так и цифонаутес мшанок обладают парой протонефридиев, напоминающих протонефридии, обнаруживаемые у личинок некоторых аннелид (первичноротые).

Наконец, последовательность нуклеотидов 18S рДНК дает возможность поместить эти три таксона лофофоровых среди первичноротых, Lophotrochozoa, вместе с моллюсками и аннелидами (см. рис. 25.35; см. т. 1, рис. 9.25).

Филогенетическая система Lophophorata

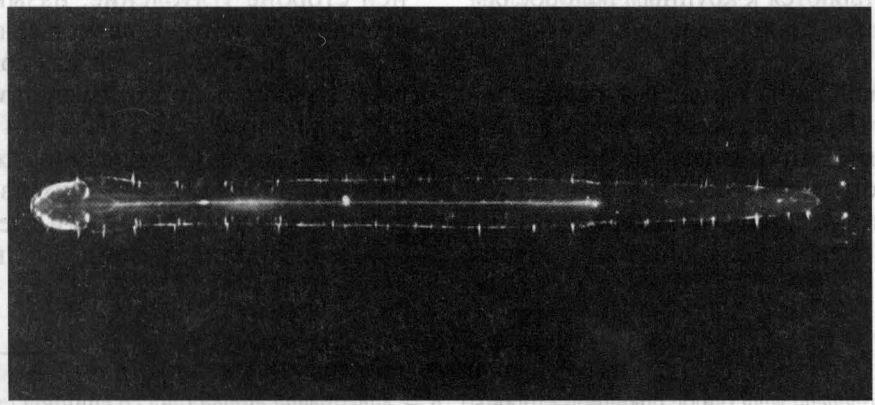
Lophophorata N.N. Phoronida Bryozoa Brachiopoda

СНАЕТОGNAТНА^Р (ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ)

**ФОРМА ТЕЛА
И ФУНКЦИЯ
РАЗМНОЖЕНИЕ
И РАЗВИТИЕ**

**ФИЛОГЕНИЯ
СНАЕТОGNAТНА**

РНИДНУФ И АЛТ АМФФ



Большинство щетинкочелюстных — это маленькие, прозрачные животные, засадные хищники морского зоопланктона, называемые «морскими стрелками». Их тонкие копьевидные тела несут горизонтальные плавники, напоминающие стабилизаторы торпеды или оперение стрелы. Тело обычно прямое и жесткое, за исключением моментов совершения внезапных плавательных рывков, которые в мгновение ока перемещают животное в новое местоположение. Подобно выпущенной из лука стреле, они достигают высочайшей точки своего «полета», движутся по дуге вниз, головой вперед и постепенно опускаются. Как раз во время такого медленного опускания они имеют возможность обнаружить колебания воды, вызванные проплывающей жертвой, как правило маленькими рачками, которых они схватывают и проглатывают. Большинство щетинкочелюстных приспособлены к планктонному существованию, однако некоторые из них являются бентосными животными, которые прикрепляются к крупным водорослям и хватают проплывающую мимо добычу.

Chaetognatha включают приблизительно 150 видов, все они морские животные. Наибольшего разнообразия они достигают в тропиках, однако являются обычными в водах всего Мирового океана. Большинство «морских

стрелок» достигают 1—2 см в длину, но размеры разных видов колеблются в пределах от нескольких миллиметров до 12 см (*Pseudosagitta gazellae*). Их филогенетическое родство все еще не установлено, но современные данные указывают на то, что они относятся к первичноротым и, возможно, родственны линияющим животным (Ecdysozoa; см. т. 1, рис. 9.26, Б).

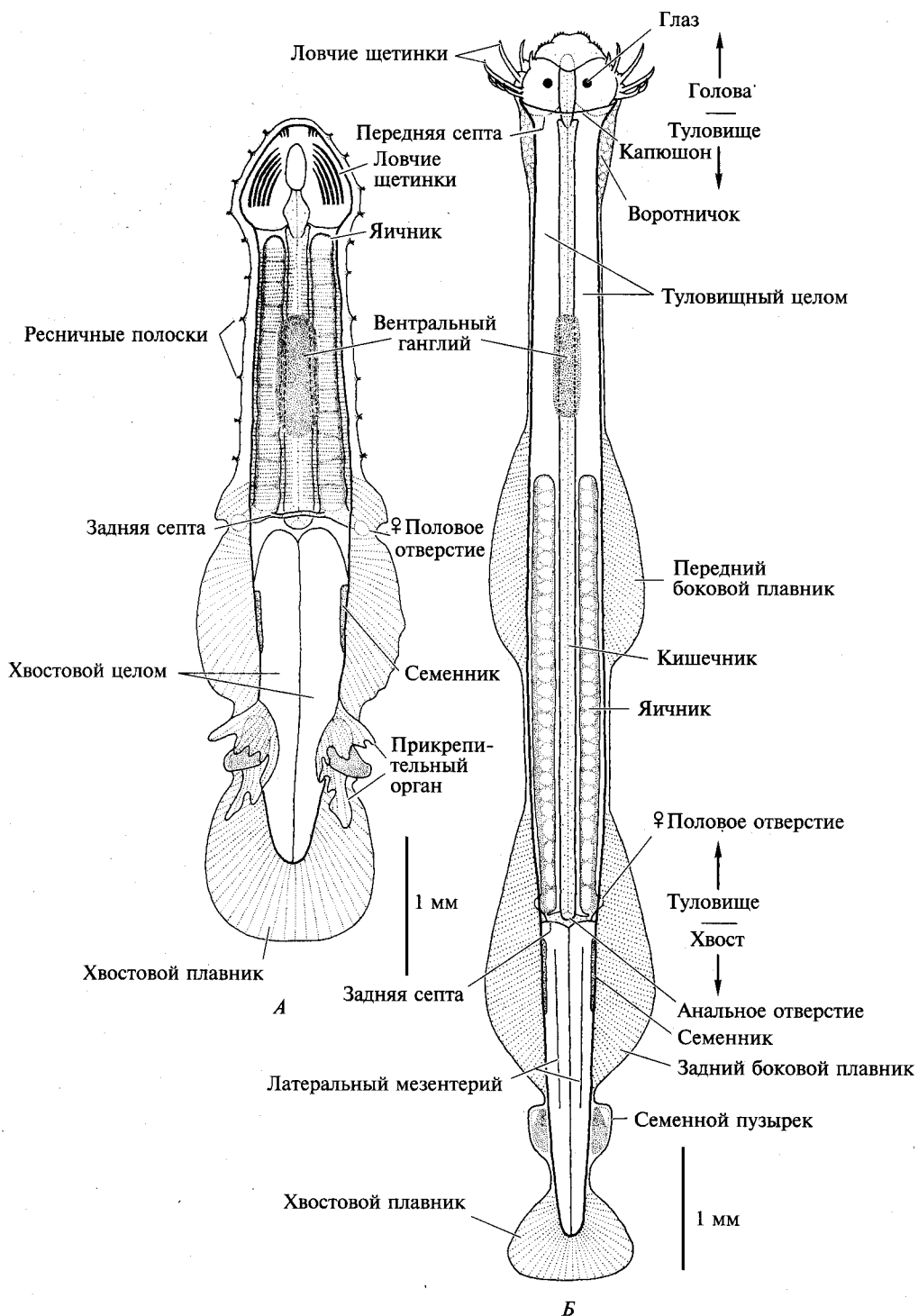
ФОРМА ТЕЛА И ФУНКЦИЯ

Морские стрелки поражают своей совершенной билатеральной симметрией. Тонкое тело разделено на голову, цилиндрическое туловище и уплощенный в спинно-брюшном направлении хвост. Снаружи граница между головой и туловищем отмечена тонкой шейкой, но изнутри отделы тела разделены септами (рис. 26.1). Септы располагаются на границах между головой и туловищем и между туловищем и хвостом.

Яйцеобразная голова несет на нижней стороне углубление, называемое **вестибулум**, которое ведет в вентральный рот (рис. 26.2). На каждой стороне головы и по бокам от преддверия расположен ряд из 4—14 больших, изогнутых, хватающих жертву **ловчих щетинок**, состоящих из α -хитина (рис. 26.1; 26.2). Эти щетинки полые и заполнены эпидермальными

Рис. 26.1. Анатомия Chaetognatha:

А — *Paraspadella gotoi* (вид с брюшной стороны); Б — *Adhesisagitta hispida* (вид со спинной стороны) (с изменениями из Shinn G. L. 1997. Chaetognatha. In Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 15. Hemichordata, Chaetognatha and the Invertebrate Chordates. Wiley-Liss, New York. Pp. 103—220. Печатаются с разрешения)



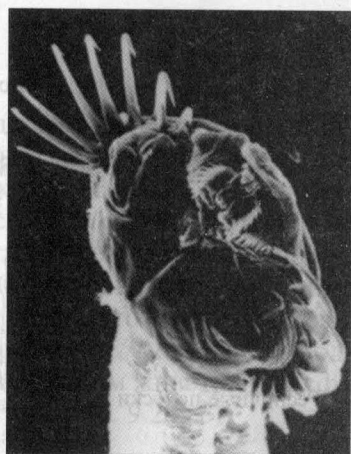


Рис. 26.2. Chaetognatha, анатомия головы:

А — *Parasagitta (Sagitta) elegans* — вид с брюшной стороны; Б — вид головы спереди и с брюшной стороны с оттянутым капюшоном, выставленными щетинками и зубами (выполненная на сканирующем электронном микроскопе микрофотография) (А — по Ritter-Zahony из Нуман, 1959. Перепечатывается с разрешения)

клетками (пульпа). Новые щетинки формируются на переднем конце каждого ряда и предположительно сбрасываются с заднего конца. Кпереди от щетинок и также по бокам от рта располагаются обычно один или два ряда коротких зубов. Щетинки и зубы используются для захвата добычи, введения в жертву яда и проталкивания добычи в рот. Пара глаз располагается сзади на спинной стороне головы (см. рис. 26.1, Б). У одного из видов каждая из 70—600 ретинальных клеток имеет собственный хрусталик. Все ретинальные клетки окружают большую центральную пигментную клетку и расходятся от нее. Более или менее радиальная симметрия глаза дает ему возможность определять ориентацию потока света, падающего в любом направлении, что является явным преимуществом для прозрачного животного. Цельная голова, несущая ловчие щетинки, в норме как чехлом

прикрыта складкой стенки тела — **капюшоном**, напоминающим крайнюю плоть (см. рис. 26.1, Б; 26.2, А). Капюшон быстро отдергивается, чтобы выставлять щетинки и зубы во время питания, а затем вновь растягивается над головой, чтобы придать ей обтекаемую форму при плавании.

Вытянутое туловище и хвост несут **латеральные плавники** (см. рис. 26.1; 26.3), каждый из которых имеет заметные плавниковые лучи. У многих морских стрелок имеется две пары латеральных плавников (см. рис. 26.1, Б), но большинство видов имеет лишь одну пару (см. рис. 26.1, А). Сзади большой веерообразный **каудальный плавник** окружает конец хвоста. Каждый плавник представляет собой складку эпидермиса, состоящую из верхнего и нижнего эпидермальных слоев, с внеклеточным матриксом между ними (рис. 26.3). **Плавниковые лучи** являются сосредоточениями внутриклеточ-

ных филаментов в специализированных эпидермальных клетках.

Стенка тела покрыта многослойным, или **стратифицированным, эпидермисом** толщиной от трех до пяти клеток, за исключением вентральной поверхности головы и внутренней поверхности капюшона (рис. 26.3). Кутикула имеется только на голове, где она формирует защитное покрытие на вентральной, латеральной и дорсальной поверхностях. (Кутикулярные пластинки выполняют также скелетную функцию — к ним крепится сложная и мощная мускулатура головы. — *Примеч. ред.*) Щетинки и зубы представляют собой местные специализации головной кутикулы. Несмотря на то

что туловищный и хвостовой эпидермис лишен кутикулы, цитоплазмы эпидермальных клеток, лежащих под поверхностью, заполнены многочисленными опорными волокнами (тонофиламентами), которые образуют единую систему и, перекрещиваясь, окружают тело. (Мощное развитие тонофиламентов внутри многослойного эпидермиса щетинкочелюстных делает его похожим на многослойный кератинизированный эпидермис позвоночных. — *Примеч. ред.*) Коллагеновые волокна в базальной мембране эпидермиса образуют две перекрещивающиеся спиральные системы, окружающие тело. Вместе с филаментами внутри клеток эпидермиса они, веро-

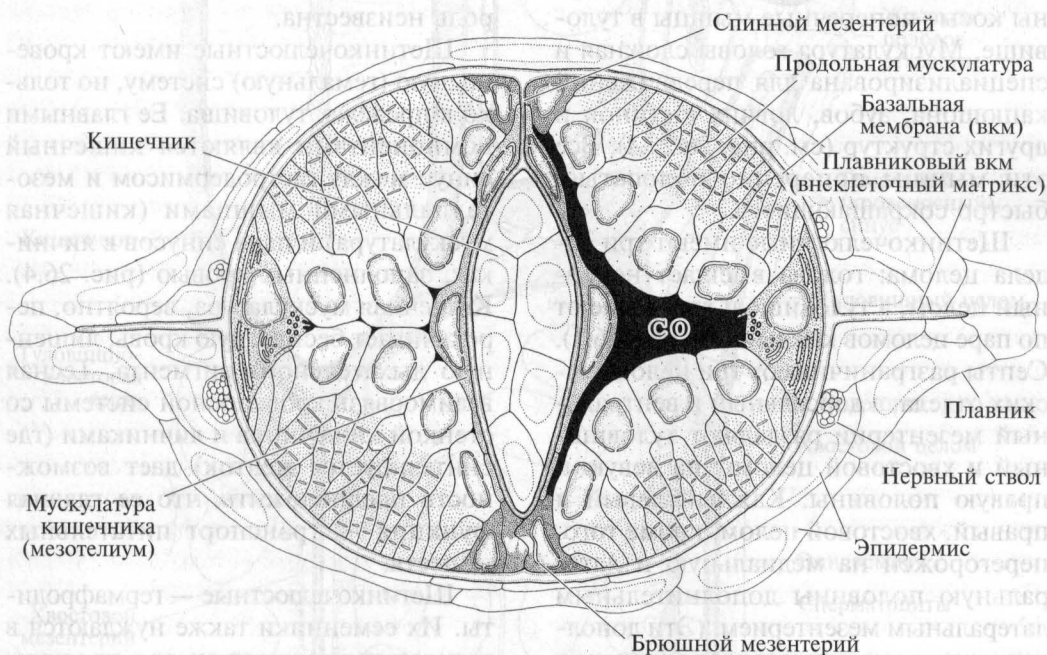


Рис. 26.3. Chaetognatha, анатомия и гистология.

Схема поперечного среза ювенильной особи *Adhesisagitta (Sagitta) hispida*, вылупившейся из яйца. Левая сторона демонстрирует более раннее состояние, когда полость целома еще не развита, а правая сторона демонстрирует стадию, на которой целомическая полость (co) уже возникает. Кровеносная система и перитонеум, покрывающий продольную мускулатуру, еще не сформировались (с упрощениями из Shinn G. L. 1997. *Chaetognatha*. In Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 15. Hemichordata, Chaetognatha and the Invertebrate Chordates. Wiley-Liss, New York. Pp. 103—220. Перепечатывается с разрешения)

ятно, обеспечивают жесткость стенки тела, противостоят разрывам, препятствуют перекручиванию и выполняют другие скелетные функции.

Под эпидермальной базальной мембраной туловища и хвоста располагается хорошо развитая продольная мускулатура, организованная в два дорсолатеральных и два вентролатеральных тяжа (см. рис. 26.3). Эти мышцы осуществляют плавательные волнообразные движения тела в спинно-брюшной плоскости. (В этой же плоскости изгибают тело круглые черви, с которыми иногда сравнивают щетинкочелюстных. — *Примеч. ред.*) У большинства видов имеются маленькие пучки продольных мышц в боковой стенке тела, а для некоторых характерны косые поперечные мышцы в туловище. Мускулатура головы сложная и специализирована для передвижений капюшона, зубов, ловчих щетинок и других структур (см. рис. 26.2, А). Все эти мышцы поперечно-полосатые, быстро сокращающиеся.

Щетинкочелюстные имеют три отдела целома: голова вмещает непарный целом, а туловище и хвост имеют по паре целомов каждый (см. рис. 26.1). Септы разграничивают три целомических отдела, а дорсальный и вентральный мезентерии разделяют туловищный и хвостовой целома на левую и правую половины. Каждый левый и правый, хвостовой целом, кроме того, перегороден на медиальную и латеральную половины дополнительным латеральным мезентерием. (Эти дополнительные мезентерии расположены в плоскостях, параллельных главному спинно-брюшному мезентерию. Таким образом, они расположены совсем не так, как латеральные мезентерии у форонид, брахиопод и полухордовых. — *Примеч. ред.*) Дополнительные мезентерии, однако, являются неполными

спереди и сзади, что позволяет потоку жидкости проходить между медиальной и латеральной камерами.

Целом выстлан мезотелиумом, который в разных участках специализирован в мышечные клетки (продольная мускулатура), мерцательные эпителиальные клетки и округлые эпителиально-мышечные клетки вокруг кишечника (см. рис. 26.3). Целомическая поверхность продольной мускулатуры покрыта тонким несократимым перитонеумом, который в других участках тела также отсутствует или является неполным. Мерцательные клетки создают циркуляцию в целомических полостях. Перитонеум отделяет продольные мышцы от целомической жидкости, но его функциональная роль неизвестна.

Щетинкочелюстные имеют кровеносную (гемальную) систему, но только в пределах туловища. Ее главными компонентами являются кишечный синус между гастродермисом и мезотелиальными мышцами (кишечная мускулатура) и пара синусов в яичниках, заполненных кровью (рис. 26.4). Кишечная мускулатура, вероятно, перекачивает бесцветную кровь, лишенную дыхательного пигмента. Тесная взаимосвязь кровеносной системы со стенкой кишечника и яичниками (где синтезируется желток) дает возможность предположить, что ее главная функция — транспорт питательных веществ.

Щетинкочелюстные — гермафродиты. Их семенники также нуждаются в питательных веществах для продуцирования спермы, но, как ни странно, они располагаются в хвостовом отделе, который лишен как кишечника, так и кровеносной системы. Как питательные вещества попадают сквозь туловищно-хвостовую септу в сперму, которая созревает в хвостовом целоме,

неизвестно, но существуют некоторые особенности, подсказывающие механизм этого процесса. Во-первых, кровь и хвостовая (но не туловищная) целомическая жидкость идентично окрашиваются при применении определенных гистологических красителей. Во-вторых, туловищно-хвостовая септа снабжена кровеносным синусом на своей передней поверхности и подоцитами на задней поверхности (рис. 26.4). Нали-

чие подоцитов говорит о том, что питательные вещества из крови могут в процессе фильтрации проходить через септу и проникать в целомическую жидкость хвоста для питания развивающихся мужских гамет (и хвостовых тканей).

Наличие целомических полостей, подоцитов и кровеносной системы предполагает существование у щетинкочелюстных метанефридиальной си-

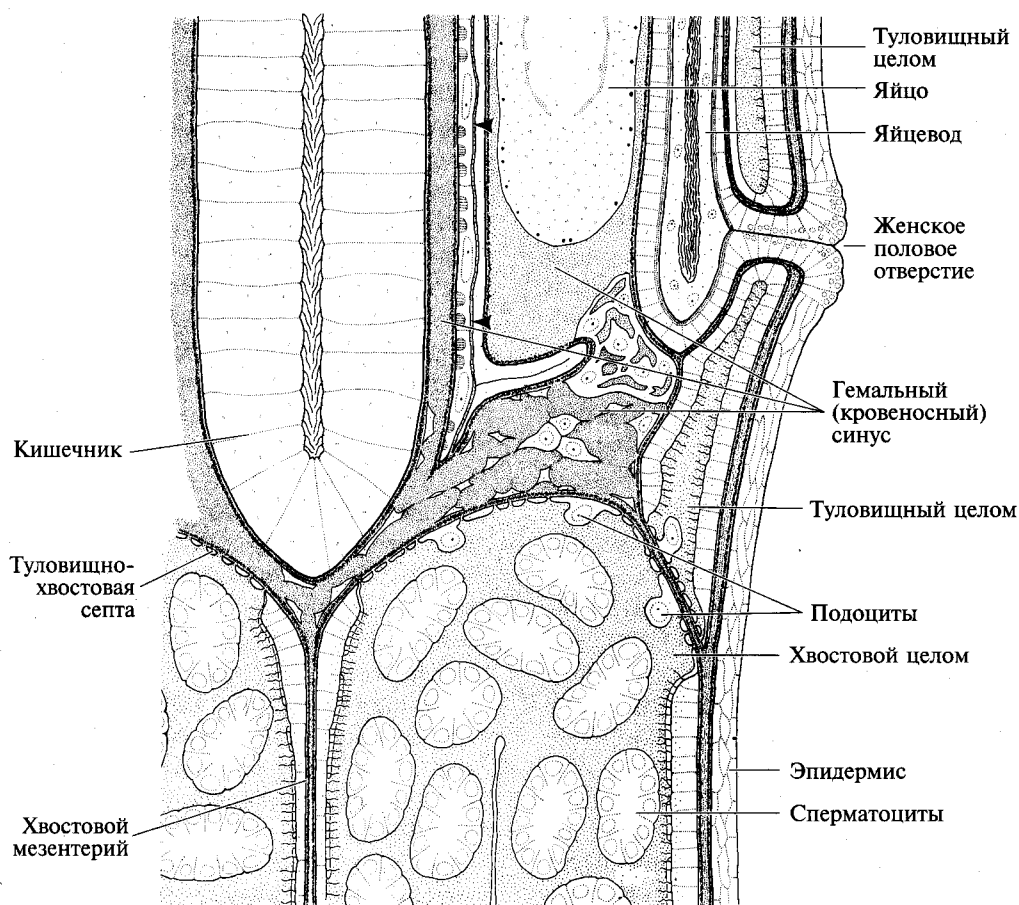


Рис. 26.4. Chaetognatha, анатомия и гистология.

Горизонтальный (фронтальный) срез *Adhesisagitta* (*Sagitta*) *hispida* на уровне туловищно-хвостовой септы. Слой фолликулярных клеток на яйце не показан (с упрощениями из Shinn G. L. 1997. *Chaetognatha*. In Harrison F. W. and Ruppert E. E. (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 15. Hemichordata, Chaetognatha and the Invertebrate Chordates. Wiley-Liss, New York. Pp. 103—220. Перепечатывается с разрешения)

стемы, но она не была обнаружена как и иные формы выделительных структур. По этой причине считается, что экскреция у морских стрелок осуществляется исключительно путем простой диффузии продуктов метаболизма из клеток и тканей. Если это верно, то щетинкочелюстные являются единственными взрослыми двусторонне-симметричными животными, лишенными специализированных выделительных органов и тканей. Кровеносный синус, подоциты и хвостовой целом могут быть частью метанефридиальной системы, объединенной с мужской репродуктивной системой. Если это так, то каждый покрытый ресничками семявыводящий проток, который переправляет сперму из целома к семенным пузырькам и наружу, соответствует метанефридиальному протоку. Подтверждением этой гипотезы является тот факт, что реабсорбция метаболитов, ключевая функция метанефридиев, происходит у щетинкочелюстных в семявыводящем протоке. Подобным же образом парные протоки яичников в туловище также могут быть видоизмененными метанефридиями.

Пищеварительный тракт представляет собой прямую, но специализированную по отделам трубку (см. рис. 26.1). Вентральный рот ведет в мускулистую железистую глотку, лишенную ресничек, которая пронизывает туловищно-головную септу, чтобы влиться в прямой, покрытый ресничками кишечник. Задний конец глотки у некоторых видов может формировать разросшуюся луковицу. Сплюснутый с боков кишечник простирается вдоль всей длины туловища до короткой, покрытой ресничками прямой кишки на заднем конце. Просвет кишечника сжат, кроме тех моментов, когда в нем находится пища. Анальное отверстие

расположено на брюшной стороне на уровне туловищно-хвостовой септы (см. рис. 26.1, Б).

Планктонные щетинкочелюстные, такие, как *Tenuisagitta setosa* и *Adhesisagitta hispida*, то плавают, то опускаются за счет изменения ориентации плавников, функционирующих как стабилизаторы. Когда тело опускается, продольные мышцы быстро сокращаются, осуществляя волнообразные движения в дорсовентральной плоскости, и животное быстро устремляется вперед. Это движение вперед следует за периодом пассивного погружения. У некоторых планктонных видов имеются специализации, способствующие неактивному плаванию. Например, у *Parasagitta elegans* увеличенные в размерах гастродермальные клетки, заполненные легким NH_4^+ , вытесняют целом. Бентосная *Spadella* прилепляется к донным объектам посредством специальных задних прикрепительных папилл, но она может при необходимости проплывать короткие расстояния.

Все морские стрелки плотоядные и питаются другими планктонными животными, в особенности копеподами, которых они обнаруживают по вибрациям. Таким образом, щетинкочелюстные имеют важное значение как промежуточное звено трофической цепи между первичными консументами и консументами более высоких порядков в море. Некоторые планктонные щетинкочелюстные потребляют молодь рыб и представителей других видов щетинкочелюстных такого же размера. Морские стрелки — ненасытные хищники. *Zonosagitta nage*, например, потребляет за день количество пищи, которое составляет 37 % от собственной массы хищника. Когда жертва проплывает рядом, морская стрелка резко изгибает тело и совер-

шает быстрый рывок, хватая добычу своими ловчими щетинками и пронзая ее зубами. Жертва склеивается слизистым секретом желез ротовой полости, а затем обездвиживается под влиянием тетродотоксина — мощного блокатора ионных каналов, который вырабатывают обитающие в ротовой полости бактерии. Добыча немедленно проглатывается и перед отправкой в кишечник окружается перитрофической мембраной для внеклеточного переваривания.

Нервная система щетинкочелюстных хорошо развита, ганглионизирована и расположена в эпидермисе. Выступающий церебральный ганглий располагается на дорсальной стороне головы, и от него отходит нервное кольцо, опоясывающее переднюю часть пищеварительной трубки, сразу за ртом. По бокам кольцо несет пару больших вестибулярных ганглиев, а вентрально — пару пищеводных ганглиев. Вестибулярные ганглии контролируют ловчие щетинки, тогда как пищеводные ганглии иннервируют мускулатуру кишечника. От каждой стороны церебрального ганглия нервные волокна тянутся назад к очень крупному брюшному ганглию в туловище (см. рис. 26.1). Многочисленные пары латеральных нервов выходят из вентрального ганглия и объединяются в обширную интраэпидермальную нервную сеть, которая иннервирует мускулатуру стенки тела и сенсорные реснички. Сенсорные реснички выступают над поверхностью тела и собраны в короткие веерообразные ряды — **ресничные полосы**, которые воспринимают передающиеся в воде вибрации (см. рис. 26.1, А). Некоторые ресничные полосы ориентированы параллельно, а другие — перпендикулярно к продольной оси тела.

С биомеханической точки зрения морские стрелки представляют собой относительно жесткие стержни, которые волнообразно движутся или изгибаются в спинно-брюшном направлении, но не укорачиваются вдоль продольной оси. Наиболее вероятно, что эта жесткость является следствием высокого тургорного давления целомической жидкости, которое сдерживается волокнами эпидермиса и базальной мембраны. Волокна ориентированы таким образом, что они препятствуют укорачиванию тела. Вакуолизированные эпидермальные клетки в воротниковом отделе некоторых видов могут также выполнять скелетные функции.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Все щетинкочелюстные являются гермафродитами с внутренним оплодотворением. Пара удлинённых яичников располагается в туловище, впереди от туловищно-хвостовой септы, а пара семенников лежит в хвосте, позади от септы (см. рис. 26.1). Сперма покидает семенники на стадии сперматогониев, и сперматогенез завершается в хвостовом целоме, из которого назад идет семявыводящий проток. Он оканчивается в семенном пузырьке в боковой стенке тела. После созревания сперма поступает в ресничную воронку семявыводящего протока и затем в семенной пузырек, в котором формируется единственный сперматофор. Сперматофор выводится через разрыв стенок семенного пузырька.

В яичнике яйца находятся в кровеносном синусе (см. рис. 26.4) и отграничиваются от крови только тонким (пористым) слоем фолликулярных клеток, пронизанным многочисленными отверстиями. Яйцевод проходит

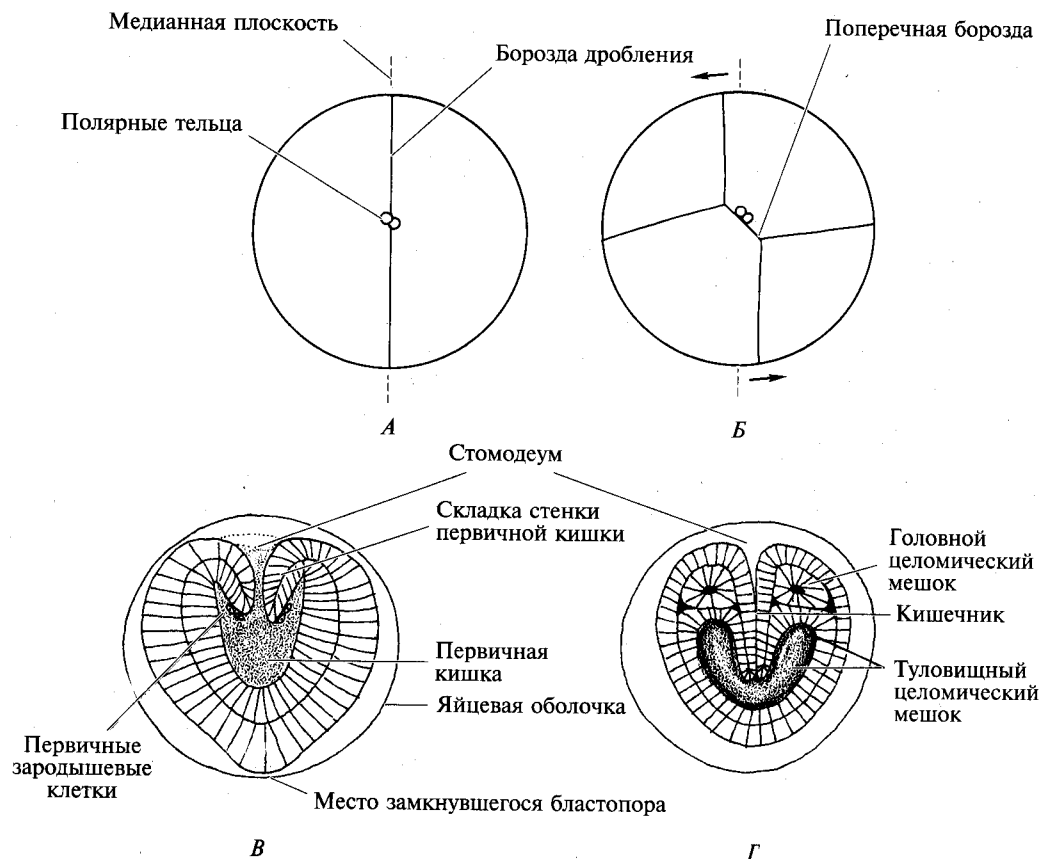


Рис. 26.5. Chaetognatha, развитие:

А — стадия двух бластомеров; Б — стадия четырех бластомеров (А, Б — вид с анимального полюса). Обозначена поперечная борозда, типичная для зародышей со спиральным дроблением (первичноротые). Незначительный сдвиг (указан стрелкой) против часовой стрелки (лейотропия) поперечной борозды также является типичным для зародышей со спиральным дроблением на стадии четырех клеток; В и Г — формирование целома (вид со спинной стороны) у зародыша *Sagitta* (вверху — передний конец, внизу — задний конец): В — образование складок стенки первичной кишки, которые растут назад и обособляют парные зачатки целома, Г — дальнейший рост складок назад и разграничение головного и туловищных целомических мешков и ранний морфогенез кишечника (А и Б — с изменениями из Shimotori and Goto, 2001; В и Г — по Burfield из Hyman, 1959)

вдоль латеральной стороны каждого яичника и открывается наружу двумя гонопорами, по одному на каждой стороне тела прямо перед туловищно-хвостовой септой (см. рис. 26.1; 26.4). Яйца не начинают созревать до тех пор, пока в хвостовом целоме не начнется сперматогенез.

Спаривание происходит после предварительного сигнального поведения,

которое позволяет партнерам распознать друг друга (возможно для того, чтобы не быть съеденным партнером). Когда контакт устанавливается, сперматофор выбрасывается из семенного пузырька и прикрепляется к поверхности тела партнера. Сперма покидает сперматофор, мигрирует в женские половые отверстия, проникает в яйцеводы и оплодотворяет яйца внутри.

В оптимальных условиях щетинкочелюстные совокупляются ежедневно и выводят оплодотворенные яйца через женские половые отверстия в толщу воды или прикрепляют их к морскому дну. Только представители рода *Eukrohnia* вынашивают яйца в специальных мешках, формирующихся за счет латеральных плавников. Оплодотворенные яйцеклетки окружены тонкой яйцевой оболочкой и желеобразным внешним слоем.

Развитие прямое, протекает быстро, и чаще всего через сутки миниатюрная морская стрелка выходит из яйца. Дробление полное и равномерное, оно приводит к образованию сферической целобластулы и может рассматриваться как радиальное. После второго деления два противоположных бластомера перемещаются по направлению к анимальному полюсу, а другие два перемещаются по направлению к вегетативному полюсу. Соприкосновение полярных бластомеров на каждом полюсе образует борозду, называемую поперечной бороздой (рис. 26.5, Б), которая типична для спирального дробления на стадии четырех клеток. Более того, при переходе от двух клеток к четырем во время второго деления два анимальных бластомера смещаются против часовой стрелки по отношению к бластомерам вегетативного полюса (рис. 26.5, А, Б). Это говорит о том, что митотические веретена, участвующие в этом делении, наклонены по отношению к анимально-вегетативной оси, что является еще одним отличительным признаком спирального дробления. Гастрюляция происходит за счет инвагинации, и бластоцель вытесняется впятившейся энтодермой. Билатеральные парные складки передней части стенки первичной кишки растут в заднем направлении, отделяя два латеральных целомических мешка от медиаль-

ной первичной кишки (рис. 26.5, В, Г). Таким образом, целом формируется за счет необычного варианта энтероцельного способа. Рот возникает на переднем конце зародыша, противоположном тому месту, где был бластопор.

ФИЛОГЕНИЯ СНАЕТОГНАТНА

Chaetognatha — это особый таксон Bilateria, представители которого обладают многими уникальными чертами (аутапоморфиям), такими, как ловчие щетинки, капюшон, ресничные перегородки, двухслойные латеральные плавники и стратифицированный эпидермис. Отсутствие отчетливых синапоморфий между Chaetognatha и какими-либо другими таксонами многоклеточных (за исключением самих Bilateria) приводило к тому, что долгое время их рассматривали как изолированную группу многоклеточных животных. Несмотря на это, систематики пытались проводить осторожные сравнения Chaetognatha с другими группами Bilateria, основываясь на тех или иных характерных особенностях, хотя гомология таких сопоставлений была сомнительна. Некоторые из этих особенностей говорят о родстве между щетинкочелюстными и первичноротыми. К ним среди прочих относятся головная кутикула из α -хитина, сбрасывание и замещение (возможно, линька?) щетинок, органы зрения, напоминающие сложные глаза, перитрофическая мембрана, дробление яйца, сходное со спиральным (вышеперечисленные признаки характерны для панартропод), и вентральный нервный центр (как у всех первичноротых). Расчленение целома на три отдела, энтероцельное формирование целома и вторичная закладка

рта (вторичноротость), однако, указывают на родственную связь с вторичноротыми. Наконец, целомическая организация тела с кровеносной системой и метанефридиями (если предположить, что гонодукты представляют собой видоизмененные метанефридии) — это признаки, которые ведут начало от общего предка Bilateria. Молекулярные исследования, базирующиеся на последовательностях 18S рДНК, продемонстрировали сестринскую связь между щетинкочелюстными и нематодами, но эти данные могут быть результатом артефакта, который получил название «притяжение длинных ветвей» (long-branch attraction). Таким образом, и молекулярная биология пока не дает определенных сведений.

Молекулярные филогении строятся на основе компьютерных программ, которые объединяют таксоны, базируясь на сходствах в последовательности нуклеотидов в генах. Поскольку такие последовательности содержат только четыре нуклеотида (А, Т, Ц и Г), а замещения могут происходить случайно, то две быстро развивающиеся родословные линии, в которых высока скорость замещения (в результате они и располагаются на «длинных ветвях»), имеют тенденцию к обладанию конвергентно сходными последовательностями и ошибочно объединяются. Такое ошибочно принимаемое филогенетическое родство, ложная гомоплазия называется «притяжением длинных ветвей».

ГЛАВА

27

ВВЕДЕНИЕ К ИЗУЧЕНИЮ ВТОРИЧНОРОТЫХ (DEUTEROSTOMIA). ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA^P)

ENTEROPNEUSTA^C

Форма тела

Целомы, мускулатура и локомоция

Скелет

Пищеварительная система и питание

Газообмен

Внутренний транспорт и экскреция

Нервная система

Воспроизведение и развитие

PTEROBRANCHIA^C

Форма и функции зооидов

Форма колонии и локомоция

Стенка тела и внутренняя организация

Пищеварительная система и питание

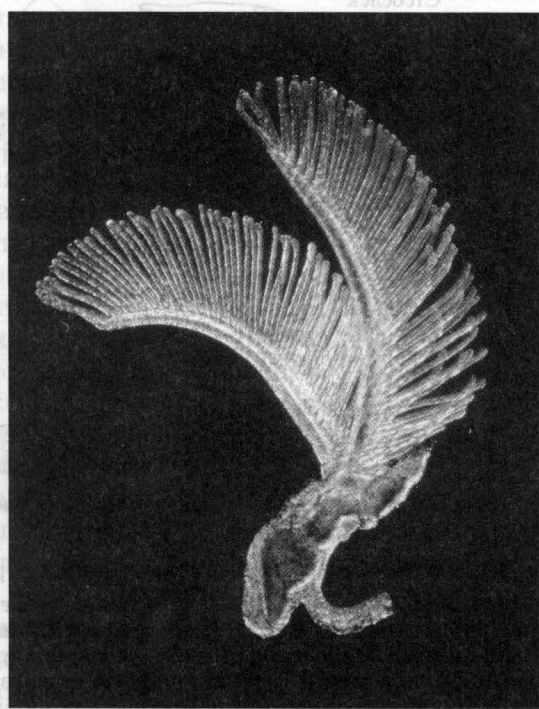
Воспроизведение и развитие

ФИЛОГЕНИЯ HEMICHORDATA И DEUTEROSTOMIA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

HEMICHORDATA

И DEUTEROSTOMIA



Вторичноротые, сестринский таксон первичноротых, включает кишечнодышащих и крыложаберных (Hemichordata; рис. 27.1), морских звезд и родственные им группы (Echinodermata), а также асцидий, ланцетников и позвоночных (Chordata). Ланцетники и позвоночные являются сегментированными животными, но считается, что исходно тело вторичноротых разделено на три отдела. Это передняя предротовая лопасть — **протосома**, средний отдел, несущий рот, — **мезосома** и туловище, которое несет кишечник и гонады, — **метасома**. Каждый из этих отделов содержит пару

целомов — **протоцель**, **мезоцель** и **метацель** соответственно (см. рис. 27.3, А; 27.5, В). Целомический мезотелий дифференцируется в мускулатуру, которая в примитивном случае состоит из эпителиально-мышечных клеток. Целомы образуют трубчатые выросты (**целомические дивертикулы**), которые тянутся от одних отделов тела в другие, образуя специализированные мышцы (см. далее), специализированную циркуляторную систему (подобно амбулакральной системе иглокожих) или другие системы органов. Примитивные вторичноротые, включающие полухордовых, имеют осевой

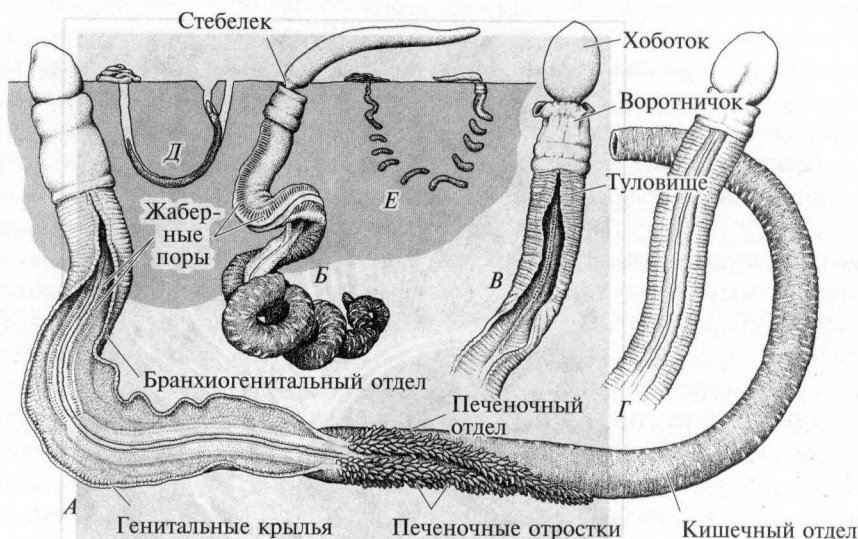


Рис. 27.1. Многообразие кишечнодышащих и строение их норок:

А — *Balanoglossus aurantiacus*; Б — *Saccoglossus (Dolichoglossus) kowalevskii*; В — *Ptychodera jamaicensis*; Г — *Schizocardium brasiliense*. Кишечный отдел *B. aurantiacus* показан более коротким по сравнению с тем, что имеет место в действительности; Д — *B. aurantiacus*: строение норки и положение при питании, слева направо — выделенные фекалии, пищевая воронка и вентиляционная шахта; Е — *Saccoglossus kowalevskii*: организация норки и положение при питании с хоботком, вытянутым по поверхности осадка. Норка винтообразная, туловище закручено по спирали (адаптировано из Ruppert E. E. and Fox R. S. 1988. *Seashore Animals of the Southeast*. University of South Carolina Press, Columbia. 429 pp.)

почечно-перикардиальный комплекс в протосоме. Почечно-перикардиальный комплекс является метанефридиальной системой, состоящей из сердца, перикардиальной полости, гломерулы, протоцеля и пары метанефридиев (см. рис. 27.3, А). Зигота вторичноротых претерпевает радиальное дробление, эмбриональный бластопор становится задним анусом, а рот формируется вторично на переднем конце (**deutero-stomia** = вторичноротые). Целомические полости у вторичноротых обычно возникают энтероцельно как наружные карманы первичной кишки (см. т. 2, рис. 9.23, Ж), однако у полухордовых встречаются и другие способы формирования целома (например, шизоцельный).

Полухордовые проявляют все необходимые черты (аутапоморфии) *Deuterostomia*, а также имеют одну уникальную структуру — медиальный непарный дивертикул передней кишки, который выдается в протоцель (непарный у полухордовых) и поддерживает почечно-перикардиальный комплекс. Этот дивертикул называется **стомохордом** (см. рис. 27.5). Сначала он рассматривался как рудиментарный нотохорд — структура, гомологичная хорде у *Chordata*, к которым относятся и позвоночные. В дополнение к стомохорду полухордовые имеют еще два признака, сближающие их с хордовыми. Первый — это наличие одной или нескольких пар жаберных щелей (так называют отверстия в стенке глотки независимо от их формы), которые проходят сквозь стенку тела и открываются наружу. Второй — это так называемый **воротничковый нервный тяж** (неврохорд; см. рис. 27.5, А) — короткий отрезок дорсального нервного тяжа, напоминающий дорсальную нервную трубку хордовых. Жаберные щели полухордовых, вероятно, гомо-

логичны таковым хордовых и могут рассматриваться как часть исходного плана строения вторичноротых животных. Что касается воротничкового нервного тяжа и стомохорда, то они выглядят уникальными апоморфиями самих полухордовых.

Hemichordata имеют две основные жизненные формы. Один вариант — это крупные червеобразные организмы — кишечнодышащие (*Enteropneusta*), одиночные организмы, населяющие мягкое морское дно на всех глубинах. Другой — это крыложаберные (*Pterobranchia*) — мшанкоподобные организмы, колонии которых растут на твердых морских субстратах и состоят из множества крошечных зооидов.

ENTEROPNEUSTA^C

В состав кишечнодышащих (*Enteropneusta*) входят 70 видов. Это главным образом представители бентоса небольших глубин, но несколько видов встречается в глубоких водах и в сообществах гидротермальных источников. Некоторые, такие, как виды рода *Ptychodera*, живут под камнями и раковинами, другие (как, например, виды родов *Saccoglossus* и *Balanoglossus*) строят выстланные слизью норки в иле и песке. Поверхность осадка в приливно-отливной зоне часто усеяна извитыми фекальными шнурами этих животных (см. рис. 27.4, Е). Для одного вида из Японского моря (его точное название пока не установлено) отмечена способность к плаванию.

ФОРМА ТЕЛА

Кишечнодышащие — большие, мягкие и легко рвущиеся животные, в большинстве своем имеющие длину



Рис. 27.2. Стенка тела полухордового.

Стенка тела лишена кутикулы и может быть как моноцилиарной (у крыложаберных), так и мультицилиарной (у кишечнодышащих). Целом выстлан мезотелием, который формирует мускулатуру; специализированный перитонеум отсутствует

10—45 см. *Saccoglossus kowalevskii* имеет длину 15 см, а схожий с ним *Balanoglossus aurantiacus* с юго-восточного побережья Соединенных Штатов Америки достигает 1 м (см. рис. 27.1, А). Самый большой из описанных кишечнодышащих *B. gigas*, распространенный от Бразилии до Северной Каролины, в длину превышает 2,5 м и строит норки длиной 3 м.

Имея дело с кривыми кишечнодышащими, трудно установить их длину, потому что их тело легко рвется на части, если брать его руками. В неповрежденном состоянии различаются три отдела цилиндрического тела — передний **хоботок** (протосома), короткий, средний **воротничок** (мезосома) и длинное **туловище** (метасома; см. рис. 27.1, В). Впрочем, туловище редко достается целым в руки исследователя.

Мускулистый хоботок обычно короткий и более или менее конический (см. рис. 27.1, А, В, С), но у *Saccoglossus* он длинный и тонкий (см. рис. 27.4, Б). Хоботок прикрепляется к воротничку со спинной стороны тонким, но крепким **стебельком** (см. рис. 27.1, Б). Воротничок представляет собой короткий цилиндр, который, открываясь спереди, формирует широкий рот (см. рис. 27.4, Д). Воротничок окружает и частично покрывает стебелек и задний

конец хоботка. У некоторых видов хоботок вместе с воротничком напоминают желудь и его плюску, отсюда английское название этой группы животных — «асогн worms» — кишечнодышащие.

Туловище, разделенное на зоны, составляет большую часть тела. Три зоны туловища (спереди назад) называются **бранхиогенитальным**, **печеночным** и **интестинальным** отделами. **Бранхиогенитальный отдел** несет два ряда **жаберных пор** (см. рис. 27.1, А). Жаберные поры представляют собой отверстия в стенке тела, открывающиеся наружу и сообщающиеся с внутренними глоточными жаберными щелями. По бокам от двух рядов жаберных пор располагаются также два невысоких, продольных генитальных гребня (как у *Saccoglossus*, *Schizocardium* и других) или же два (*Balanoglossus*, *Ptychodera*) или четыре (у *Stereobalanus*) широких, крыловидных **генитальных крыла** (см. рис. 27.1, А; 27.5, Б). Специализированный **печеночный отдел** следует за бранхиогенитальным отделом. У многих крупных видов он несет многочисленные пальцевидные полые выросты кишечника, называемые **печеночными отростками**. Поверхность тела выступает над печеночными отростками в виде двух рядов выростов на спинной стороне (см. рис. 27.1, А).

Печеночные отростки выстланы кишечным гастродермисом. Длинный цилиндрический **кишечный отдел** завершает туловище и тянется назад до терминального анального отверстия.

Эпидермис кишечнодышащих лишен кутикулы, несет реснички и короткие микроворсинки и богат железистыми клетками (рис. 27.2). Железистые клетки, которые особенно обильны на кончике хоботка и на воротничке, отвечают за секрецию слизистой оболочки тела. Некоторые железистые клетки продуцируют бромсодержащие соединения, которые придают животным сильный медицинский запах и могут защищать их от бактериальной инфекции или от жи-

вотных-хищников. Базальная мембрана и соединительно-тканная дерма лежат под эпидермисом, но дермальные волокна развиты и организованы не очень хорошо, с чем, возможно, связана хрупкость тела.

ЦЕЛОМЫ, МУСКУЛАТУРА И ЛОКОМОЦИЯ

Кишечнодышащие, подобно иглокожим и щетинкочелюстным, представляют собой трицеломических животных. Единственный непарный протоцель занимает хоботок, пара мезоцелей находится в воротничке и пара метацелей располагается в туловище

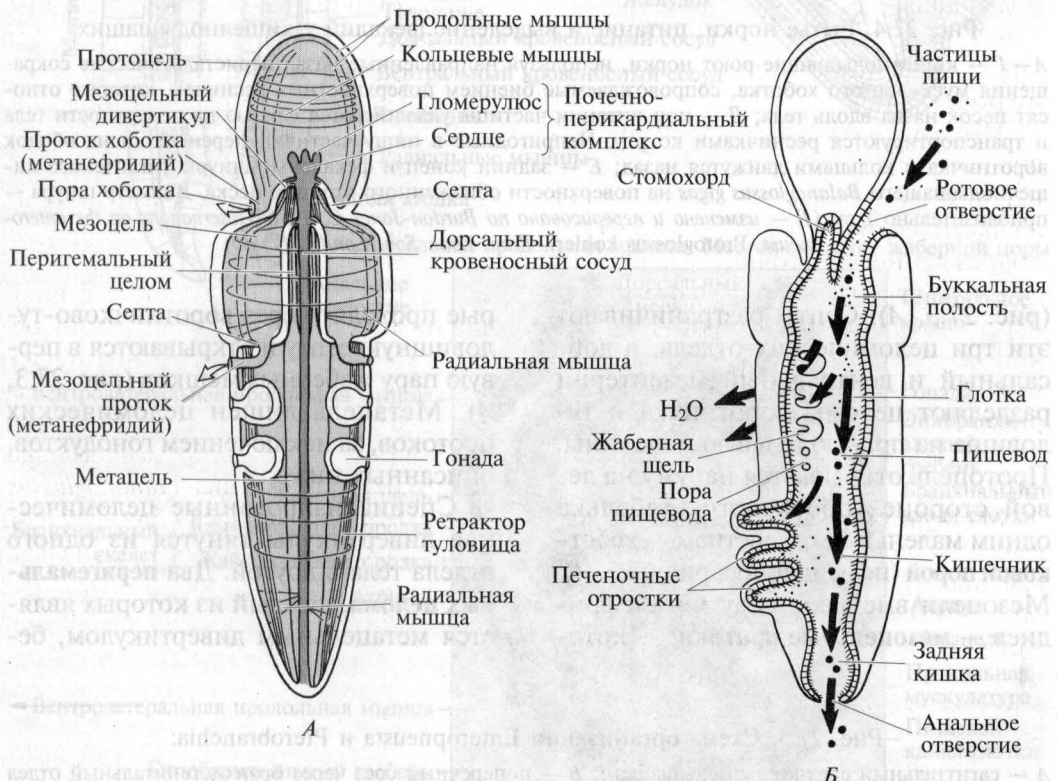


Рис. 27.3. Анатомия кишечнодышащих:

А — мышечная, кровеносная и целомическая системы (вид с дорсальной стороны); Б — пищеварительная система, показан путь пищи и удаление воды через глоточные жаберные щели

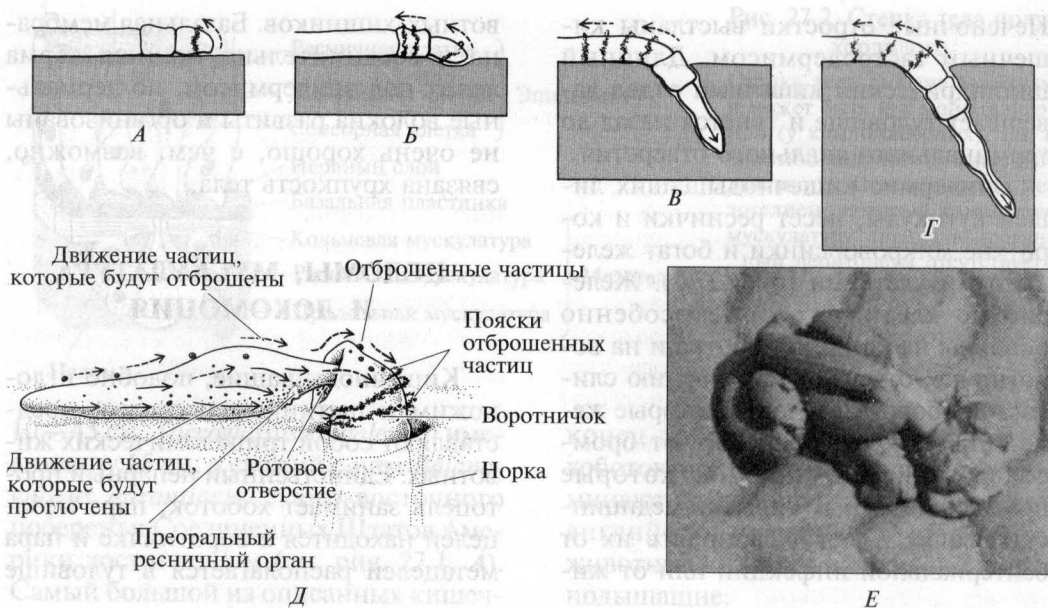


Рис. 27.4. Рытье норки, питание и выделение фекалий у кишечнорылающих:

А—Г — кишечнорылающие роют норки, используя направленные назад перистальтические сокращения мускулистого хоботка, сопровождаемые биением поверхностных ресничек, которые относятся песок назад вдоль тела; Д — при питании частицы улавливаются слизью на поверхности тела и транспортируются ресничками ко рту. Непригодные в пищу частички переносятся на ободок воротничка и кольцами движутся назад; Е — задний конец и фекальные шнуры гигантского кишечнорылающего *Balanoglossus gigas* на поверхности обнаженного отливом песка. Диаметр шнура — приблизительно 1 см (Е — изменено и перерисовано по Burdon-Jones C. 1956. Observations on the enteropneust, *Protoglossus kohleri*. Proc. Zool. Soc. Lond. 127: 35)

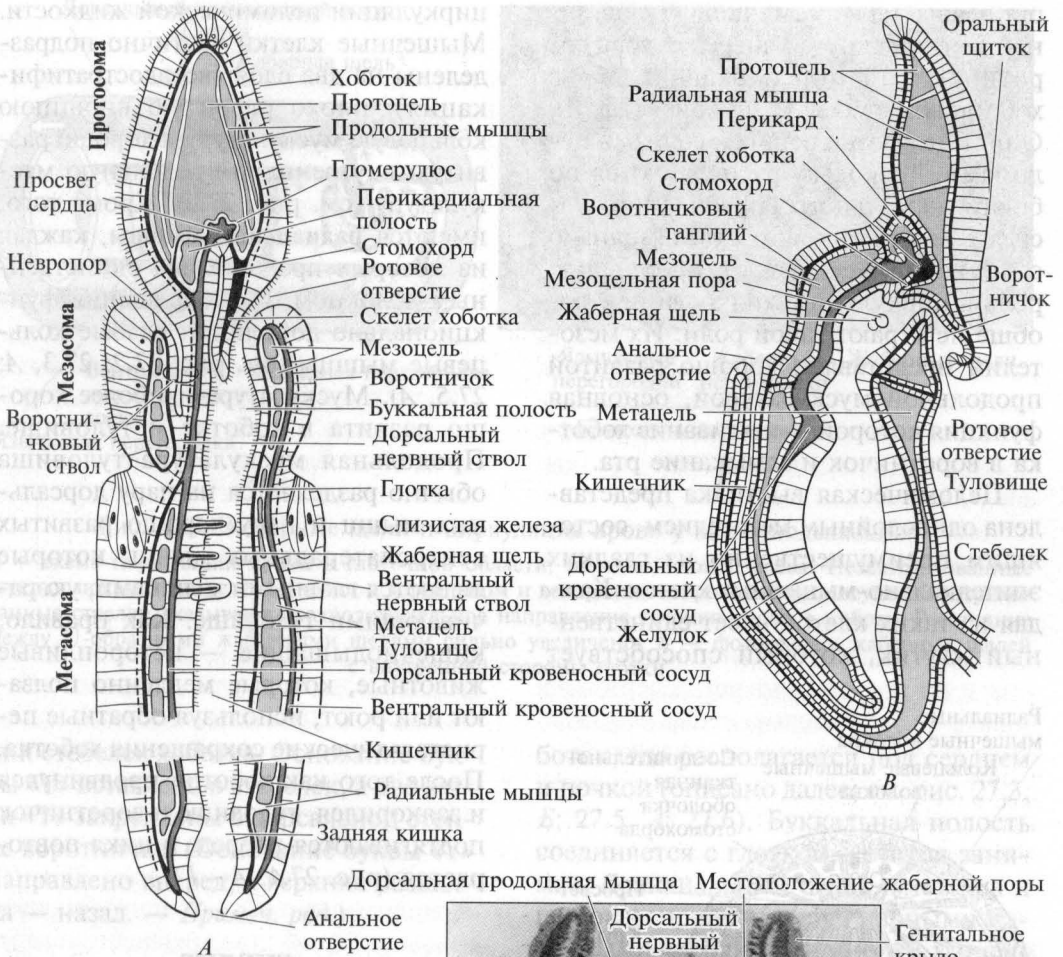
(рис. 27.3, А). Септы разграничивают эти три целомических отдела, а дорсальный и вентральный мезентерии разделяют целома воротничка и туловища на правую и левую половины. Протоцель открывается наружу на левой стороне хоботкового стебелька одним маленьким отверстием — **хоботковой порой** (нефридиопор; рис. 27.3, А). Мезоцели вмещают пару метанефридиев — **мезоцельные протоки**, — кото-

рые проходят через воротничково-туловищную септу и открываются в первую пару жаберных мешков (рис. 27.3, А). Метацель лишен целомических протоков, за исключением гонодуктов, описанных ниже.

Специализированные целомические дивертикулы тянутся из одного отдела тела в другой. Два **перигемальных целома**, каждый из которых является метацельным дивертикулом, бе-

Рис. 27.5. Схема организации Enteropneusta и Pterobranchia:

А — сагиттальный срез кишечнорылающего; Б — поперечный срез через бранхиогенитальный отдел (глотку) кишечнорылающего *Balanoglossus aurantiacus*. Жаберные поры на таком срезе видны быть не должны, однако они нарисованы для того, чтобы показать их положение. Стрелки указывают направление движения частиц пищи. Стенки глотки соприкасаются, но не сливаются друг с другом в месте перехода между бранхиальным и пищевым каналами; В — сагиттальный срез крыложаберного



рут начало на воротничково-туловищной септе и тянутся вперед сквозь воротничковый отдел, оканчиваясь в хоботковом стебельке (см. рис. 27.3, А). Они называются перигемальными целомами, поскольку располагаются по бокам дорсального кровеносного сосуда в воротничковом отделе, однако они, вероятно, играют небольшую роль в циркуляции жидкости или вообще не играют такой роли. Их мезотелий представлен хорошо развитой продольной мускулатурой, основная функция которой — втягивание хоботка в воротничок и замыкание рта.

Целомическая выстилка представлена однослойным мезотелием, состоящим преимущественно из гладких эпителиально-мышечных клеток. Каждая из таких клеток несет единственный жгутик, который способствует



Рис. 27.6. Схема поперечного среза стомохорда кишечноротовых.

Своей жесткостью стомохорд частично обязан внутриклеточным вакуолям и мышечным филаментам, однако основным скелетным элементом является сильно уплотненная часть внеклеточной соединительно-тканной оболочки — скелетный элемент хоботка. Он укрепляет соединение между хоботком и воротничком и вместе со стомохордом формирует жесткую платформу для поддержки сердца

циркуляции целомической жидкости. Мышечные клетки частично подразделены на два слоя (всевдостратификация): плохо развитую внешнюю кольцевую мускулатуру и хорошо развитую внутреннюю продольную мускулатуру (см. рис. 27.2). Кроме того, имеются **радиальные мышцы**, каждая из которых представлена единственным волокном. Их сокращения функционально дополняют слабые кольцевые мышцы (см. рис. 27.2; 27.3, А; 27.5, А). Мускулатура наиболее хорошо развита в хоботке и туловище. Продольная мускулатура туловища обычно разделяется на пару дорсальных мышц и пару хорошо развитых вентролатеральных мышц, которые являются главными мышцами, укорачивающими туловище. Как правило, кишечноротовые — неторопливые животные, которые медленно ползают или роют, используя обратные перистальтические сокращения хоботка. После того как хоботок продвинулся и закорился, туловище и воротничок подтягиваются вперед, и цикл повторяется (рис. 27.4, А—Г).

СКЕЛЕТ

В процессе движения мышцы находятся в антагонистических отношениях с жидкостью целома (которая выполняет функции жидкого скелета. — *Примеч. ред.*). В дополнение к целомическому жидкому скелету кишечноротовые обладают двумя специализированными жесткими, коллагеновыми скелетами — **бронхиальным скелетом** для поддержки глотки и жаберных щелей (рис. 27.5, Б; 27.7, Б) и **хоботковым скелетом** (рис. 27.5, А; 27.6). Последний представлен Y-образным элементом, который скрепляет хоботок с воротничком и укрепляет тон-

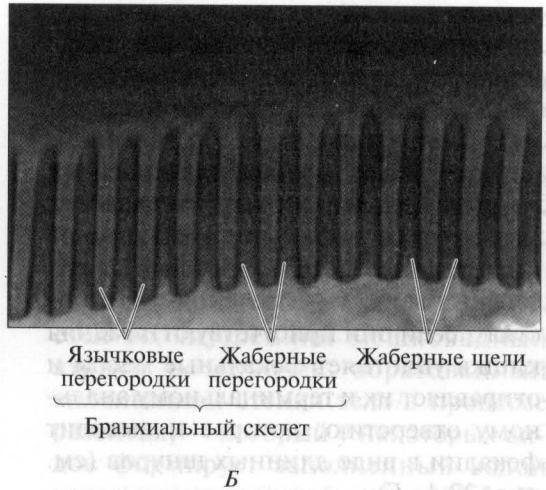


Рис. 27.7. Жаберные щели и циркуляция крови у кишечнодышащих:

А — схема циркуляции крови в глоточной области; передний конец слева. Незаштрихованные стрелки показывают течение крови в дорсальном и вентральном кровеносных сосудах. Заштрихованные стрелки указывают предположительное направление течения крови в жабрах. Расстояние между U-образными жаберными щелями сильно увеличено; Б — фотография жаберных щелей с внутренней стороны глотки

кий стебелек хоботка. Основание буквы «У» вставлено в стебелек, а две ветви «У» закреплены в дорсальной стенке воротничка. (Основание буквы «У» направлено вперед, а верхняя развилка — назад. — Примеч. ред.)

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

Пищеварительный тракт представляет собой прямую трубку, дифференцированную на несколько отделов (см. рис. 27.3, Б). Рот — широкое переднее отверстие цилиндрического воротничка — закрывается, когда хоботок втягивается назад (так пробка закрывает горлышко бутылки). Рот ведет в **буккальную полость** внутри воротничка (см. рис. 27.3, Б). Стомохорд выдается кпереди от середины дорсальной стенки буккальной полости, проходит через стебелек и входит в хо-

боток, где располагается под сердцем и почкой (описано далее; см. рис. 27.3, Б; 27.5, А; 27.6). Буккальная полость соединяется с глоткой, которая занимает бранхиальный отдел туловища и по бокам пронизывается парными жаберными щелями. У многих кишечнодышащих, таких, как виды *Balanoglossus* и *Ptychodera*, глотка разделена на верхний **бранхиальный канал** с жаберными щелями и респираторным водным течением и вентральный **пищевой канал**, по которому пища транспортируется назад, к пищеводу и кишечнику (см. рис. 27.5, Б).

Глотка соединяется с коротким пищеводом, в котором частички пищи смешиваются во слизь в слизистый шнур. У видов рода *Schizocardium* и родственных родов простые овальные **пищеводные поры** (предполагают, что они представляют собой гомологи упрощенных жаберных щелей. — Примеч. ред.), которые открываются из пище-

вода прямо в окружающую среду, способствуют удалению избытка воды из пищевого шнура (см. рис. 27.3, Б).

Остальная часть пищеварительно-го тракта — кишечник. Его передний, печеночный, отдел представляет собой участок внеклеточного пищеварения, за которым следует внутриклеточное пищеварение и складирование питательных веществ (в печеночных отростках, если они присутствуют). Задняя кишка уплотняет фекальные массы и отправляет их к терминальному анальному отверстию, которое и выводит фекалии в виде длинных шнуров (см. рис. 27.4, Е).

Кишечнодышащие могут питаться осадком, взвешенной в воде пищей или же и тем и другим. Роющие виды являются преимущественно потребителями осадков, они поглощают песок и ил и переваривают содержащее в них органическое вещество. Несколько видов высовывают хоботок из отверстия норки и собирают из воды взвешенный материал. Недавно описанный вид *Harrimania planktophilus* из северо-западной части Тихого океана является подземным потребителем взвешенной пищи.

У потребителей осадка детрит улавливается ресничным эпителием хоботка и ресничками транспортируется ко рту. Некоторая часть пищевого материала поступает в ротовое отверстие с вентральной стороны, проходя через неглубокий ресничный желобок — **преоральный ресничный орган (ПОРО)**, расположенный в задней части хоботка (см. рис. 27.4, Д). ПОРО улавливает мельчайшие частички и затем направляет их в рот. Частицы, не пригодные в пищу, переправляются назад вдоль воротника и туловища и затем отбрасываются (см. рис. 27.4, Д). Потребители взвешенной пищи улавливают взвешенный материал слизью

на хоботке, подобно потребителям осадков, однако создаваемый ресничками жаберных щелей поток воды транспортирует частицы пищи прямо в глотку. Как только частицы попадают в глотку, они прилипают к слизи, секретируемой глоточной выстилкой. Склеенные частицы по вентральной стороне транспортируются к глоточному пищевому каналу, если он присутствует (см. рис. 27.5, Б), или к вентральной срединной линии глотки (гипобранхиальный гребень). По пищевому каналу или по гипобранхиальному гребню слизь с крупинками пищи движется в пищевод благодаря биению ресничек.

Два обычных роющих кишечнодышащих — *Saccoglossus kowalevskii* (см. рис. 27.1, Б) и *Balanoglossus aurantiacus* (см. рис. 27.1, А) — обитают в U-образных норках и представляют собой потребителей поверхностных слоев осадка, однако способы питания у них явно различны. *Saccoglossus* вытягивает свой длинный хоботок из отверстия норки и направляет его радиально над поверхностью осадка (см. рис. 27.1, Е). В то время пока он вытянут, реснички на хоботке переправляют поверхностный детрит ко рту. После периода питания хоботок на некоторое время втягивается, а затем вновь вытягивается в новом направлении. В результате после нескольких циклов питания хоботок *Saccoglossus* образует вокруг входа в свою норку серию расходящихся лучами бороздок, напоминающую спицы колеса — **розетку питания**. У *Balanoglossus* норка в типичном случае имеет два поверхностных отверстия, а также третье углубление, напоминающее кратер, — **воронку питания**, которая лежит над головным концом норки (см. рис. 27.1, Д). Во время кормления *Balanoglossus* располагает свой хоботок у дна воронки

питания. Когда он удаляет песок из основания воронки, поверхностный детрит, богатый органическим веществом, падает в воронку и проглатывается животным. Таким образом, *Balanoglossus* способен питаться органическим поверхностным детритом, не покидая своей безопасной норки. Периодически *Saccoglossus* и *Balanoglossus* перемещаются в своих норках назад, выставляя анальное отверстие на поверхность и выдавливают скрученные фекальные массы (см. рис. 27.4, Е).

ГАЗООБМЕН

Глоточные жаберные щели представляют собой узкие U-образные отверстия в стенке глотки, которые выполняют функции газообмена, удаления избытка воды из заглоченной пищи и, у некоторых видов, участвуют в питании взвешенными частицами (см. рис. 27.5, А; 27.7). Количество щелей у разных видов варьирует от нескольких до 200 пар и более. Последовательное расположение парных жаберных щелей и сопутствующих им структур называется **браниомерией** (= жаберные сегменты).

Жаберные щели изнутри опираются на жесткий коллагеновый браниальный скелет. Скелет состоит из серии жаберных перегородок, перемежающихся с язычковыми перегородками. Каждая **жаберная перегородка**, имеющая форму шпильки, поддерживает жаберную щель сбоку и окружает ее с дорсальной стороны наподобие арки. **Язычковая перегородка** представляет собой вырост, направленный вниз от дорсальной арки жаберной перегородки, который разделяет изначально овальную жаберную щель, придавая ей U-образную форму (см. рис. 27.7, А, Б). У многих видов, но не у *Saccoglossus*,

поперечные пластинки, называемые **синаптикулами**, перекрывают жаберную щель и соединяют жаберную и язычковую перегородки. Синаптикулы помогают поддерживать жаберные щели открытыми и пронизаны кровеносными сосудами подобно жаберным аркам и язычковым перегородкам.

Каждая жаберная щель открывается во внутренний мешковидный **атриум** — мешочек, образованный впячиванием стенки тела в процессе развития, — который у некоторых видов формирует заполненный водой чехол вокруг глотки (см. рис. 27.5, Б). У большинства видов каждый атриальный мешочек открывается наружу дорсолатеральной жаберной порой. Жаберные поры располагаются продольными рядами на каждой стороне тела. Стенки жаберных щелей покрыты ресничками и содержат сплетение кровеносных сосудов, участвующих в газообмене. Целомическая поверхность некоторых жаберных сосудов несет подоциты (см. «Внутренний транспорт и экскреция»). Биение ресничек жаберных щелей генерирует ток воды, которая поступает в рот и глотку, а затем выходит через жаберные щели, атриумы и жаберные поры.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ И ЭКСКРЕЦИЯ

Кровеносная система кишечнодышащих (и полухордовых в целом) состоит из переднего сердца и двух главных сокращающихся сосудов — дорсального кровеносного сосуда, несущего бесцветную кровь вперед, и вентрального кровеносного сосуда, транспортирующего ее назад. Более мелкие сосуды снабжают стенку тела, жаберные щели и крупные органы.

Сердце располагается в задней части протоцеля (см. рис. 27.3, А). Снизу оно поддерживается стомохордом, а сверху испытывает давление мышечной стенки сократимой целомической полости — перикарда (см. рис. 27.5, А). Стомохорд представляет собой своего рода полужесткую платформу, к которой прижимается сердце за счет сокращения поперечно исчерченной мускулатуры перикарда. При этом кровь поступает сзади в просвет между стомохордом и перикардом (этот просвет и представляет собой полость сердца. — *Примеч. ред.*). Кровь выталкивается из сердца медленными (приблизительно 6 ударов в 1 мин) сокращениями мускулатуры перикарда. Из сердца кровь течет в выносящие сосуды и транспортируется к другим участкам, а также в многочисленные, слепо замкнутые складки стенки сердца. Эти заполненные кровью складки формируют **гломерулюс** (см. рис. 27.3, А; 27.5, А) и очень сильно увеличивают площадь поверхности сердца, контактирующей с жидкостью протоцеля. Стенка гломерулюса состоит из подоцитов. Когда сердце сокращается, кровь профильтровывается сквозь стенку сердца в протоцель, образуя первичную мочу, которая видоизменяется эпителиально-мышечными клетками мезотелия. Затем моча выходит из протоцеля наружу по хоботовому протоку (метанефридий) и пору на левой стороне хоботкового стебелька (см. рис. 27.3, А). Некоторые кишечнодышащие обладают билатерально-симметричной парой протоков и парой пор на стебельке.

Пара ресничных мезоцельных протоков (метанефридии) открываются в первые жаберные мешки и выводят мезоцельную жидкость во внешнюю среду, однако какой-то определенный участок, ответственный за фильтрацию

крови, здесь до сих пор не найден (см. рис. 27.3, А). Парные метацили туловища лишены метанефридиев, однако мезотелиальные подоциты встречаются в кровеносных сосудах жаберных перегородок. Слой подоцитов отделяет кровь от жидкости туловищного целома. Лишенные метанефридиальных выводных отверстий, эти **бранхиомерные подоциты**, вероятно, обеспечивают доставку ультрафильтрата крови, содержащего питательные вещества, к туловищной мускулатуре через целомическую жидкость или участвуют в ионной регуляции. Физиология экскреции у полухордовых нуждается в дальнейшем изучении.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Взрослые кишечнодышащие лишены органов чувств (единственный вероятный орган чувств — это преоральный ресничный орган, строение которого до сих пор не изучено. — *Примеч. ред.*) и имеют более или менее децентрализованную нервную систему. Все описанные сенсорные структуры представлены отдельными сенсорными ресничками, которые широко разбросаны в эпидермисе. Оформленный мозговой ганглий отсутствует. ЦНС состоит из внутриэпидермальных дорсального и вентрального нервных стволов (см. рис. 27.5, А, Б), которые через определенные промежутки связаны друг с другом периферическими нервными кольцами. Все эти нервные структуры связаны между собой периферическим нервным сплетением в толще эпидермиса и в стенке кишечника. В туловище главной функцией дорсального ствола является иннервация двух небольших дорсальных продольных мышц, тогда как более крупный вентральный ствол иннервирует

лучше развитую вентролатеральную пару продольных мышц. В коротком воротничковом отделе дорсальный ствол соединяется с более или менее полным субэпидермальным воротничковым стволом (неврохорд; см. рис. 27.5, А). Полость воротничкового ствола, когда она имеется, открывается наружу передним отверстием — **невропором**, расположенным на дорсальном крае воротничка (см. рис. 27.5, А). Нейроны воротничкового ствола ответственны за проведение возбуждения между хоботком и туловищем, однако некоторые из них иннервируют мускулатуру перигемальных целомов (см. ранее). Эта специализированная мускулатура, находящаяся в прямом контакте с воротничковым нервным стволом, стягивает хоботок в воротничок. В полости воротничкового ствола встречаются ресничные сенсорные клетки, функция которых неизвестна.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Большинство кишечнодышащих часто разрываются или распадаются на куски, если брать их в руки, а также могут легко повреждаться в естественных условиях. Например, атлантическая сверлящая улитка *Terebra dislocata* задерживается на песочных фекальных холмиках *Balanoglossus aurantiacus*. Когда «червь» выставляет свой нежный задний кончик для дефекации, улитка откусывает от него кусочек и поедает. Кишечнодышащие легко регенерируют поврежденные участки, у представителей нескольких таксонов (включая виды родов *Glossobalanus* и *Balanoglossus*) отмечена способность к клональной репродукции за счет фрагментации.

Кишечнодышащие — раздельнополые животные, которые выводят яйца

и сперму в окружающую морскую воду (или в свои норки), где осуществляется оплодотворение. Многочисленные мешкообразные гонады располагаются в соединительно-тканном пространстве генитальных гребней или генитальных крыльев (см. рис. 27.3, А; 27.5, В). Каждый мешочек имеет собственный проток к поверхности тела и пору. Мужские гонады зачастую оранжевые, а женские гонады бледно-лиловые (как цветки лаванды) или серые. Раннее развитие зиготы и судьба бластопора следуют общему для вторичноротых типу (рис. 27.8, Д, Е). Мезодерма и целомические полости берут начало от первичной кишки, однако у *Enteropneusta* представлены все способы закладки целома — энтероцельный, шизоцельный и другие в различных комбинациях в зависимости от вида.

Несколько таксонов, такие, как виды рода *Saccoglossus*, обладают крупными, богатыми желтком яйцами, развивающимися в короткоживущих лецитотрофных личинок, которые быстро оседают и подвергаются метаморфозу (рис. 27.8, А—Г). Только что осевшая ювениль *Saccoglossus* имеет длинный **постанальный хвост**, напоминающий стебелек крыложаберных (рис. 27.8, Г; см. далее), который помогает заякориться в песке. Большинство кишечнодышащих, однако, обладает мелкими, бедными желтком яйцами, развивающихся в прозрачных долгоживущих планктотрофных личинок, которых называют **торнариями** (рис. 27.8, Ж). В дополнение к извитой циркуморальной полоске ресничек, служащих для питания взвешенной пищей, у них имеется заднее кольцо мультицилиарных клеток — телотрох, используемое для локомоции (рис. 27.8, Ж).

Анатомия торнарии удивительно схожа с анатомией некоторых личи-

нок иглокожих (диплеврул) и представляет главное морфологическое доказательство в пользу эволюционной связи между полухордовыми и иглокожими. Как и многие личинки иглокожих, торнария обладает передним протоцелем, от которого тянется короткий **поровый канал** к **гидропору** слева от дорсальной срединной линии (рис. 27.8, Ж). Эти структуры вместе с небольшим пульсирующим пузырьком (предположительно, перикардом) формируют личиночный нефридий и представляют собой эмбриональный зачаток почечно-перикардального комплекса взрослых.

PTEROBRANCHIA^C

Крыложаберные (Pterobranchia) представляют собой колониальных полухордовых, обитающих в трубочках, которые присоединяются к твердым субстратам и внешне напоминают мшанок и гидроидных. Как и у представителей этих двух таксонов, зооиды крыложаберных маленькие, с телами, не превышающими в длину 5 мм (*Cephalodiscus*), а многие виды менее 1 мм. Несмотря на небольшие размеры зооидов, строение крыложаберных подобно таковому у их более крупных родственников — кишечнодыша-

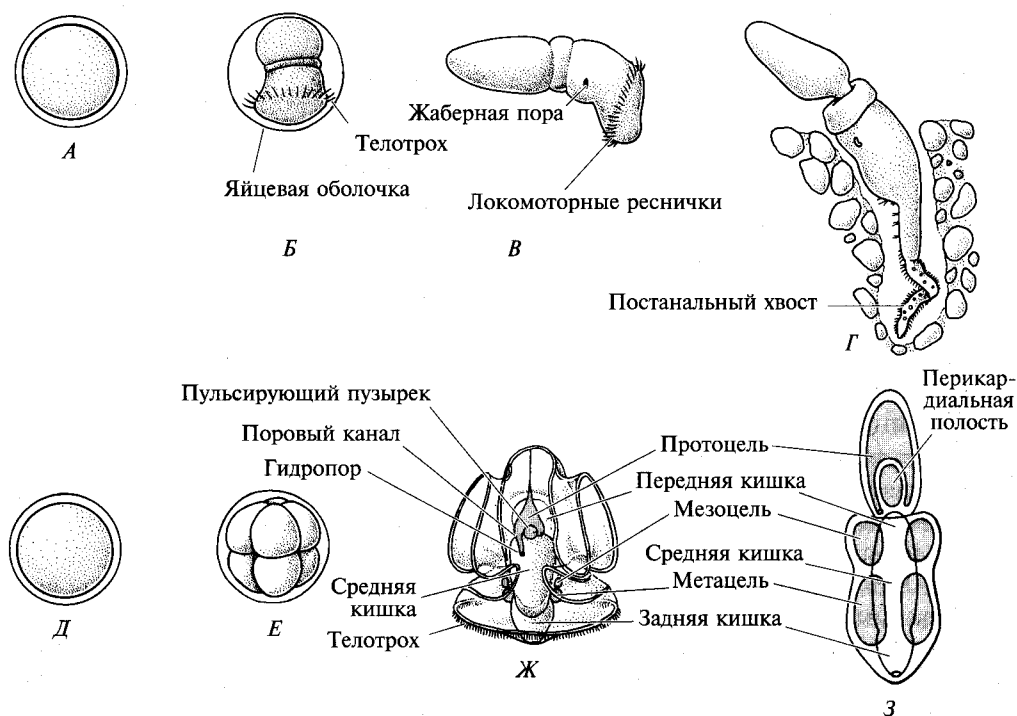


Рис. 27.8. Развитие кишечнодышащих:

А—Г — не прямое развитие у *Saccoglossus kowalevskii*. Крупные, богатые желтком яйца этого вида развиваются в короткоживущих лещитотрофных плавающих личинок (В). После оседания (Г) ювенильная особь развивает постанальный хвост; Д и Е — не прямое развитие у *Schizocardium brasiliense*. Маленькие, бедные желтком яйца развиваются в долгоживущих планктотрофных личинок, называемых торнариями (Ж), перед тем как подвергнуться быстрому метаморфозу, в результате которого формируется молодой червь (З) (Г — перепечатано по Burdon-Jones С. 1952. *Development and biology of the larva of Saccoglossus horsti*. Roy. Soc. Lond. B. 236: 553—590)

ших. В связи с этим в следующих разделах будут описываться только отличительные черты крыложаберных.

Крыложаберных изредка находят в неглубоких водах на поверхностях раковин и камней. Чаще они обнаруживаются в глубоких водах, много находок сделано в морях вокруг Антарктики. Появляется, однако, все больше и больше свидетельств того, что крыложаберные широко распространены на мелководьях тропических и умеренных морей, включая побережье Флориды и Бермуд, но их нелегко заметить. Известно 22 вида крыложаберных, которые принадлежат к трем ро-

дам: *Cephalodiscus*, *Atubaria* и *Rhabdopleura*. Лишенная трубочки *Atubaria*, однако, сильно напоминает зооид *Cephalodiscus*, который оказался вне своей трубочки, как это часто делают зооиды *Cephalodiscus*. *Atubaria* была найдена только один раз на глубине от 200 до 300 м у побережья Японии.

ФОРМА И ФУНКЦИИ ЗООИДОВ

Каждый трехраздельный зооид состоит из переднего орального щитка (протосомы), короткого воротничка

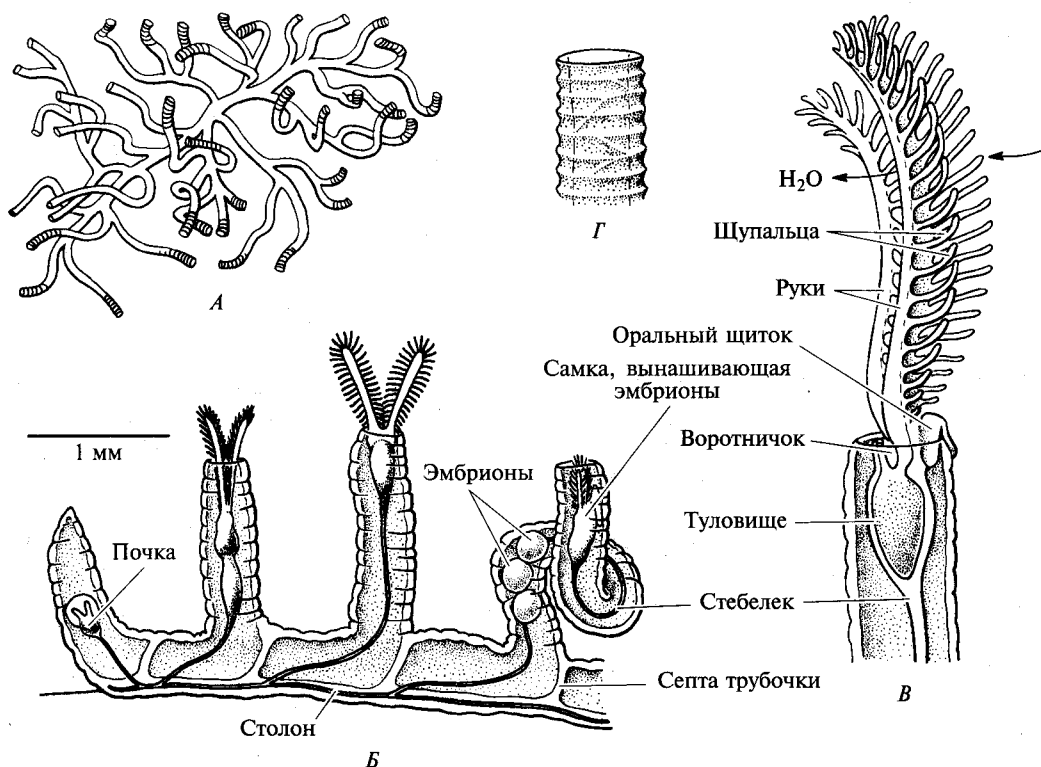
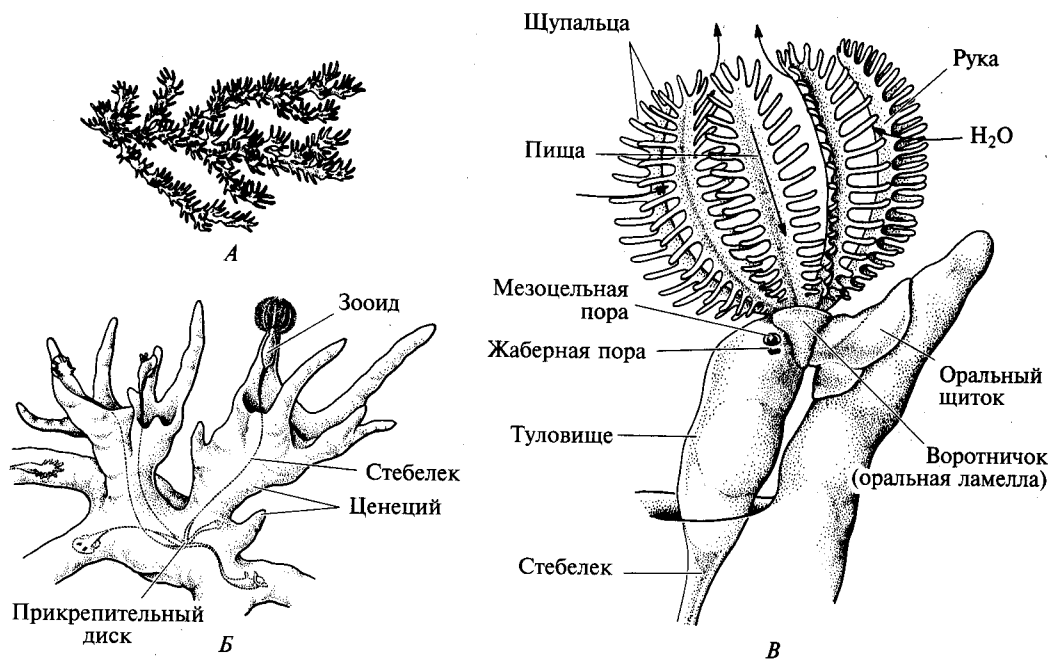


Рис. 27.9. Крыложаберное *Rhabdopleura*:

А и Б — строение колоний; В — положение зооида при питании с оральным щитком, завернутым за край трубочки. Пока зооид находится в таком положении, оральный щиток секретирует новую секцию трубочки; несколько из них показано на рис. Г (А — перерисовано по van der Horst C.J. 1939. *Hemichordata*. In Bronn H.C. (Ed.): *Kl. Ord. Tierreichs*. 4: 1—735)

Рис. 27.10. Крыложаберное *Cephalodiscus*:

А и Б — строение колоний. Зооиды высовываются из отверстий в ценоции и поднимаются на кончики ветвей ценоция во время питания (Б). Ползущий зооид в левой части рис. Б живет в общем ценоции, однако он принадлежит к другой колонии, чем группа особей в центре рисунка; В — положение зооида при питании (А — изменено и перерисовано из van der Horst C. J. 1939. Hemichordata. In Bronn H. C. (Ed.): Kl. Ord. Tierreichs. 4: 1—735; Б и В — изменено и перерисовано по Lester S. M. 1985. *Cephalodiscus* sp. (Hemichordata: Pterobranchia): Observations of functional morphology, behavior and occurrence in shallow water around Bermuda. Mar. Biol. 85: 263—268)

(мезосомы) и мешкообразного туловища (метасомы) (рис. 27.9, В; см. рис. 27.5, В). Широкий **оральный щиток** представляет собой дисковидную, железистую ползательную «подошву», на которой зооид скользит по внутренней поверхности своей трубочки. Короткий воротничковый отдел дорсально несет две или более **рук**, каждая — с перисто-расположенными щупальцами. У *Cephalodiscus* от 2 до 18 рук, в зависимости от размера тела и вида, радиально расходятся от воротничка, формируя над зооидом сферическую корзинку (рис. 27.10, В), тогда как у *Rhabdopleura* (см. рис. 27.9, В) две длинные руки поддерживаются вертикально в форме буквы V над отвер-

стием трубочки. Эти две руки со своими щупальцами, поднимаясь от плечевидного воротничка, напоминают крылья ангела, благодаря чему группа и получила свое английское название «sea angels» — «морские ангелы». Пара покрытых ресничками воротничковых складок — **оральных ламелл** — располагается в основании рук: по одной ламелле с каждой стороны от ротового отверстия (рис. 27.10, В). Пара крупных, снабженных клапанами ресничных пор — **мезоцельных пор**, по одной в каждом из парных воротничковых целомов, — открывается латерально на границе между воротничком и туловищем (рис. 27.10, В). В дополнение у *Cephalodiscus* имеется одна пара жабер-

ных отверстий, которые открываются непосредственно возле мезоцельных пор. Поверхностные жаберные отверстия соответствуют паре округлых жаберных щелей в стенке глотки, однако крыложаберные лишены атриума между щелями и отверстиями. У *Rhabdopleura* жаберные щели (и соответствующие отверстия) отсутствуют. С вентральной стороны туловище несет мускулистый **стебелек**, сокращения которого обеспечивают быстрое втягивание зооидов в их трубочки. Стебельки соединяют отдельные зооиды в колонию (см. рис. 27.5, В; 27.9, Б; 27.10, Б, В).

ФОРМА КОЛОНИИ И ЛОКОМОЦИЯ

Колонии крыложаберных включают различное число зоидов (от нескольких особей до многих сотен). Колонии обитают в сети кутикулярных трубочек, называемой **ценоций**, которая секретируется железистыми клетками на оральных щитках зооидов. У *Rhabdopleura* ценоций представлен сетью распростертых на субстрате трубочек, от которых поднимаются неразветвленные вертикальные трубочки, каждая из которых снабжена простым округлым отверстием и занята одиночным зооидом (рис. 27.9, А, Б). Зооиды отделены друг от друга ценоциальными перегородками, называемыми **трубочковыми септами**, через которые проходит нитевидный стolon живой ткани, соединяющий зооиды (рис. 27.9, Б). Новые зооиды «отпочковываются» от stolона. Большинство колоний *Rhabdopleura* имеет в диаметре от 1 до 25 см и от 5 до 10 мм в высоту.

Ценоций некоторых видов *Cephalodiscus* напоминает таковой у *Rhabdopleura*, но обычно он крупнее (рис. 27.10, А). У других видов того же рода ценоций

представляет собой овальную массу, напоминающую взбитый пирог, которая достигает 30 см в диаметре и 10 см в высоту. Отверстия трубочек могут иметь гладкие, округлые края, как у *Rhabdopleura* (см. рис. 27.9, Г), однако у многих видов край несет один или множество длинных шипов, на которые зооиды опираются во время питания (см. рис. 27.10, Б, В). Один и тот же ценоций *Cephalodiscus* заселен несколькими группами (колониями) зооидов, которые не связаны друг с другом. Таким образом, единственный ценоций *Cephalodiscus* служит убежищем для целой агрегации колоний. Не известно, связаны ли эти колонии генетически. Стебельки зооидов в каждом скоплении соединяются в общий **прикрепительный диск**, который заякоривает их внутри трубочки (рис. 27.10, Б).

Отдельные зооиды передвигаются внутри трубки, а также по ценоцию, скользя на ресничной вентральной поверхности орального щитка. При этом они остаются связанными со stolоном (у *Rhabdopleura*) или с прикрепительным диском (у *Cephalodiscus*) при помощи своих стебельков, которые могут растягиваться в 10 раз по сравнению с длиной в сокращенном состоянии. Прикрепительный диск колонии *Cephalodiscus* способен передвигаться, скользя по поверхности ценоция и увлекая за собой зооиды. В определенных условиях прикрепительный диск и связанные с ним зооиды оставляют ценоций, переползают по субстрату и секретируют новый ценоций.

СТЕНКА ТЕЛА И ВНУТРЕННЯЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Стенка тела крыложаберных похожа на таковую у кишечнодышащих, однако у крыложаберных клетки все-

гда моноцилиарны (см. рис. 27.2). Мускулатура состоит только из продольных и радиальных волокон; кольцевые мышцы стенки тела отсутствуют (см. рис. 27.5, В). Радиальные мышцы лучше всего развиты в оральной щитке, воротничке и руках. Главными продольными мышцами являются парные гладкие ретракторы стебелька, которые втягивают зооид в ценоций, поперечно-полосатые мышцы щупалец, которые обеспечивают быстрые изгибания щупалец, и поперечно-полосатые мышцы мезоцельных протоков, которые открывают клапаны этих протоков.

Все клетки, выстилающие целом, включая эпителиально-мышечные клетки, являются моноцилиарными. Биение их жгутиков способствует циркуляции целомической жидкости. Некоторые мезотелиальные клетки в стенке кишечника накапливают питательные вещества. Реноперикардальный комплекс, поддерживаемый стомохордом, располагается в непарном протоцеле, который открывается во внешнюю среду двумя крошечными протоцельными порами — по одной с каждой стороны от дорсальной срединной линии. Крупные целомодукты мезоцеля высланы ресничками. Они выносят продукты обмена из мезоцеля во внешнюю среду и выполняют экскреторную функцию.

Анатомия кровеносной системы крыложаберных изучена не полностью. В ее состав входят сердце, дорсальный кровеносный сосуд, расширение дорсального сосуда в туловище, формирующее генитальный кровеносный синус вокруг гонад, и вентральный сосуд (см. рис. 27.5, В). Имеются и более мелкие кровеносные сосуды (например, по одному тянется в каждом щупальце), но детали циркуляции и направление те-

чения бесцветной крови неизвестны. Все кровеносные сосуды и синусы представлены простыми, лишенными выстилки каналами в соединительной ткани между эпителиями. Газообмен происходит через поверхность тела (особенно через руки и щупальца), одетую жгутиковым эпителием, который создает необходимый для этого поток жидкости.

Нервная система целиком интра-эпидермальная. Полый погруженный воротничковый нервный ствол отсутствует, вместо него в мезосоме на дорсальной стороне располагается **воротничковый ганглий** (см. рис. 27.5, В). От воротничкового ганглия вперед и назад тянется дорсальный нерв. Каждая рука вмещает ветвь переднего нерва, который, в свою очередь, отдает нервы к каждому щупальцу. Щупальцевые нервы, вероятно, являются одновременно и моторными, и сенсорными. Отходящее от воротничкового ганглия нервное кольцо (или несколько сближенных колец) окружает глотку и соединяется с вентральным нервным стволом, который тянется назад в стебелек, и с нервной сетью в эпидермисе преорального щитка.

Иннервация мышц, очевидно, осуществляется за счет диффузии нейромедиатора через эпидермальную базальную пластинку к целомическим эпителиально-мышечным клеткам. Отдельные ресничные сенсорные клетки разбросаны по поверхности щупалец и на других участках тела.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

Крыложаберные питаются взвешенной пищей, используя свои полые, покрытые ресничками руки и щупальца, которые функционируют по прин-

ципу «upstream» фильтрации. Латеральные реснички на щупальцах создают поток воды и взвешенных в ней частиц, направленный на фронтальную поверхность щупалец и рук (см. рис. 27.10, В). Мелкие частицы собираются фронтальной поверхностью щупалец и переносятся ресничками на фронтальную поверхность руки. Частицы могут перебрасываться с щупалец на фронтальную поверхность руки за счет толчка, полученного при резком изгибе кончиков щупалец. Фронтальные реснички транспортируют частицы вниз вдоль руки к ее основанию и затем к ресничному желобку, который проходит под оральными ламеллами, перед тем как впасть в ротовое отверстие. Волнообразно движущиеся оральные ламеллы направляют пищу в рот и удаляют избыточную воду, концентрируя таким образом пищу перед проглатыванием. По тыльной поверхности рук крупные несъедобные частицы транспортируются от рта к кончикам рук, откуда они уносятся потоком воды.

Питающиеся зооиды *Rhabdopleura* цепляются за край отверстия трубочки при помощи орального щитка и расправляют в воде руки со щупальцами, которые напоминают два крыла (см. рис. 27.9, В). В процессе питания каждый зооид поворачивается вдоль ободка трубочки, поочередно направляя фронтальную поверхность щупальцев во все стороны. (Таким образом, сектор облова составляет 360°. — *Примеч. ред.*) У *Cephalodiscus* сектор облова также составляет 360°, однако ему не надо поворачиваться, скользя по краю трубочки. У *Cephalodiscus* многочисленные руки организованы подобно меридианам, формируя радиально-симметричную сферу питания, которая собирает частицы со всех сторон.

Кишечник крыложаберных имеет U-образную форму (см. рис. 27.5, В). Рот располагается вентрально, под задним краем орального щитка, а анальное отверстие — на спинной стороне по средней линии туловища непосредственно за воротничком. Пища по пищеварительному тракту транспортируется ресничками. Попадая в рот, пища поступает в короткую глотку, которая у *Cephalodiscus* снабжена одной парой жаберных щелей, по-видимому, для удаления из пищи избытка воды. Из глотки вода проходит в мешкообразный желудок, расположенный вентрально в задней части туловища. От заднего конца желудка тонкий кишечник изгибается к дорсальной стороне, а затем тянется вперед, к короткой задней кишке, которая открывается анальным отверстием. Пищеварение, вероятно, осуществляется в желудке, а фекальные комочки формируются в кишечнике. Абсорбция может протекать в желудке и частично в кишечнике.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Зооиды крыложаберных возникают бесполом путем, за счет почкования на столоне (*Rhabdopleura*; см. рис. 27.9, В) или на прикрепительном диске (*Cephalodiscus*; см. рис. 27.10, В) в процессе роста колонии. Кроме того, прикрепительный диск *Cephalodiscus* способен к фрагментации, в результате чего возникают самостоятельные колонии.

Колонии крыложаберных являются гермафродитными, однако составляющие их зооиды — раздельнополы или бесполы. Фертильные зооиды, имеющие одну (у *Rhabdopleura*) или две (у *Cephalodiscus*) гонады, часто обла-

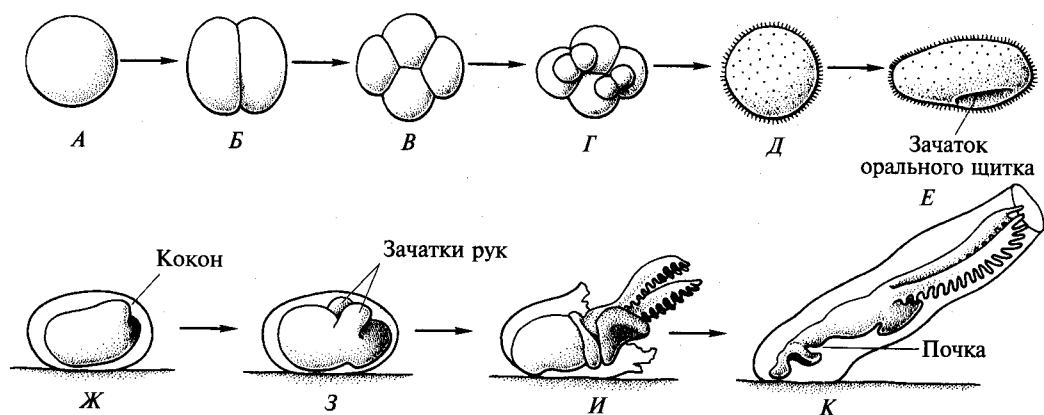


Рис. 27.11. Pterobranchia, эмбриональное развитие, личинки и личиночный метаморфоз: А—Г — богатые желтком яйца *Rhabdopleura* демонстрируют бирадиальное дробление (Г), ведущее к возникновению покрытой ресничками лецитотрофной личинки (Д и Е). Вентральная борозда личинки — это не blastopore, а скорее вогнутый зачаток орального щитка; Ж—К — после недолгого периода плавания личинка оседает, секретирует кокон (зачаток ценоция, Ж) и постепенно превращается в питающегося зооида, который почкованием производит остальных членов колонии (изменено и перепечатано по Lester S. M. 1988. Settlement and metamorphosis of *Rhabdopleura normani* (Hemichordata: Pterobranchia). *Acta Zool.* 69: 111—120)

дают половым диморфизмом. У *Cephalodiscus sibogae*, например, мужские зооиды имеют рудиментарные руки и щупальца, а большая часть туловища занята крупными семенниками. Самки функционируют как питающиеся зооиды и поддерживают самцов. У *Rhabdopleura normani* мужские и бесполое зооиды сохраняют полностью развитые руки и щупальца, а у женских зооидов они редуцированы (см. рис. 27.9, Б). Таким образом, питающими являются мужские зооиды. Детали процесса оплодотворения полностью не изучены, однако половозрелые самцы, вероятно, выделяют сперму или сперматофоры в воду, а самки откладывают яйца в ценоций. Оплодотворение, вероятно, наружное и происходит в ценоции (существуют неподтвержденные сообщения о внутреннем оплодотворении). Во всяком случае, стадии эмбрионального развития протекают в видоизменной части ценоция. У *Rhabdopleura normani* эмбри-

оны вынашиваются в нижнем участке извитой, вертикальной трубочки, занимаемой непитающимся женским зооидом (см. рис. 27.9, Б). Дробление на начальной стадии бирадиальное, но вскоре становится билатеральным и приводит к появлению целобластулы (рис. 27.11, А—Д). Гастрულიция осуществляется путем врастания (ингрессии) или расслоения (деляминации), а целом формируется шизоцельно еще до того, как дифференцируется кишка.

Зародыши развиваются в короткоживущих, равномерно покрытых ресничками лецитотрофных личинок, которые выводятся из ценоция в воду (рис. 27.11, Е). После недолгого периода плавания (в течение одного или двух дней) личинка оседает и инкапсулируется, выделяя вокруг себя оболочку кокона (зачаток ценоция), который прикрепляется к субстрату. В результате метаморфоза возникает единственный зооид, он прорывает верхнюю

стенку кокона, начинает питаться, секретирует новый ценоний и основывает новую колонию (рис. 27.11, Ж—К).

ФИЛОГЕНИЯ HEMICHORDATA И DEUTEROSTOMIA

Поскольку люди — это тоже вторичноротые, исследователи продолжают питать живой интерес к филологии *Deuterostomia* в течение уже 150 лет. Казалось бы, филогенетические отношения вторичноротых должны быть установлены давно, ведь в составе этой группы всего три крупных таксона — *Hemichordata*, *Echinodermata* и *Chordata*, однако это совсем не так. К числу наиболее важных проблем относятся вопросы о родственных связях между этими тремя таксонами, о природе общего предка вторичноротых, эволюционного происхождения хордовых и о родственных связях *Chaetognatha* и *Lophophorata* с вторичноротыми. Как обсуждалось в гл. 26, щетинкочелюстные, вероятно, являются первичноротыми, несмотря на их трицеломическое строение и сходный с *Deuterostomia* морфогенез вторичного рта. Сомнительные вопросы родства лофофоровых с вторичноротыми обсуждается в гл. 9 и 25. Дискуссия по поводу эволюции хордовых будет рассмотрена в гл. 29. Здесь мы представляем две (из нескольких) альтернативные филологии *Deuterostomia*, основанные на традиционных и более современных подходах.

Филогения № 1 (рис. 27.12, А) помещает иглокожих и крыложаберных в основание дерева. Оба эти таксона питаются взвешенной в воде пищей (что рассматривается как примитивный признак), используя выросты мезосомы (руки и щупальца у крыло-

жаберных, руки и амбулакральные ножки у иглокожих). Планктотрофная диплеврула рассматривается как личинка предка вторичноротых. Это предполагает, что взрослые особи предковых форм были крупными животными и, вероятно, были более похожи на иглокожих, чем на крыложаберных, поскольку последние продуцируют лишь небольшое число яиц с лецитотрофным развитием. Остальная часть дерева изображает последовательную эволюцию жаберных щелей, начинающуюся с крыложаберных и достигающую кульминации в виде фильтрующей пищу глотки хордовых. Дерево, следовательно, подразумевает эволюционный переход от использования шупалец для питания взвешенной пищей к глотке, обеспечивающей фильтрационное питание. Филогения № 1 отвергает монофилию *Hemichordata*, признавая их, вместо этого, парафилетичным таксоном.

Филогения № 2, несмотря на то, что базируется главным образом на морфологии, принимает во внимание новейшие данные молекулярной систематики и других молекулярных дисциплин (рис. 27.12, Б). Она разделяет *Deuterostomia* на два сестринских таксона: *Hemichordata* + *Echinodermata* (N.N.) и *Chordata*. В этой филологии планктотрофная, диплеврулоподобная личинка (торнария кишечнодышащих) рассматривается как синапоморфия полухордовых и иглокожих. В то же время предполагается, что лецитотрофная личинка имела в исходном наборе признаков вторичноротых. В обоих гипотезах (филогении № 1 и филологии № 2) принимается, что жаберные щели вторичноротых являются гомологичными структурами. В филологии № 2 предполагается, что вымерший иглокожеподобный таксон *Homalozoa*

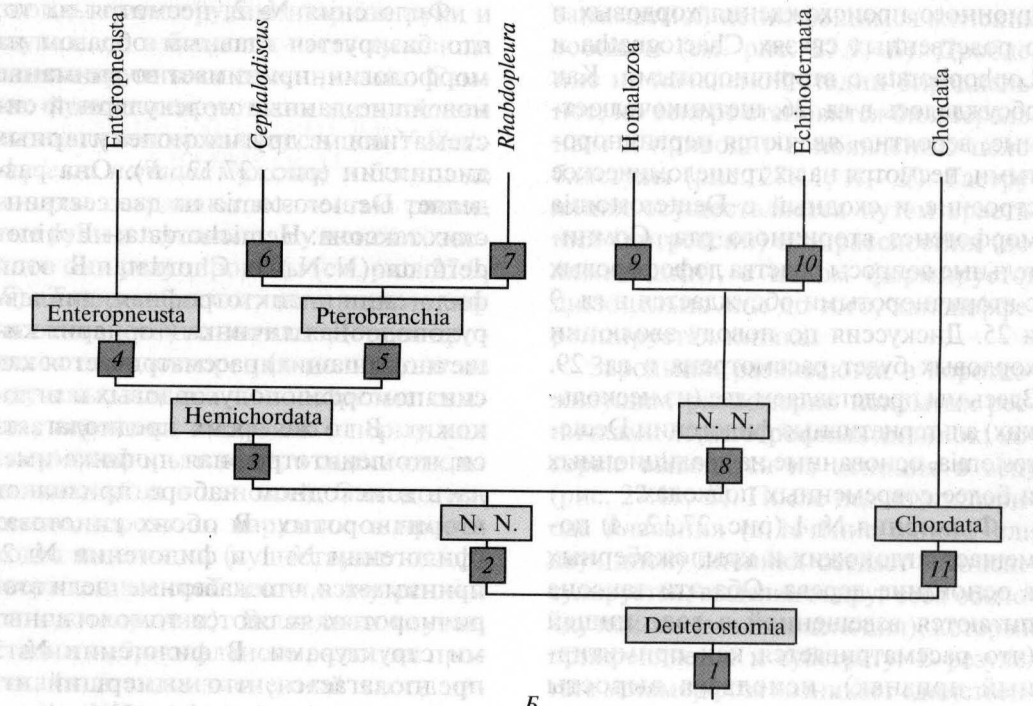
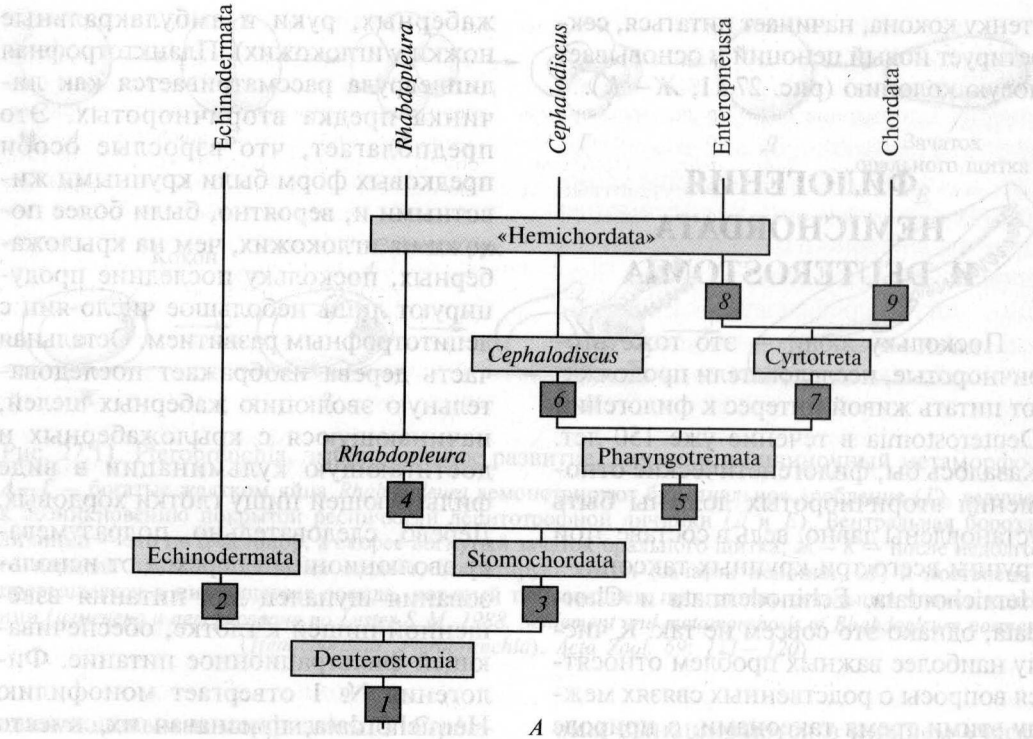


Рис. 27.12. Две альтернативные филогении Hemichordata и Deuterostomia:

А — филогения один: 1 — **Deuterostomia**: бластопор становится анальным отверстием, почечно-сердечный комплекс находится в протоцеле, трехраздельное тело, диплеврула; 2 — **Echinodermata**: обладают пентамерной симметрией, трехмерными склеритами, водно-васкулярной системой, соединительной тканью, способной обратно изменять свою жесткость; 3 — **Stomochordata**: обладают стомохордом; 4 — **Rhabdopleura**: колониальные зооиды возникают поодиночке из постоянно удлиняющегося столона; 5 — **Pharyngotremata**: обладают жаберными щелями; 6 — **Cephalodiscus**: колониальные зооиды возникают из общего, подвижного прикрепительного диска; 7 — **Cyrtotreta**: бранхиомерия (многочисленные парные жаберные щели); 8 — **Enteropneusta**: обладают хоботковым скелетом, бромсодержащей слизью; 9 — **Chordata**: обладают нотохордом, дорсальным полым нервным стволом, эндостилем. **Б — филогения два:** 1 — **Deuterostomia**: обладают трехраздельным телом, эндодермальной глоткой для питания взвешенной пищей с многочисленными парными жаберными щелями (бранхиомерия), открывающимися в атриум эктодермального происхождения, бранхиомерными метанефридиями, протоцельной метанефридиальной системой с перикардиальной полостью (почечно-перикардиальный комплекс); мезоцельные протоки открываются совместно с первыми жаберными порами; дорсальные гонады и гонодуks, энтероцелия, бластопор становится анальным отверстием, лецитотрофная личинка; 2 — **N.N.**: обладают планктотрофной личинкой с циркуморальным ресничным шнуром (диплеврула), противоточный механизм питания (upstream collecting); 3 — **Hemichordata**: обладают дорсальным и ventральным продольными нервными стволами; стомохорд функционирует как механический антагонист для сократимого перикарда; воротничковые (мезоцельные) целомодукты с клапанами, мускулистая локомоторно-секреторная протосома; 4 — **Enteropneusta**: обладают хоботковым скелетом, воротничковым нервным стволом (неврохордом), бромсодержащей слизью; диплеврулоподобная личинка (торнария) имеет локомоторный телотрох; утрата метамерных нефридиев в жаберной области (возможно, они стали протоками гонад); 5 — **Pterobranchia**: колония, растущая за счет почкования зооидов; ценозий; щупальцевый аппарат для питания взвешенной пищей вместо фильтрации через жаберные щели; одна пара жаберных щелей; 6 — **Cephalodiscus**: щупальца зооида формируют сферическую крону; колонии способны передвигаться на общем прикрепительном диске и могут покидать ценозий; 7 — **Rhabdopleura**: жаберные щели отсутствуют, непарные гонады, у зооида одна пара щупалец, оральный щиток заворачивается за край трубочки, тело вращается во время питания, колонии прикреплены к ценоцию, подразделенному септами; 8 — **N.N.**: билатеральная асимметрия (это странное соединение терминов. Симметрия может быть билатеральной или ее может не быть, тогда это — асимметрия. — *Примеч. ред.*), известковый эндоскелет, выступающий как опора для перикарда, кальциевые трехмерные склериты; 9 — **Homalozoa**: жаберные щели только с одной стороны тела; 10 — **Echinodermata**: пентамерная симметрия, амбулакральная система, соединительная ткань, обратимо меняющая свою жесткость, утрата жаберных щелей и атриума; 11 — **Chordata**: обладают дорсальным полым нервным стволом, открывающимся передним невропором, имеют нотохорд, глотку с эндостилем; протоцельный почечно-перикардиальный комплекс отсутствует, имеется ventральное сердце в послеротовой области, плавники, поперечно-полосатые продольные мышцы создают латеральные волнообразные движения для плавания (*А — изменено и перепечатано из Ax P. 2001. Das System der Metazoa III. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg. 283 pp.*)

(см. рис. 28.61), который существовал в промежутке от 600 до 400 млн лет назад, мог иметь жаберные щели, которые впоследствии были утрачены у его потомков — ныне живущих иглокожих. Учитывая, что жаберные щели имеются у полухордовых, вымерших иглокожих и хордовых, велика вероятность того, что жаберные щели имелись и у общего предка вто-

ричноротых. Таким образом, филогения № 2 предполагает для вторичноротых предка, похожего на кишечнодышащих. Более того, она подразумевает, что крыложаберные могли отказаться от глоточного питания (с использованием жаберных щелей. — *Примеч. ред.*) в пользу щупальцевого питания, что было вызвано уменьшением размеров тела.

Филогенетическая система Hemichordata и Deuterostomia

Филогения № 1

Deuterostomia
 Echinodermata
 Stomochordata
 Rhabdopleura
 Pharyngotremata
 Cephalodiscus
 Cyrtotreta
 Enteropneusta
 Chordata

Филогения № 2

Deuterostomia
 N. N.
 Hemichordata
 Enteropneusta
 Pterobranchia
 N. N.
 Homalozoa (вымершие)
 Echinodermata
 Chordata

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

РАЗВИТИЕ

ПЯТИЛУЧЕВОЙ

СИММЕТРИИ

В ОНТОГЕНЕЗЕ

ELEUTHEROZOA

Asteroidea^C

Cryptosyringida

CRINOIDEA^C

Форма тела

Стенка тела

Мускулатура

и локомоция

Пищеварительная
система и питание

ВСС и внутренний
транспорт

Газообмен и экскреция

Нервная система

Воспроизведение

Развитие

Разнообразие Crinoidea

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

И ФИЛОГЕНИЯ

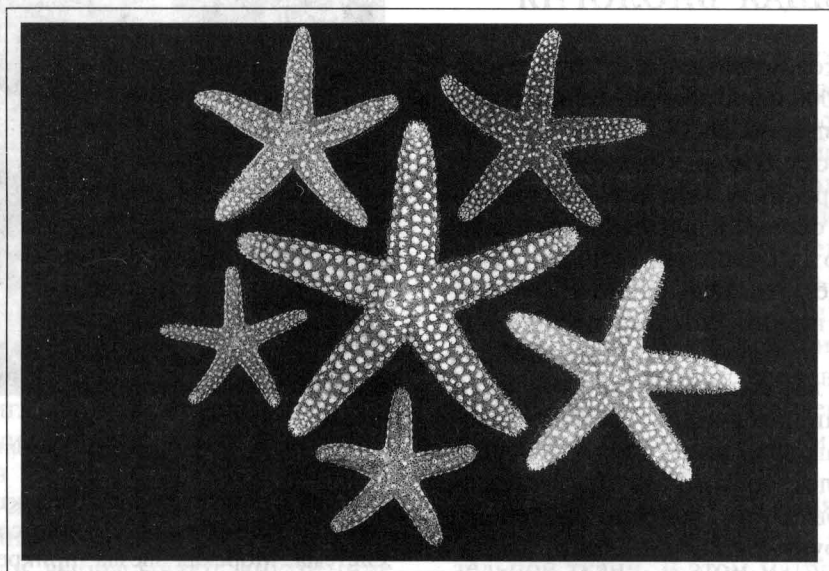
ECHINODERMATA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ

СИСТЕМА

СОВРЕМЕННЫХ

ECHINODERMATA



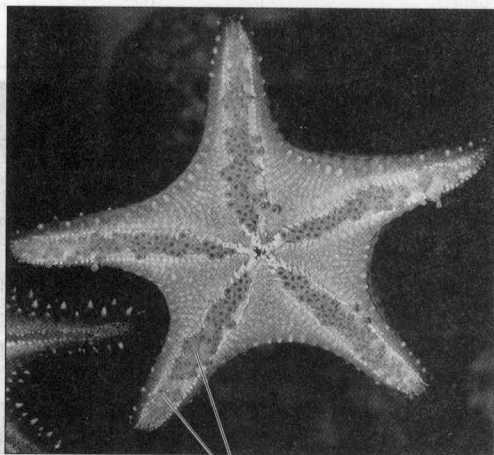
Для любопытного жителя тихоокеанских островов обнаружение выброшенной на берег морской звезды или морского ежа, этих символов моря, кажется преддверием чуда. Иглокожие выглядят как инопланетяне, оказавшиеся на Земле, так удивительны их формы и функции. В действительности иглокожие являются потомками вторичноротых, которые изначально обладали двусторонней симметрией и которые в результате длительной эволюции приобрели радиальную симметрию. Находка плоского морского ежа на морском берегу доставляет большое удовольствие пытливому исследователю, она открывает ему обширные перспективы для изучения бесчисленных тайн биологии, экологии и эволюции иглокожих.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Иглокожие объединяют приблизительно 6000 ныне живущих видов морских звезд (рис. 28.1), офиур, морских ежей, плоских морских ежей, голотурий и морских лилий, которые в большинстве своем являются обитателями морского дна. В состав этого типа входят также приблизительно 13000 вымерших видов, которые процветали в морях, начиная с раннего кембрия (545 млн лет назад). Иглокожие хорошо сохраняются в ископаемом состоянии благодаря тому, что их внутренний скелет состоит из известковых склеритов. Они подвижно сочленены друг с другом, как, например, у морских звезд и офиур, или могут быть спаяны вместе, образуя жесткий скелет, как у морских ежей. Различные

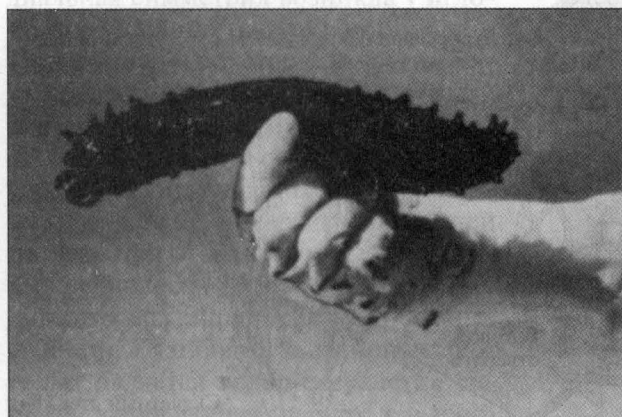
выросты наружного скелета в виде шипов или игл и дали название этой группе животных — иглокожие. Скелет иглокожих расположен в хорошо развитом соединительно-тканном слое, подстилающим покровы. Этот слой и сам по себе способен выполнять скелетные функции.

Дело в том, что в отличие от всех других животных иглокожие могут обратимо менять жесткость своих покровов и соединительной ткани. Они обладают уникальной соединительной тканью, способной изменять свою жесткость, — это так называемая **мутабельная соединительная ткань** (рис. 28.2). Крайние значения жесткости различаются как лед и вода. Когда морская звезда изгибается дугой над жертвой



Амбулакральные ножки

Рис. 28.1. Для иглокожих характерна пятилучевая симметрия и водно-сосудистая система. Морская звезда, прикрепившаяся пятью рядами (амбулакрами) амбулакральных ножек к стеклянной стенке аквариума



А



Б

Рис. 28.2. Пример изменяющейся жесткости соединительной ткани у морского огурца *Stichopus chloronotus*.

При первом прикосновении животное становится жестким благодаря соединительной ткани и его стенка тела отвердевает (А), однако если его энергично надавить, то стенка тела становится настолько мягкой, что «протекает» между пальцами экспериментатора (Б)

(например, моллюском), она придает жесткость своей соединительной ткани, и ее лучи становятся надежной опорой для амбулакральных ножек, которые прикрепляются к створкам моллюска. После окончания трапезы соединительная ткань размягчается, становится эластичной, морская звезда распрямляется и уползает. Морские ежи, изменяя жесткость соединительной ткани, могут фиксировать положение игл, которые используются для отражения хищников или для закоривания в расщелинах скал. В стрессовых условиях офиуры и голотурии спонтанно отторгают (аутотомируют) лучи или выбрасывают внутренние органы с помощью местного размягчения соединительной ткани. В крайних

случаях, когда некоторые голотурии извлекаются из воды на воздух, их тело полностью размягчается, растекается, и животное погибает (см. рис. 28.2).

Физиологический контроль изменчивой соединительной ткани и молекулярные механизмы изменения ее жесткости являются областью интенсивных исследований. Они имеют важное значение для медицины, в частности для лечения заболеваний соединительной ткани у человека, таких, как артриты. Хотя покровы иглокожих содержат мышцы, нервы и другие типы клеток, жесткость меняет именно внеклеточный матрикс соединительной ткани. В этом матриксе имеются окончания нервных клеток, причем, вероятно, существует два типа

нервов: действие одних делает матрикс жестким, действие других размягчает его. На жесткость матрикса влияет изменение концентрации Ca^{2+} и других катионов. В целом увеличение концен-

трации Ca^{2+} придает матриксу жесткость, а уменьшение — размягчает его. Это наводит на мысль, что Ca^{2+} может участвовать в образовании мостиков между макромолекулами в матриксе.

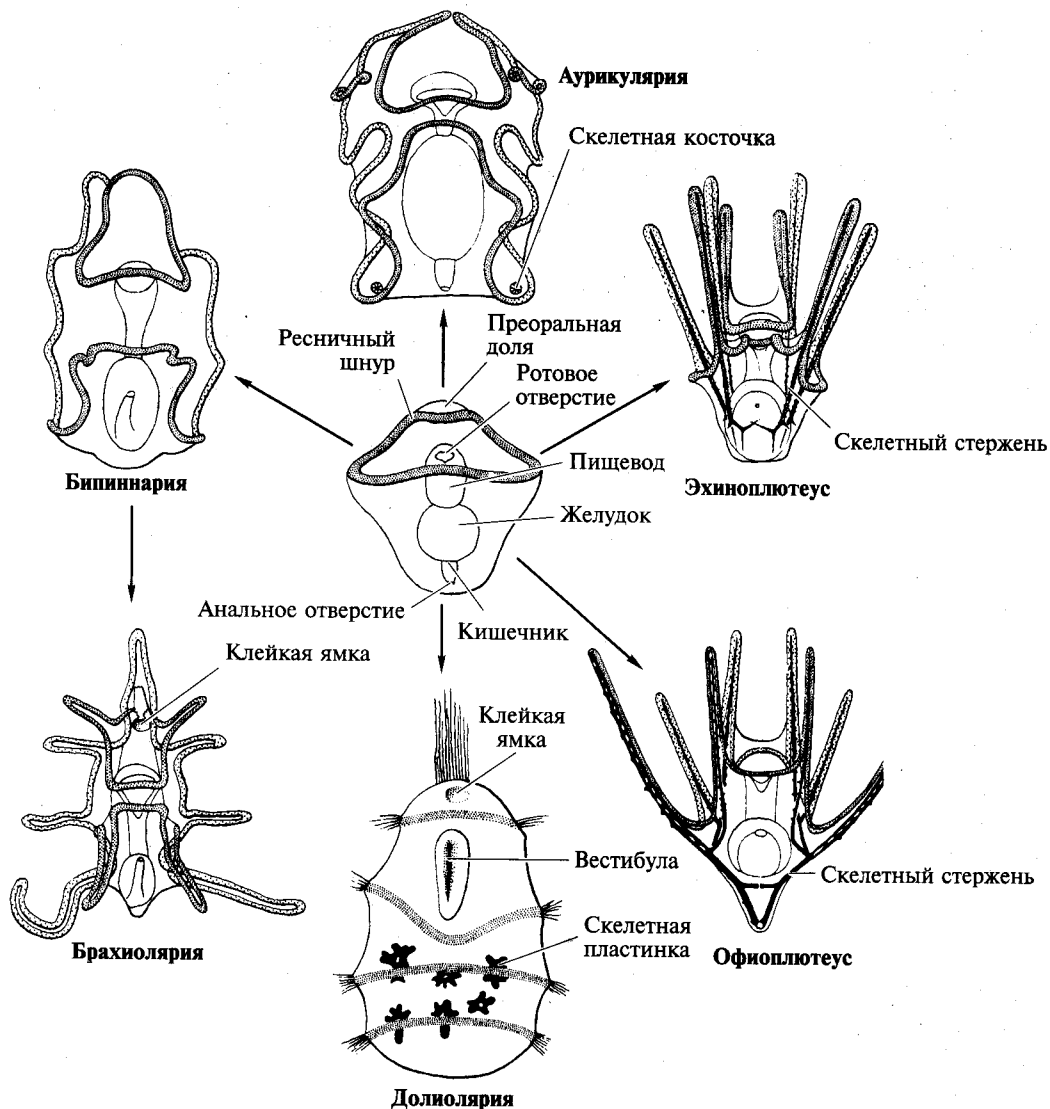


Рис. 28.3. Гипотетически обобщенная личинка иглокожих — диплеурула (в центре) и реальные личинки иглокожих с вентральной стороны. Против часовой стрелки сверху: аурикулярия морского огурца (*Holothuroidea*); ранняя стадия (бипиннария) личинки морской звезды (*Astroidea*); осевшая личинка (брахиолярия) морской звезды; долиолярия морской лилии (*Crinoidea*); офиоплютеус офиуры (*Ophiuroidea*); эхиноплютеус морского ежа (*Echinoidea*). Все личинки планктотрофные, за исключением лецитотрофной долиолярии криноидей. Все личинки плавают верхушкой вперед

Иглокожие обладают **радиальной симметрией**, а именно — пятилучевой симметрией, потому что их тело может быть разделено на пять одинаковых частей, располагающихся вокруг центральной оси (см. рис. 28.1). Радиальная симметрия возникла у иглокожих вторично (как аутопоморфия). Иглокожие не родственны другим радиально-симметричным животным, например кишечнополостным.

Как и члены их сестринского таксона кишечнодышащих (*Enteropneusta*), иглокожие обладают тримерией целома, при этом некоторые целомические полости образовали сложные дивертикулы и приобрели уникальные функции. Наиболее заметной из которых является **водно-сосудистая система**, включающая трубчатые выросты стенки тела — амбулакральные ножки (см. рис. 28.1), используемые для передвижения, питания, газообмена и других задач. Кровеносная система играет небольшую роль, она не участвует в газообмене. Поэтому у иглокожих не распространено однонаправленное движение жидкости по кровеносной системе, характерное для большинства двусторонне-симметричных животных. У некоторых иглокожих есть орган (функционально интегрированное сердце, осевой канал и осевой кровяной сосуд), который гомологичен рено-перикарду («сердцу-почке») полухордовых, но его роль в выделении сомнительна. Другие иглокожие совсем не имеют такого органа, и все иглокожие, по-видимому, обладают экскрецией на клеточном уровне.

Иглокожие, как правило, крупные животные. Они имеют несколько типов специализированных жабр в качестве дополнения к газообмену через поверхность тела. Амбулакральные ножки играют роль жабр у всех игло-

кожих, но в каждом таксоне развиваются собственные специализированные дыхательные органы. Большинство иглокожих раздельнополы и характеризуются внешним оплодотворением. Их планктотрофная личинка имеет обобщающее название «диплеврола». Она сходна по строению с личинкой кишечнодышащих — торнарией, за исключением того, что у диплевролы отсутствует телотрох и глазки (рис. 28.3).

РАЗВИТИЕ ПЯТИЛУЧЕВОЙ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Развитие иглокожих, как у всех вторичноротых, включает радиальное дробление яйца, регулятивное развитие и энтероцельное происхождение целомических полостей. Бластопор становится анусом, а рот образуется как вторичная инвагинация эктодермы. Планктотрофная личинка — диплеврола — устроена неодинаково у животных разных таксонов иглокожих и имеет свое название, но она всегда обладает двусторонней симметрией (см. рис. 28.3) в отличие от пятилучевой симметрии ювенильных и взрослых иглокожих (см. рис. 28.1). Происхождение симметрии взрослой особи может быть прослежено в метаморфозе личинки.

Метаморфоз разных иглокожих существенно различается (иногда даже на уровне видов). Последующее обобщенное описание основано на метаморфозе личинки морской звезды (*Asteroidea*), оно является частично гипотетическим и может рассматриваться только как учебное пособие. Названия многих структур у личиночных и взрослых особей в этом описании могут показаться

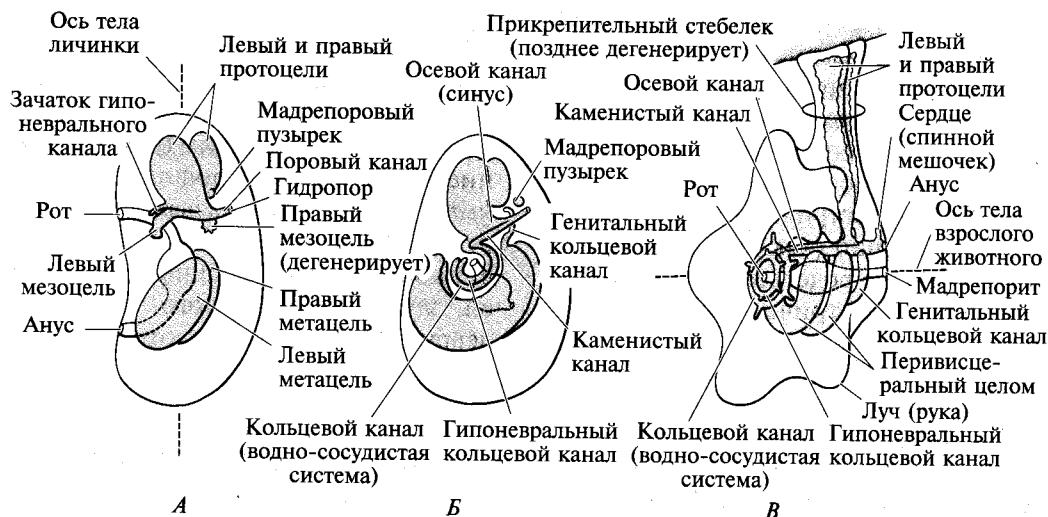


Рис. 28.4. Обобщенная схема метаморфоза личинки иглокожих, происхождение пяти-лучевой симметрии:

A — вид личинки слева; *Б* — начало закручивания (левый мезоцель и левый и правый метациели закручиваются вокруг кишечника); *В* — метаморфозирующая личинка прикрепляется к субстрату, в то время как завершается закручивание целомов и зачаток ювенильной особи занимает положение в соответствии с новой осью тела

незнакомыми, но общая схема становится ясной исходя из текста и иллюстраций (рис. 28.4).

Метаморфоз иглокожих включает **поворот оси тела и торсион** (закручивание тела вокруг новой оси). Например, у личинки морской звезды развивающийся зачаток — молодая особь (так называемый **ювенильный зачаток**) — дифференцируется из двух источников ткани: массы эмбриональных резервных клеток и измененной ткани личинки. Ось тела дифференцирующегося зачатка поворачивается на 90° по отношению к переднезадней оси личинки (рис. 28.4, *A*, *B*). С продолжением развития большинство целомических полостей личинки (парные протоцель, мезоцель и метациель) видоизменяются и вырастают в ювенильный зачаток. Левый мезоцель и оба метациеля закручиваются вокруг новой оси тела, в то время как правый мезоцель дегенерирует (рис. 28.4, *B*).

Кольцевой левый мезоцель и его отростки развиваются в водно-сосудистую систему (ВСС) и слившиеся метациели, окружая внутренности, входят в лучи в качестве перивисцерального целома (рис. 28.4, *B*). Ответвление левого метациеля изгибается вокруг оси тела, образуя генитальный кольцевой канал, связанный с половыми железами (рис. 28.4, *B*, *B*). Левый протоцель личинки, поровый канал и гидропор трансформируются в ювенильный каменистый канал и madreporit, который связывает водно-сосудистую систему с внешней средой. Они также участвуют в создании осевого канала (осевого синуса), осевого кровеносного сосуда (осевой железы) и гипоневральных целомических полостей (см. рис. 28.4). Правый протоцель большей частью дегенерирует, но маленький остаток, так называемый madreporovый пузырек (дорсальный мешочек), образует сердце. Согласно тер-

минологии, используемой специалистами по иглокожим, протоцель иногда называют аксоцелом, мезоцель — гидроцелом и метацель — соматоцелом.

Трансформация личинки, имеющей двустороннюю симметрию, во взрослую особь с пятилучевой симметрией показана в виде диаграммы на рис. 28.4. Хотя детали метаморфоза отличаются у представителей различных таксонов, несомненно, что изменения в симметрии тела, происходящие во время развития, отражают аналогичный эволюционный процесс в далеком прошлом. Тогда возникает вопрос: «В каких условиях радиальная симметрия превосходит двустороннюю симметрию?» Обычно биологи отвечают так: «Когда представители того или иного таксона переходят к сидячему образу жизни и питанию взвесью из толщи воды». Действительно, стандартное объяснение пятилучевой симметрии иглокожих заключается в том, что предок иглокожих (хотя он произошел от подвижных двусторонне-симметричных животных) был неподвижным организмом, питающимся взвесью. Палеонтология и биология в целом поддерживают эту интерпретацию. Сидячий образ жизни и питание взвесью — это примитивные черты иглокожих, которые сохранились до сих пор у морских лилий.

Следующий шаг в эволюционном развитии иглокожих — это вторичный переход к подвижному образу жизни. На сегодняшний день представители всех крупных таксонов иглокожих подвижны (по крайней мере, частично). Такой образ жизни благоприятствует развитию двусторонней симметрии. Тем не менее немногие подвижные иглокожие снова стали двусторонне-симметричными животными. Такие примеры найдены среди сердцевидных

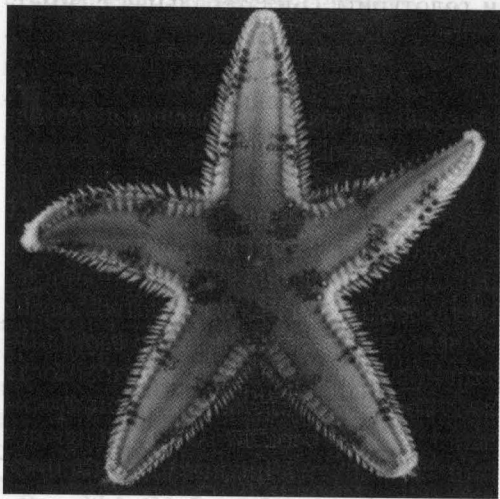
морских ежей, плоских морских ежей и голотурий. (Билатеральная симметрия голотурий, возможно, не приобретена заново, а является остатком исходной для предков иглокожих билатеральной симметрией. — *Примеч. ред.*)

ELEUTHEROZOA

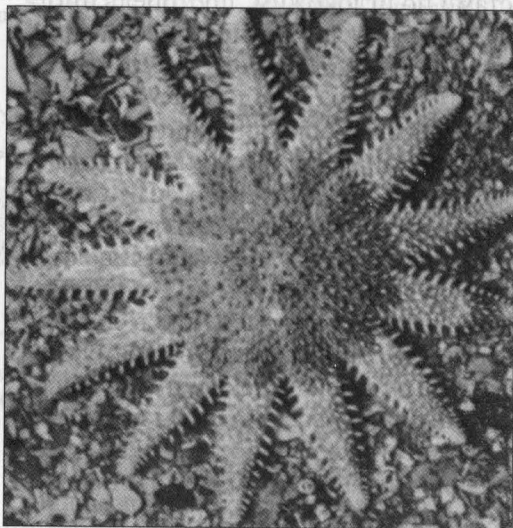
К Eleutherozoa относятся морские звезды, офиуры, морские ежи и морские огурцы. Эти иглокожие являются подвижными формами. Обычно они ориентированы оральной стороной к субстрату. Сестринским таксоном Eleutherozoa является Crinoidea, сидячие морские лилии, которые будут обсуждаться далее в этой главе.

ASTEROIDEA^c

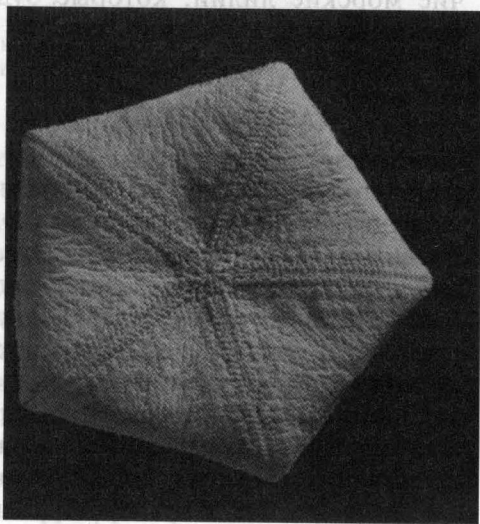
Asteroidea объединяет 1500 ныне живущих видов морских звезд. Они подвижны, их тело имеет форму звезды, в нем можно выделить центральный **диск**, от которого отходят полые руки, или лучи (рис. 28.5). Морские звезды являются обычными морскими животными. Они медленно передвигаются по камням и раковинам или ползают по песчаному или илистому дну. Морские звезды распространены по всему миру и особенно обильны в прибрежных водах. Северо-восточная часть Тихого океана, например побережье Северной Америки от залива Пьюджет-Саунд (штат Вашингтон) до Алеутских островов, имеет богатую фауну морских звезд. Здесь обитает более 70 видов этих животных. Морские звезды окрашены в красный, оранжевый, голубой, пурпурный или зеленый цвета или демонстрируют различные комбинации этих оттенков.



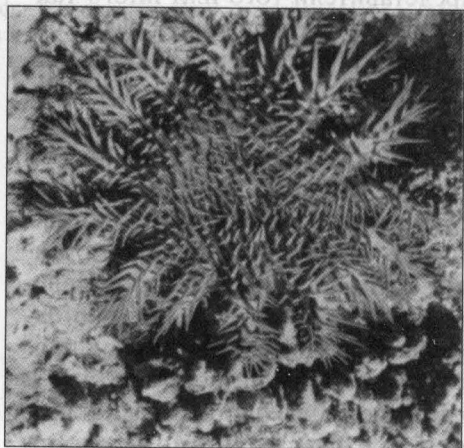
А



Б



В



Г

Рис. 28.5. Симметрия иглокожих и многообразие морских звезд:

А — *Astropecten duplicatus* — роющая морская звезда с краевыми пластинками и аборальными паксиллами, которая питается двусторочными моллюсками и улитками, не выворачивая желудок (интраорально, вид с аборальной стороны); Б — *Crossaster papposus* — солнечная звезда, питается морскими перьями, моллюсками и иглокожими, выворачивая желудок (экстраорально, вид с аборальной стороны); В — *Culcita* — морская звезда с очень короткими руками, которая питается кораллами и другими прикрепленными беспозвоночными (вид с оральной стороны); Г — Тихоокеанская морская звезда *Acanthaster planci* («Терновый венец». — Примеч. ред.), питающаяся кораллами и актиниями

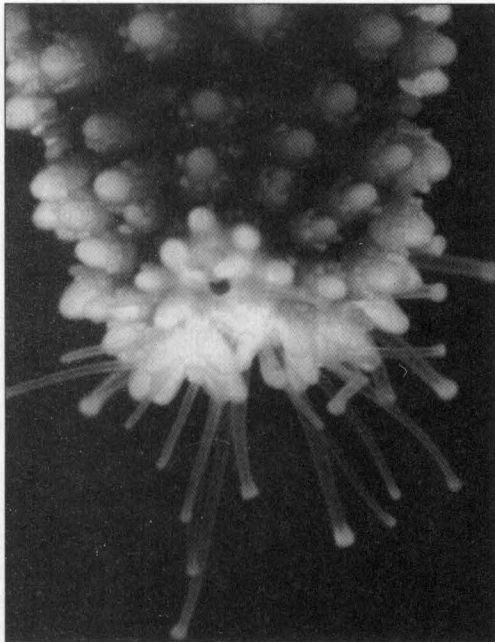
ФОРМА ТЕЛА

Морские звезды в типичном случае являются пентамерными животными, и большинство видов имеет пять рук, или лучей, хотя так называемые «солнечные звезды» (представители семейства Solasteridae. — *Примеч. ред.*) имеют от 7 до 40 и более рук (рис. 28.5, Б). Диаметр большинства морских звезд от 12 до 24 см, однако у некоторых представителей — менее 2 см, а многолучевая звезда *Русноpodia helianthoides* с северо-западного побережья Соединенных Штатов Америки и западного берега Канады может достигать в поперечнике почти 1 м.

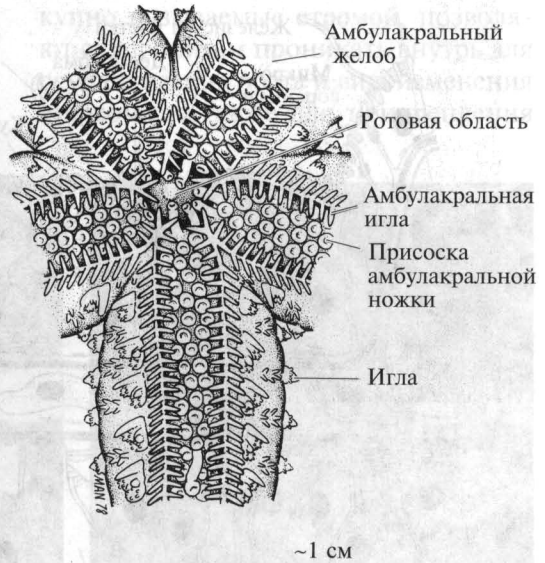
Руки, или лучи, морских звезд, как правило, расширяются у основания и постепенно сливаются с центральным

диском. У «звезд-подушек» — *Plinthaster* и *Goniaster*, каждая рука имеет форму равнобедренного треугольника, у *Culcita* (рис. 28.5, В) руки настолько короткие, что диск представляет собой пятиугольник, а у крошечных глубоководных «морских маргариток» (*Xyloplax*) (некоторые авторы рассматривают «морских маргариток» как самостоятельный класс иглокожих. — *Примеч. ред.*) лишенное рук тело выглядит как округлый диск (см. рис. 28.8, А).

Рот располагается на **оральной стороне** диска и обращен к субстрату. Широкая борозда, или **амбулак** (амбулакальный желоб), тянется радиально от рта вдоль каждого луча (см. рис. 28.1). Каждый амбулак содержит два или четыре ряда маленьких трубчатых выростов, называемых **амбулак-**



А



Б

Рис. 28.6. Asteroidea, органы чувств и амбулакры *Asterias forbesi*:

А — перевернутый кончик руки, демонстрирующий темное глазное пятно, и тонкие сенсорные амбулакральные ножки, которые несут белые присоски; Б — амбулакральная (оральная) поверхность диска и одной из рук

ральными ножками. Края амбулакров защищены подвижными иглами, которые могут плотно их покрывать (от лат. *ambulacrum* — укрытая тропинка). Тонкий кончик каждой руки завершается одной или более маленькими щупальцевидными **сенсорными амбулакральными ножками** и красным **глазным пятном** (рис. 28.6, А).

Верхняя, аборальная, сторона несет неприметное анальное отверстие (у некоторых звезд его нет) в центре диска и большую, напоминающую пуговицу **мадрепоровую пластинку**, расположенную между основаниями двух рук. Вся поверхность тела может быть гладкой или покрытой иглами, бугорками или гребнями. У некоторых видов руки и диск окаймлены широкими **краевыми пластинками** (см. рис. 28.5, А).

СТЕНКА ТЕЛА И СКЕЛЕТ

Стенка тела состоит из тонкой кутикулы, однослойного эпидермиса, толстой соединительно-тканной дермы, целомического эпителия из миепителиальных клеток, которые формируют мускулатуру, и перитонеума (рис. 28.7). Ресничные клетки эпидермиса и перитонеума в типичном случае представляют собой моноцилиарные воротничковые клетки. Эпидермис также включает безжгутиковые клетки, клетки, секретирующие слизь, и сенсорные клетки. Детрит, оседающий на тело, улавливается и связывается слизью и отбрасывается эпидермальными ресничками. Сенсорные и нервные клетки образуют внутриэпидермальную сеть,

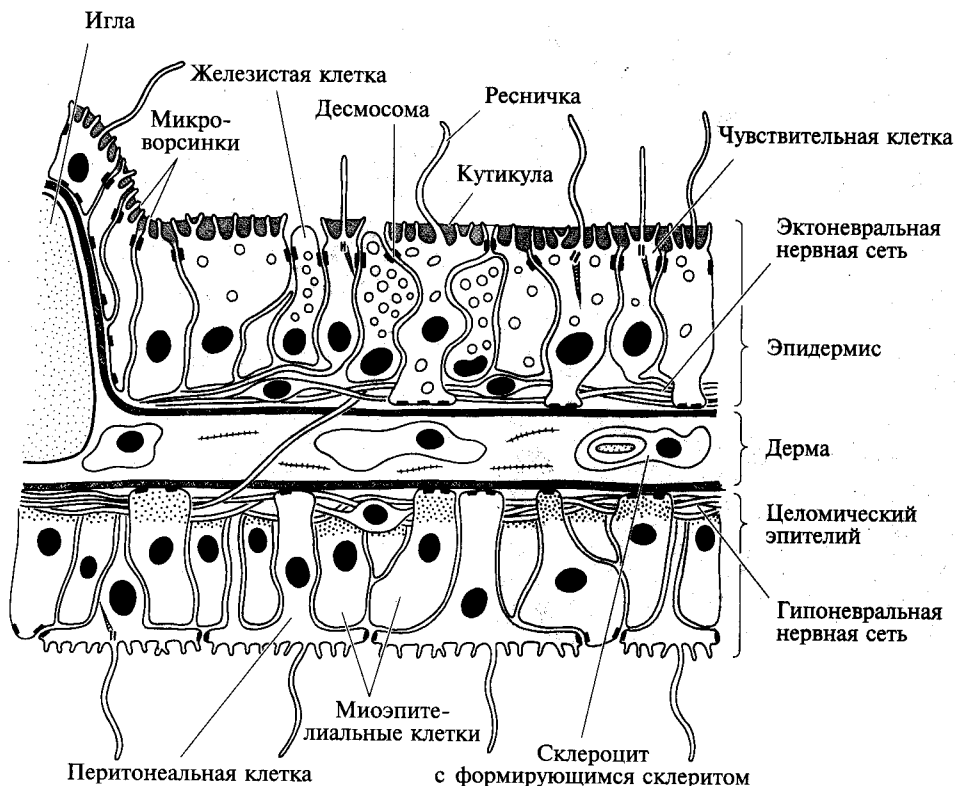


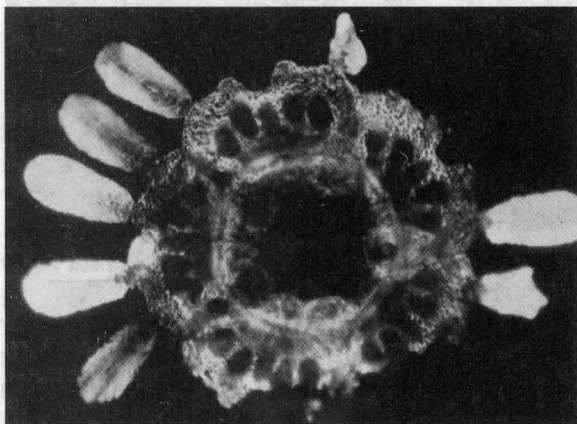
Рис. 28.7. Схема среза через стенку тела иглокожего

которая является частью **эктоневральной системы** (см. рис. 28.7). Дерма вмещает скелетные элементы — склериты, описанные далее, и различные соединительно-тканые клетки, включая склероциты, которые продуцируют скелетные элементы (см. рис. 28.7; 28.14). В состав целомической выстилки входит нервная сеть, представленная главным образом моторными нейронами. Эта сеть представляет собой часть **гипоневральной системы** (см. рис. 28.7), она иннервирует мышцы и соединительную ткань (см. далее).

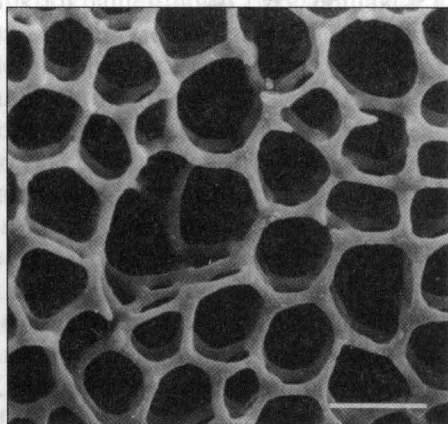
Эндоскелет иглокожих расположен в дерме, подобно чешуе рыб, и покрыт эпидермисом. Он включает два компонента: коллагеновую соединительную ткань и известковые тельца — склериты. Наличие склеритов в дерме повышает жесткость дермы и обеспечивает прикрепление мышц, однако коллагеновая соединительная ткань также выполняет важную опорную функцию.

ИЗВЕСТКОВЫЕ ТЕЛЬЦА (СКЛЕРИТЫ)

Известковые тельца (склериты) морских звезд имеют различную форму — игл, палочек, пластинок, крестиков (рис. 28.8, А). Они образуют трехмерную решетку — **стереом** (рис. 28.8, Б). Структура склеритов, напоминающая соты, может снижать вес, увеличивать прочность и препятствовать появлению трещин. Хотя каждый склерит является соединением множества микрокристаллов кальцита, оптически (в поляризованном свете) он ведет себя как единый кристалл, поскольку все оси микрокристаллов параллельны. Склериты формируются внутриклеточно в синцитиуме слившихся дермальных (мезодермальных) склероцитов. Лабиринтоподобные пространства внутри склеритов, совокупно называемые **стромой**, позволяют склероцитам проникать внутрь для осуществления роста и видоизменения стереома, а также для прикрепления



А



Б

Рис. 28.8. Скелет иглокожих:

А — скелетный каркас ювенильной особи «морской маргаритки» *Xyloplax turnerae* — аберрантного представителя морских звезд — в поляризованном свете; Б — пространственная структура склерита морской лилии, напоминающая пчелиные соты (электронная микрофотография). Пространства внутри склерита составляют строму

коллагеновых волокон. Волокна сшивают склериты друг с другом, создавая скелетный каркас (рис. 28.9, А; 28.10). Специализированные фагоциты способны реабсорбировать кальцит из склеритов. Все склериты, включая те, что выступают над поверхностью тела как бугорки или иглы (включая иглы морских ежей), являются эндоскелетными и поэтому покрыты эпидермисом.

Некоторые морские звезды имеют специализированные сложные членистые склериты, называемые паксиллами и педицелляриями. **Паксиллы** покрывают аборальную поверхность многих морских звезд, таких, как *Luidia*, *Astropecten* и *Goniaster*, которые

зарываются в осадок (см. рис. 28.5, А; 28.9, В, Г). Каждая паксилла напоминает миниатюрный грибок с ножкой, прикрепленной к поверхности животного, и зонтиковидным куполом, развернутым сверху (рис. 28.9, В). По периметру зонтик паксиллы несет крохотные подвижные иголки. Зонтики соседних паксилл примыкают один к другому и совместно образуют «вторую кожу» поверх обычной стенки тела. Заполненное водой пространство между этой, второй, кожей и самим телом защищено от проникновения осадка и в нем помещаются тонкие нежные жабры. Это разветвленное пространство вентилируется эпидермальными ресничками (см. рис. 28.9, В).

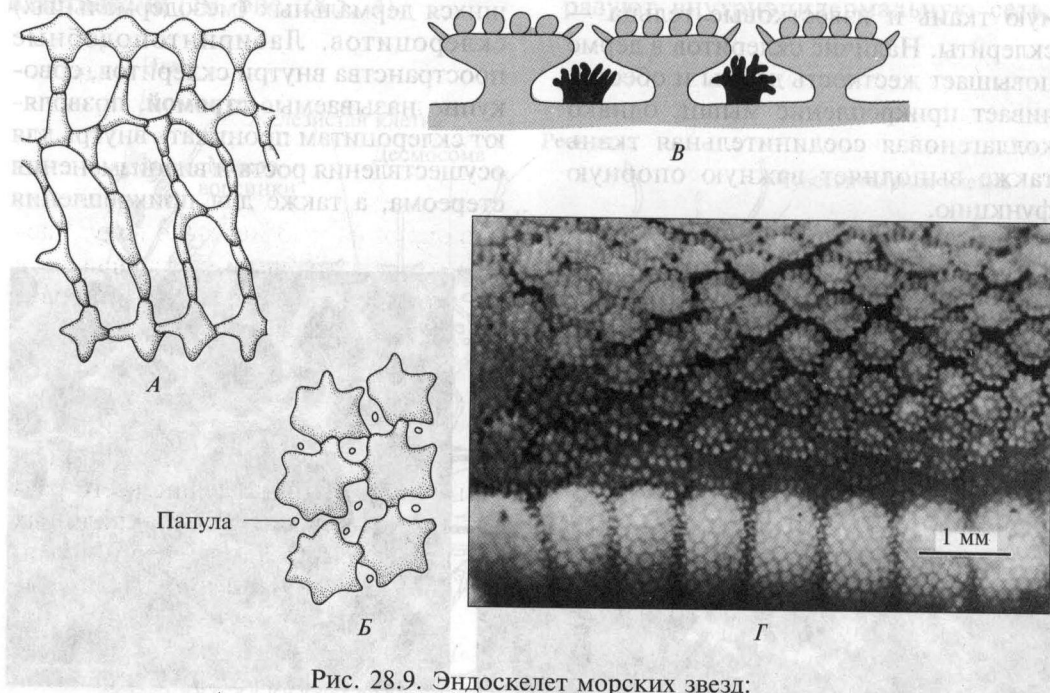


Рис. 28.9. Эндоскелет морских звезд:

А — решетка из скелетных склеритов в руке морской звезды (Asteriidae); В — небольшая секция эндоскелета морской звезды (Paxillosida); Г — схема вертикального среза через аборальную стенку тела *Luidia*, демонстрирующая три паксиллы. Приподнятые склериты грибовидной формы несут небольшие, округлые иглы на поверхности и плоские, подвижные иглы по краю. Разветвленные папулы (черные) располагаются в пространствах под паксиллами; Г — вид с поверхности паксилл *Astropecten* (ср. с рис. 28.5, А; 28.9, В) (А — по Fisher из Hyman L. H. 1955; Б — по Hyman, 1955. The Invertebrates. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

Педицеллярии представляют собой подвижные сложные склериты, функционирующие как щипцы. Они располагаются на поверхности тела таких морских звезд, как *Asterias*, *Pycnopodia* и *Pisaster*, и используются главным образом для того, чтобы защищать аборальную поверхность от оседающих на него личинок и других маленьких животных. Такие педицеллярии обычно состоят из короткого, толстого стебелька, увенчанного обычно двумя, иногда тремя небольшими подвижными склеритами, имеющими форму хватательных челюстей (рис. 28.10; 28.11, В). Педицеллярии могут быть рассеяны по всей аборальной поверхности или же локализованы на поверхности игл, обычно формируя венчик вокруг основания каждой иглы (см. рис. 28.11, А, Б; 28.16, Б). Лишенные стебелька сидячие педицеллярии с двумя челюстями у каждой имеются у нескольких видов (Valvatida).

ВОДНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА (ВСС) (= АМБУЛАКРАЛЬНАЯ СИСТЕМА)

Водно-сосудистая система морских звезд, как и у всех иглокожих, состоит из гидравлических локомоторных трубчатых ножек и пентамерно расположенных внутренних целомических каналов (рис. 28.12, А). К внутренним каналам относится околоротовой **кольцевой канал**, от которого в каждую руку протягивается **радиальный канал**. От радиального канала перпендикулярно к нему отходят **латеральные каналы**, каждый из которых оканчивается луковичеобразной **ампулой**, амбулакральной ножкой и иногда присоской. **Каменистый канал** поднимается от кольцевого канала к аборальной стороне и открывается в ма-



Рис. 28.10. Asteroidea, педицеллярия.

Функциональная анатомия педицеллярии *Asterias* (изменено и перерисовано из Hyman, 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

ленькую камеру — **мадрепоровую ампулу**, которая соединяется с **мадрепоровой пластинкой**, специализированным пористым склеритом, расположенным на поверхности диска. Пory мадрепоровой пластинки открываются в окружающую морскую воду. Часто яркоокрашенная и бросающаяся в глаза мадрепоровая пластинка неравномерно покрыта бороздками и напоминает одиночный каменистый (мадрепоровый) коралл. Вся ВСС выстлана жгутиковым миоэпителием и таким образом она является и мышечной, и ресничной. Мышцы лучше всего развиты в ампулах и амбулакральных ножках, а вызываемые ресничками токи воды во внутренних каналах выполняют транспортную функцию. ВСС хорошо развита у морских звезд и служит для локомоции, временного прикрепления к субстрату, ловли добычи и для газообмена.

Каждый латеральный канал имеет клапан и оканчивается в ампуле и амбулакральной ножке (рис. 28.12, Б, В). Ампула представляет собой маленький

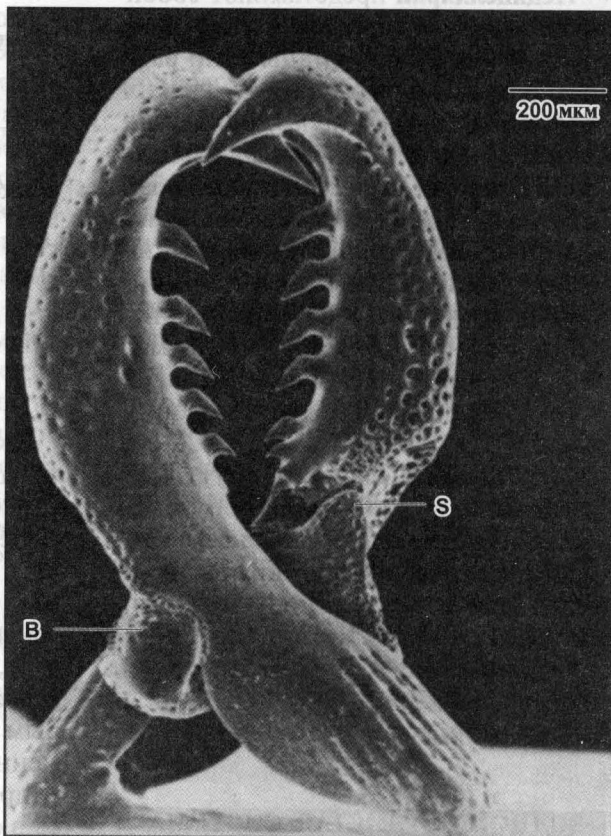
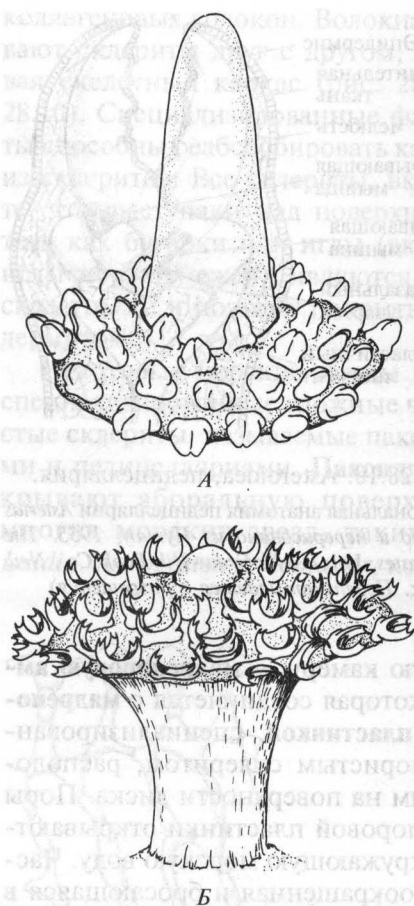


Рис. 28.11. Asteroidea, педицеллярии. Ловчие педицеллярии *Stylasterias forreri*:

A — венчик педицеллярий вокруг иглы в покое состоянии; *B* — венчик поднимается при стимуляции потенциальной жертвой; *B* — сканирующая электронная микрофотография челюстей; *B* — базальный участок; *S* — место прикрепления мышцы (*A* и *B* — из Chia F.-S. и Amerongen H. 1975. On the prey-catching pedicellariae of a starfish, *Stylasterias forreri*. Can. J. Zool. 53: 748—755.

Воспроизведено с разрешения Национального Исследовательского Совета Канады)

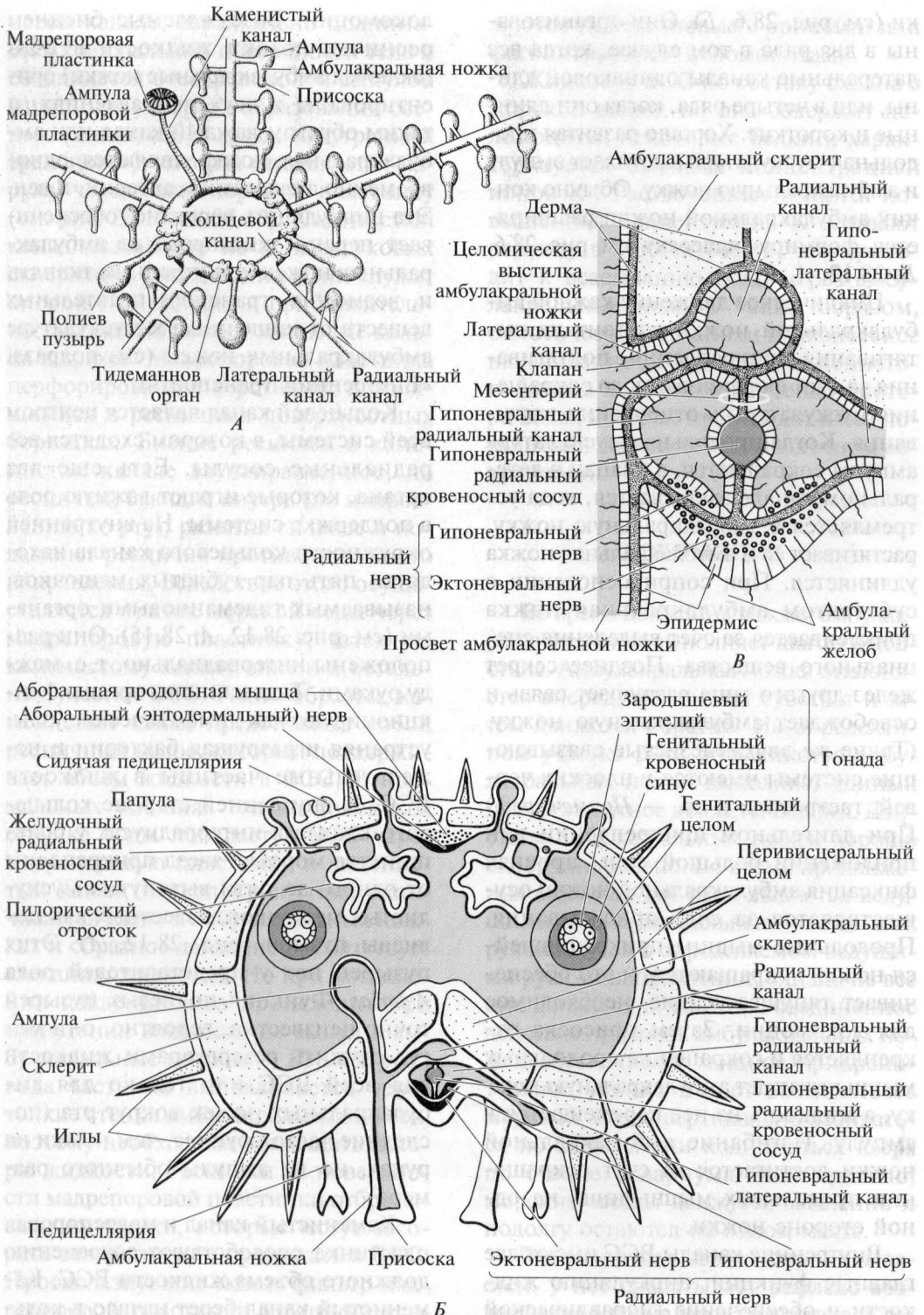
мускулистый мешочек, который выступает в перивисцеральный целом. Ампула открывается непосредственно в канал, который тянется вниз между амбулакральными склеритами в амбулакральную ножку. **Амбулакральные склериты** образуют дно амбулакраль-

ной бороздки, они образуют вдающийся внутрь амбулакральные желоб (см. рис. 28.16, *A*, *B*); радиальный канал располагается с оральной стороны от склеритов (рис. 28.12, *B*, *B*).

Амбулакральные ножки поднимаются со дна амбулакральной борозд-

Рис. 28.12. Asteroidea, водно-сосудистая система и радиальные органы:

A — схема водно-сосудистой системы; *B* — схема поперечного среза руки морской звезды; *B* — увеличенное изображение амбулакральной области *B*



ки (см. рис. 28.6, Б). Они организованы в два ряда в том случае, когда все латеральные каналы одинаковой длины, или в четыре ряда, когда они длинные и короткие. Хорошо развитая продольная мускулатура выстилает ампулу и амбулакральную ножку. Обычно кончик амбулакальной ножки расширяется, формируя **присоску** (см. рис. 28.6, Б; 28.12, А, Б).

Циклическое движение каждой амбулакальной ножки состоит из вытягивания-прикрепления, подтягивания за счет форсированного сокращения мускулатуры и отцепления-вытягивания. Когда продольная мускулатура ампулы сокращается, а клапан в латеральном канале закрывается, вода устремляется в амбулакральную ножку, растягивает ее и амбулакральная ножка удлиняется. При соприкосновении с субстратом амбулакральная ножка приклеивается за счет выделения специального вещества. Позднее секрет желез другого типа разрушает связь и освобождает амбулакральную ножку. (Такие же двухжелезистые связывающие системы имеются у плоских червей, гастротрих и др. — *Примеч. ред.*) При длительном прикреплении или приложении большой силы прочная фиксация амбулакальной ножки осуществляется за счет присасывания. Продольные мышцы прикрепившейся ножки сокращаются, и это обеспечивает тянущее усилие, необходимое для локомоции. Затем присоска открепляется и сокращение продольных мышц вытягивает амбулакральную ножку, а жидкость из нее перемещается в ампулу. Изгибание амбулакальной ножки достигается за счет сокращения продольных мышц лишь на одной стороне ножки.

Внутренние каналы ВСС имеют две главные функции: циркуляцию жидкости и обеспечение гидравлической

локомоции. Возбуждаемые биением ресничек потоки жидкости в ВСС (включая амбулакральные ножки) ориентированы в двух направлениях, и таким образом каждый канал или амбулакральная ножка являются одновременно аналогами и артерий, и вен. Эта циркуляция, вероятно, обеспечивает перенос кислорода из амбулакральных ножек к внутренним тканям, и, возможно, транспорт питательных веществ от кишечника к мускулатуре амбулакральных ножек (см. подразд. «Внутренний транспорт»).

Кольцевой канал является центром всей системы, в котором сходятся все радиальные сосуды. Есть еще два органа, которые играют важную роль в поддержке системы. На внутренней окружности кольцевого канала находятся пять пар губчатых мешочков, называемых тидеманновыми органами (см. рис. 28.12, А; 28.15). Они расположены интеррадиально, т.е. между руками. Тидеманновы органы функционируют как лимфатические узлы, устраняя и разрушая бактерии и нежелательные частицы в жидкости ВСС. К внутренней стороне кольцевого канала в интеррадиусах у большинства морских звезд прикреплены от одного до пяти вытянутых мускулистых мешочков, известных как полиевы пузыри (рис. 28.12, А). Этих пузырей нет у представителей рода *Asterias*. Функция полиевых пузырей точно неизвестна, вероятно, они могут служить резервуарами жидкости для всей ВСС или только для амбулакральных ножек вокруг рта (последние часто крупнее, чем ножки на руках, но их ампулы обычного размера).

Каменистый канал и мадрепоровая пластинка способствуют сохранению должного объема жидкости ВСС. Каменистый канал берет начало в коль-

цевом канале, вертикально поднимается к аборальной поверхности тела и соединяется с мадрепоровой ампулой (принимая участие в образовании осевого канала; см. подразд. «Внутренний транспорт»), которая открывается наружу через мадрепоровую пластинку (см. рис. 28.12, А; 28.15). Каменистый канал назван так из-за известковых склеритов в своей стенке. Они служат опорой стенке канала приблизительно так, как это делают хрящевые кольца в трахее. Мадрепоровая пластинка перфорирована отверстиями, находящимися в ресничных поверхностных бороздках. Биение ресничек в каменистом канале двунаправленное, но реснички, бьющие внутрь (по направлению ко рту), развиты сильнее и подавляют реснички противоположного направления. Вследствие этого осуществляется приток морской воды через мадрепоровую пластинку, затем по каменистому каналу вниз и в остальные участки ВСС. Таким образом, каменистый канал представляет собой ресничный насос, который поддерживает объем жидкости в ВСС. В нормальных условиях только тоненькая струйка воды попадает в ВСС через мадрепоровую пластинку и каменистый канал, поскольку система оканчивается слепо в амбулакральных ножках и обратное давление препятствует втеканию жидкости. Но при повышении давления (это происходит при нагнетании жидкости из ампул в амбулакральные ножки. — *Примеч. ред.*) вода частично выдавливается через тонкие стенки амбулакральных ножек, поэтому необходимо возмещать потерю жидкости. Реснички на поверхности мадрепоровой пластинки отбрасывают крупинки, которые могут засорять отверстия или проникать в ВСС. Проскользнувшие сквозь фильтр мадрепоровой пластинки крупинки уда-

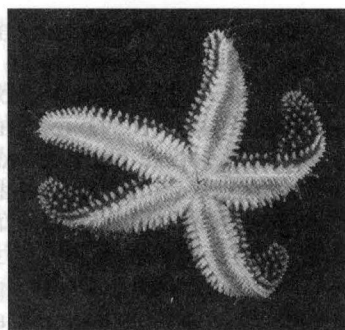
ляются тидеманновыми органами или фагоцитируются целомоцитами.

Жидкость ВСС по составу сходна с морской водой, но она содержит целомоциты, некоторые белки и характеризуется высокой концентрацией ионов K^+ . Растворенные белки и повышенная концентрация K^+ создают разницу в концентрации, что приводит к всасыванию воды через амбулакральные ножки. Таким образом, осмотический механизм и физическое накачивание ресничками каменистого канала позволяют возмещать потери воды, которые происходят из-за повышения давления при мышечном сокращении.

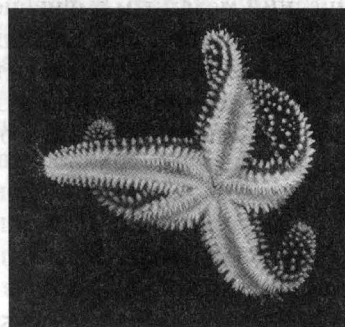
ЛОКОМОЦИЯ

Во время движения каждая амбулакральная ножка выполняет шаговое действие. Амбулакральная ножка отклоняется вперед, охватывает субстрат и затем движется обратно. На определенном участке руки большинство амбулакральных ножек выполняет единый шаг, и животное движется вперед. Действие амбулакральных ножек хорошо скоординировано. Во время продвижения одна или две руки являются ведущими и амбулакральные ножки всех рук движутся в определяемом ведущими руками направлении, однако не все они движутся в унисон. Объединенное действие присосок амбулакральных ножек обеспечивает мощное прикрепительное усилие и дает возможность морской звезде вертикально взбираться по камням или подниматься вверх по стенке аквариума. Как правило, морские звезды движутся медленно и подолгу остаются на одном месте.

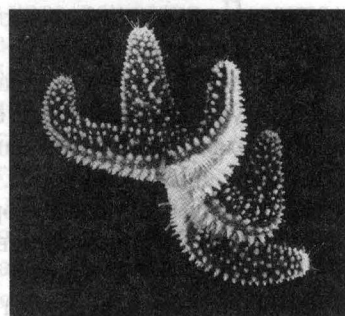
Если морская звезда опрокидывается, у нее срабатывает **рефлекс возвращения в нормальное положение**, в ре-



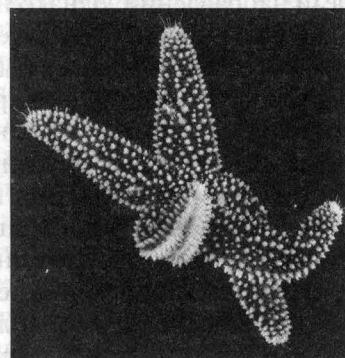
А



Б



В



Г

Рис. 28.13. Asteroidea, выпрямляющий рефлекс:

А — морская звезда *Asterias forbesi* экспериментально перевернутая оральной стороной вверх, закручивает кончики двух рук, чтобы привести их амбулакральные ножки в контакт с субстратом; Б — две руки в контакте с субстратом продвигаются под перевернутый диск, а оставшиеся три руки отталкиваются, чтобы перевернуть ее тело оральной стороной вниз (В и Г)

зультате которого она переворачивается и вновь приобретает положение оральной стороной вниз (рис. 28.13). Происходит это так: тонкие кончики одной или двух рук сплетаются, приводя свои амбулакральные ножки в контакт с субстратом, а как только они прикрепляются к субстрату, руки медленно пододвигаются под тело, переворачивая его на оральную поверхность. Морская звезда также может вернуть себе нормальное положение путем аркообразного изгибания своего тела, поднимаясь на кончиках рук и перекатываясь на оральную поверхность.

Амбулакральные ножки некоторых обитателей мягкого дна, таких, как *Astropecten* и *Luidia*, лишены присосок, поскольку они были бы бесполезны в мягком осадке. Вместо этого заострены кончики самих рук, что является адаптацией к обитанию в песке. Такие животные отталкиваются от субстрата амбулакральными ножками, расположенными вдоль лучей, и способны двигаться с высокой скоростью. С этим связано наличие двулопастных ампул, которые обеспечивают дополнительное усилие, необходимое для проникновения амбулакральных ножек в плотный субстрат.

ГАЗООБМЕН

Иглокожие — это, как правило, большие животные. Анаэробный обмен у них развит слабо, и они чув-

Рис. 28.14. Asteroidea, жабры и стенка тела.

Папула, функционирующая как жабра, и аборальная стенка тела в вертикальном срезе (с изменениями из Cuénot L. 1948. *Échinodermes*. In Grassé, P. (Ed.): *Traité de Zoologie*, Vol. XI. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения)



ствительны к наличию кислорода. Для интенсификации газообмена все они обладают жабрами. Жабры представляют собой полые, тонкие выросты (или выпячивания) стенки тела, которые вентилируются морской водой снаружи и целомической жидкостью изнутри. Целомическая жидкость (а не

кровь) является главным транспортным средством для газов. В типичном случае каждая большая целомическая полость имеет свои собственные, отдельные, специализированные жабры. Амбулакральные ножки являются жабрами для ВСС всех иглокожих, включая морских звезд.

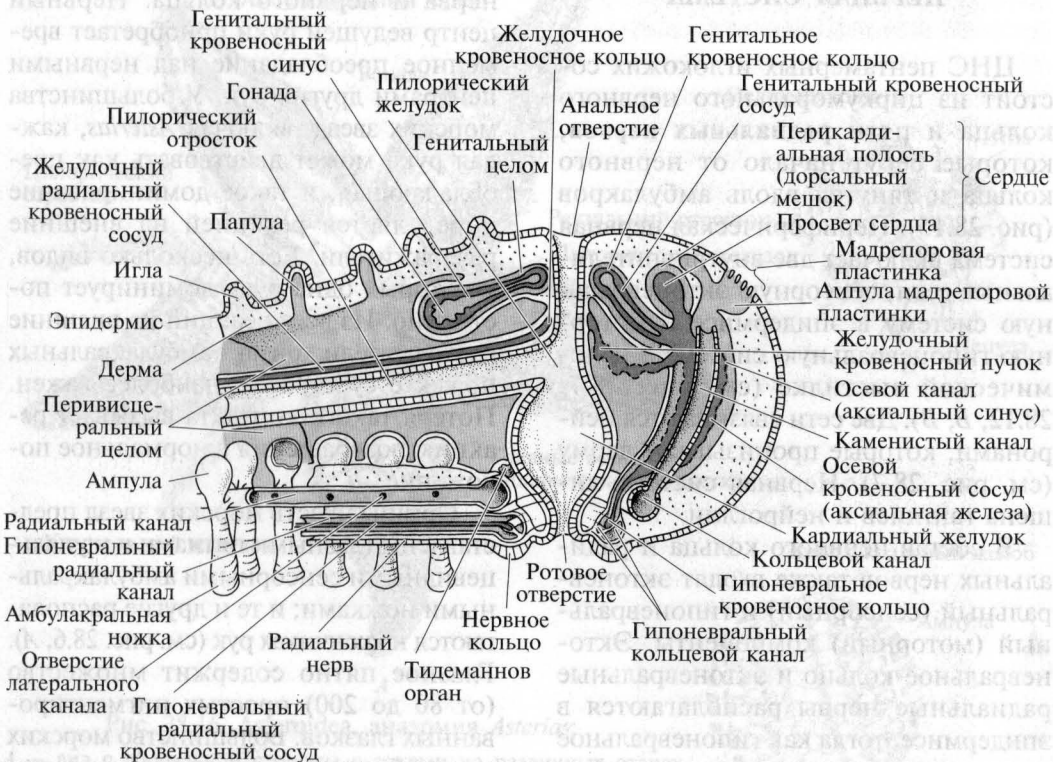


Рис. 28.15. Asteroidea, диаграмма внутренней анатомии пищеварительного тракта, гонад и кровеносной системы

У морских звезд специализированные жабры, связанные с перивисцеральным целомом, называются **папулами** и располагаются на аборальной поверхности мясистых рук (рис. 28.14; 28.15; см. рис. 28.9, *Б, В*; 28.12, *Б*). Папула напоминает амбулакральную ножку, но она лишена присоски и является прямым отростком перивисцерального целома, а не ВСС (рис. 28.14). Иногда папулы разветвлены, а у видов с паксиллами они располагаются в заполненном водой жаберном пространстве под «второй кожей» (см. рис. 28.9, *В*). Папулы поставляют кислород к перивисцеральному целому, вентилируя кишечник, гонады и мышцы диска и рук.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ЦНС пентамерных иглокожих состоит из циркуморального нервного кольца и пяти **радиальных нервов**, которые берут начало от нервного кольца и тянутся вдоль амбулакров (рис. 28.15). Периферическая нервная система включает две внутриэпителиальные сети, сенсорную эктоневральную систему в эпидермисе и моторную гипоневральную систему в целомической выстилке (см. рис. 28.7; 28.12, *Б, В*). Две сети связываются нейронами, которые пронизывают дерму (см. рис. 28.7). Нервная система лишена ганглиев и нейроглии.

В состав нервного кольца и радиальных нервов также входят эктоневральные (сенсорный) и гипоневральные (моторный) компоненты. Эктоневральное кольцо и эктоневральные радиальные нервы располагаются в эпидермисе, тогда как гипоневральное кольцо и гипоневральные радиальные нервы находятся в выстилке целома — в стенке гипоневрального целомиче-

ского кольца и радиальных целомиических каналов (см. рис. 28.7; 28.12, *Б, В*). Моторный компонент радиального нерва иннервирует ампулы, амбулакральные ножки и мышцы стенки тела, в то время как сенсорная часть воспринимает информацию, поступающую от чувствительных клеток и органов чувств.

Экспериментальные исследования свидетельствуют о том, что для скоординированного движения амбулакральных ножек требуются неповрежденные радиальные нервы и нервное кольцо. Эти структуры обеспечивают начало шагового движения амбулакральной ножки и контролируют направление такого движения. Каждая рука имеет моторный центр, вероятно, в месте соединения радиального нерва и нервного кольца. Нервный центр ведущей руки приобретает временное преобладание над нервными центрами других рук. У большинства морских звезд, включая *Asterias*, каждая рука может действовать как преобладающая, и такое доминирование определяется реакцией на внешние раздражители. Есть несколько видов, у которых одна рука доминирует постоянно. Из всех реакций на внешние раздражители контакт амбулакральных ножек с субстратом наиболее важен. Потеря такого контакта вызывает реакцию возвращения в нормальное положение.

Органы чувств морских звезд представлены глазными пятнами и щупальцевидными сенсорными амбулакральными ножками; и те и другие располагаются на кончиках рук (см. рис. 28.6, *А*). Глазное пятно содержит множество (от 80 до 200) простых пигментированных глазков. Большинство морских звезд обладает положительным фототаксисом, хотя его интенсивность варьирует у разных видов. Отдельные

сенсорные клетки широко разбросаны на всем протяжении эпидермиса и, вероятно, функционируют как рецепторы световых, тактильных и химических раздражителей. Такие клетки преобладают в присосках амбулакральных ножек и вдоль краев амбулакрального желоба, где насчитывается около 70 000 чувствительных клеток на 1 мм^2 .

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система пентамерных морских звезд занимает большую часть пространства внутри диска и рук (рис. 28.15; 28.16, А). Рот распо-

лагается в центре округлой жесткой **перистомиальной перепонки**, мускулистой и снабженной сфинктером. Он открывается в короткий пищевод, который ведет в обширный желудок, занимающий большую часть диска. Горизонтальной перетяжкой желудок разделен на обширный оральный **кардиальный желудок** и меньший, уплощенный аборальный **пилорический желудок**. Стенки железистого кардиального желудка пронизаны мешочками и связаны с амбулакральными склеритами каждой руки парой треугольных мезентериев, называемых желудочными лигаментами. В меньший, аборальный пилорический желудок, часто пятилучевой формы, впадают

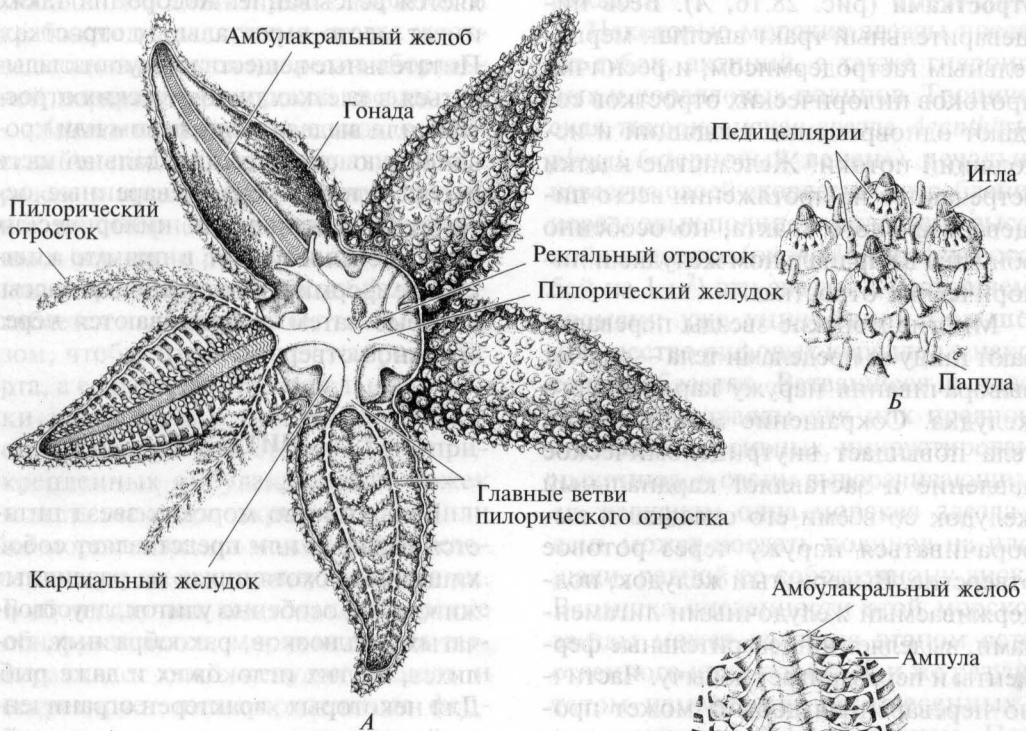


Рис. 28.16. Asteroidea, анатомия *Asterias*:

А — вид с аборальной стороны с руками на различных этапах раскрытия; Б — увеличенное изображение небольшого участка аборальной поверхности; В — внутренняя сторона руки, демонстрирующая амбулакральный желоб и ампулы с каждой стороны

протоки от пары пилорических слепых отростков каждой руки (см. рис. 28.15; 28.16, А). **Пилорические отростки** (в русскоязычной литературе их часто называют печеночными отростками. — *Примеч. ред.*) представляют собой вытянутые, полые, разветвленные выросты пилорического желудка (см. рис. 28.12, Б). Каждый отросток подвешивается парой дорсальных мезентериев в перивисцеральном целоме руки. От пилорического желудка отходит короткий, трубчатый кишечник и соединяется с прямой кишкой, которая открывается в центре аборального диска очень маленьким анальным отверстием. Прямая кишка обычно несет несколько мелких или крупных карманов, называемых **ректальными отростками** (рис. 28.16, А). Весь пищеварительный тракт выстлан мерцательным гастродермисом, и реснички протоков пилорических отростков создают одновременно входящий и исходящий потоки. Железистые клетки встречаются на протяжении всего пищеварительного тракта, но особенно обильны в кардиальном желудке и пилорических отростках.

Многие морские звезды переваривают пищу за пределами тела — за счет выворачивания наружу кардиального желудка. Сокращение мышц стенки тела повышает внутрицеломическое давление и заставляет кардиальный желудок со всеми его складками выворачиваться наружу через ротовое отверстие. Вывернутый желудок, поддерживаемый желудочными лигамен-тами, выделяет пищеварительные ферменты и переваривает добычу. Частично переваренная добыча может продвигаться в желудок за счет втягивания, или же густой бульон, в который превращается добыча, может поступать внутрь по ресничным желобкам желудка. Когда поглощение пищи за-

вершается, желудочные мышцы сокращаются, втягивая желудок обратно. Примитивные морские звезды (например, *Astropecten* и *Luidia*), которые не могут выворачивать свои желудки, проглатывают добычу (мелких моллюсков) целиком и переваривают их внутри тела в желудке. Раковины и другой неподдающийся перевариванию материал затем выбрасывается через рот.

Пищеварение у морских звезд главным образом внеклеточное. Пищеварительные ферменты продуцируются желудком и пилорическими отростками. Продукты частичного внеклеточного пищеварения в желудке поступают в пилорические отростки, где завершается пищеварение и осуществляется всасывание. Абсорбция также имеет место в ректальных отростках. Питательные вещества могут откладываться в клетках пилорических отростков или выделяться в целом или кровеносную систему для дальнейшего распределения. Непереваренные остатки из желудка или пилорических отростков поступают в прямую кишку, где формируются каловые массы, которые затем выбрасываются через анальное отверстие.

ПИТАНИЕ

Большинство морских звезд питается падалью или представляет собой хищников, охотящихся на различных животных, особенно улиток, двусторчатых моллюсков, ракообразных, полихет, других иглокожих и даже рыб. Для некоторых характерен ограниченный рацион, тогда как другим свойствен широкий ряд захватываемых жертв, однако и они высказывают предпочтения, зависящие от пригодности пищи. Например, чилийская

морская звезда *Meyenaster* потребляет 40 видов иглокожих и моллюсков. Большинство морских звезд обнаруживает добычу и определяет ее местонахождение благодаря веществам, которые жертва выделяет в воду, и многие виды, на которых охотятся морские звезды, развили в ходе эволюции ответные реакции избегания медленно движущихся морских звезд. Некоторые морские звезды, обитающие на мягком дне, включая виды родов *Luidia* и *Astropecten*, способны найти зарывшуюся жертву и затем раскопать субстрат, чтобы добраться до нее. *Stylasterias forreri* и *Astrometis sertulifera* из западного побережья Соединенных Штатов Америки, а также *Leptasterias tenera* — с восточного побережья — хватают небольших рыб, амфипод и крабов педицелляриями, когда жертва останавливается напротив аборальной поверхности морской звезды.

Asterias и родственные виды семейства Asteriidae поедают главным образом защищенную добычу, такую, как двустворчатые моллюски, устрицы и усоногие раки. Во время питания морская звезда аркообразно изгибается над моллюском таким образом, чтобы тот оказался напротив ее рта, а ее руки и амбулакральные ножки в это время прикрепляются к створкам с разных сторон. Тяга прикрепленных амбулакральных ножек может слегка приоткрыть створки или же морская звезда может найти естественную щель между створками. В обоих случаях как только отверстие обнаруживается, морская звезда выворачивает свой желудок в щель и секретирует пищеварительные ферменты на мягкие части моллюска, переваривая его в его же собственной раковине. Вывернутый кардиальный желудок некоторых морских звезд способен протиснуться в щель диа-

метром 0,1 мм. Когда мышцы-аддукторы моллюска оказываются переваренными, щель между створками раковины увеличивается, а желудок продвигается дальше. Японским видам *Asterias* требуется от 2,5 до 8 ч, в зависимости от вида моллюска, чтобы переварить добычу целиком.

Морские звезды имеют важное экономическое значение как хищники, которые пожирают устриц. Время от времени морских звезд приходится удалять из коммерческих устричных банок при помощи инструмента, напоминающего широкую швабру, которая волочится по дну. Морские звезды запутываются или хватают нити «швабры» своими педицелляриями, поднимают их на поверхность и уничтожают.

Некоторые морские звезды поедают губок, актиний, а также гидроидных и коралловых полипов. Тропическая тихоокеанская звезда *Acanthaster planci* («терновый венец») печально известна своей скоростью потребления коралловых полипов. Благодаря высокой плотности (около 15 взрослых особей на 1 м²) эти звезды к настоящему времени уже уничтожили большое количество рифовых кораллов в некоторых областях. Ветвящиеся и пластинчатые кораллы для них предпочтительнее массивных, инкрустированных типов, и своим выворачивающимся желудком одна морская звезда в день может поесть полипов на площади, равной ее собственному диску. Вспышка численности этой морской звезды может являться этапом естественного круговорота или же результатом изменений, привнесенных в окружающую среду человеком. Последние данные свидетельствуют о том, что вспышки численности совпадают с массовым развитием планктона. Такие «расцветы» планктона связаны со

стоком в воду питательных веществ естественного происхождения или попадающих в воду в результате смыва обильными дождями с сельскохозяйственных угодий.

Небольшое число видов морских звезд питается взвешенным в толще воды планктоном и детритом (*Echinaster*, *Henricia*, *Porania*), тогда как другие поглощают осажженный материал (*Ctenodiscus*, *Goniaster*), контактирующий с поверхностью тела. Этот материал улавливается слизью и затем перемещается ресничками эпидермиса по направлению к оральной поверхности. По достижении амбулакральных желобов нагруженные пищей нити слизи ресничными токами переносятся ко рту. Некоторые морские звезды, такие, как *Astropecten* и *Luidia*, первично являющиеся хищниками, используют ресничное питание как дополнительное.

Выворачивающийся наизнанку желудок представляет собой эффективный орган питания для многих всеядных и нехищных морских звезд. Морская звезда *Patiria miniata* с западного побережья Америки расстилает свой желудок по дну, переваривая попадающиеся органические вещества. Подобным же образом тропическая «звезда-подушка» *Culcita* и *Oreaster*, которые населяют коралловые рифы, питаются губками, водорослевым войлоком и органическими пленками.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Внутренний транспорт газов и питательных веществ у морских звезд, как и у других иглокожих, обеспечивается главным образом за счет целомической циркуляции. Кровеносная система, свойственная иглокожим, у морских звезд находится в рудимен-

тарном состоянии, но несмотря на это, она может играть роль в транспорте питательных веществ. Обе системы (амбулакральная и кровеносная. — *Примеч. ред.*) подчиняются радиальной симметрии тела иглокожих. Это обозначает, что в обеих системах от кольца или общей полости в диске отходят радиальные ответвления в руки. Насосы для обеих систем (сердце для кровеносной системы и каменистый канал для ВСС) очевидно располагаются в диске. Радиальные ветви обеих систем оканчиваются слепо в кончиках рук. Как же целомическая жидкость и кровь возвращаются в диск?

В целомической системе реснички создают двунаправленный поток в каждом из каналов, таким образом каждый одновременно является и «артерией», и «веней». Движение крови происходит за счет сокращения мускулатуры, но детали этого процесса у морских звезд изучены недостаточно. Исследование кровообращения у голотурий демонстрирует, что ток крови по сосудам периодически усиливается и ослабевает (что говорит о наличии ритмики, сходной с сердечной. — *Примеч. ред.*).

ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ПОЛОСТИ

Морские звезды обладают четырьмя целомическими циркуляторными системами (см. рис. 28.15): описанная ранее ВСС, которая снабжает локомоторные мышцы амбулакральных ножек; перивисцеральный целом, который заполняет диск и руки и снабжает внутренние органы; гипоневральный целом, по которому циркулирует жидкость, омывающая гипоневральную нервную систему и генитальный целом, снабжающий гонады. Реснички целомической выстилки обеспечивают

движение жидкости в двух направлениях во всех четырех компартментах.

Обширный **перивисцеральный целом** диска и рук окружает и омывает кишечник, наружные стенки гонад и ампулы амбулакральных ножек. Папулы представляют собой аборальные выпячивания этого целома. Перивисцеральный целом, несомненно, важен для транспорта газов, а также, возможно, питательных веществ.

Каналы (также называемые синусами) **гипоневрального целома** анатомически схожи с таковыми ВСС, однако эквиваленты ампул и амбулакральных ножек отсутствуют (см. рис. 28.15), и, по большей части, каналы гипоневрального целома парные, с разделенными мезентерием левой и правой частями (см. рис. 28.12, *Б, В*; 28.15). Компонентами гипоневрального целома являются **гипоневральный кольцевой канал** (гипоневральный кольцевой синус), который сопровождает гипоневральное нервное кольцо, и **гипоневральный радиальный канал** (гипоневральный радиальный синус) вдоль гипоневрального компонента радиального нерва в каждой руке. Гипоневральные (моторные) нейроны нервного кольца и радиальных нервов лежат в целомической выстилке гипоневрального кольца и радиальных каналов (см. рис. 28.12, *Б, В*). Ветви гипоневрального радиального канала, называемые **гипоневральными латеральными каналами** (маргинальные каналы), латерально проходят внутри дермы (см. рис. 28.12, *Б, В*; 28.14). Вертикальный канал, называемый **аксиальным каналом** (осевой синус), располагается рядом с каменистым каналом и соединяет гипоневральный кольцевой канал с мадрепоровой ампулой и мадрепоровой пластинкой (см. рис. 28.15). Благодаря тому что примыкающие друг к другу каменис-

тый канал и аксиальный канал вместе открываются в ампулу мадрепоровой пластинки, две системы — ВСС и гипоневральный целом — здесь объединяются и контактируют с внешней средой (см. рис. 28.25). Ток целомической жидкости осуществляется главным образом из аксиального канала в каменистый канал и оттуда в ВСС.

Гипоневральный целом иногда называют перигемальным целомом, поскольку гемальный (кровеносный) сосуд подвешен в мезентерии между двумя половинками каждого канала (см. рис. 28.12, *Б, В*). Однако кровеносные сосуды также располагаются в мезентериях перивисцерального целома, особенно в стенке пилорических отростков и в генитальном целоме (см. рис. 28.15).

Генитальный целом (см. рис. 28.15) состоит из небольшого аборального **генитального кольцевого канала**, от которого в гонады тянутся **генитальные радиальные каналы**. Эволюционно генитальный целом берет начало в левом метацикле, но у взрослых особей он независим и не имеет явной связи с каким-либо другим целомом.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система морских звезд включает три набора сосудов. Каждый набор состоит из окружающего кишечник кровеносного кольца в диске и пяти радиальных сосудов, иногда ветвящихся. Это гипоневральное кровеносное кольцо, желудочное кровеносное кольцо и генитальное кровеносное кольцо (см. рис. 28.15). Три кольца объединяются в диске общим вертикальным осевым сосудом, который соединяется с сердцем на аборальной стороне (см. рис. 28.15).

Гипоневральное кровеносное кольцо подвешено в мезентерии между

двумя половинками гипоневрального кольцевого канала (см. рис. 28.15). В диске оно сливается с оральным концом осевого кровеносного сосуда. **Гипоневральный радиальный кровеносный сосуд** ответвляется от кровеносного кольца в каждую из пяти рук. Каждый радиальный кровеносный сосуд располагается в мезентерии между половинками гипоневрального радиального канала (см. рис. 28.12, Б, В). Поскольку гипоневральная (моторная) нервная система находится в стенке гипоневрального целома (см. рис. 28.12, В), предполагают, что гипоневральное кровеносное кольцо и радиальные сосуды снабжают нервы кислородом и питательными веществами.

Желудочное кровеносное кольцо опоясывает кишечник на аборальной стороне пилорического желудка (см. рис. 28.15). От кольца отходит одна пара радиальных кровеносных сосудов в каждую руку. Затем они разветвляются на две пары, по одной паре для каждой ветви пилорического отростка (см. рис. 28.12, Б). Два специализированных сосуда, называемые **желудочными кровеносными пучками**, пересекают перивисцеральный целом и соединяют желудочное кровеносное кольцо с осевым кровеносным сосудом и сердцем (см. рис. 28.15). Поверхность этих сосудов несет пучок слепо замкнутых дивертикулов, покрытых подоцитами. Функциональное значение желудочных кровеносных пучков неизвестно, но если они являются местами ультрафильтрации, ультрафильтрат будет поступать в перивисцеральный целом, лишенный метанефридиального протока. Возможно такой ультрафильтрат, если он существует, переносит питательные вещества от пилорических отростков в целомическую жидкость для дальнейшего распределения между выстилающими целом тканями.

Аборальное **генитальное кровеносное кольцо** (см. рис. 28.15) и пять пар **генитальных радиальных кровеносных сосудов** снабжают кровью десять гонад. Каждый радиальный сосуд формирует генитальный кровеносный синус в пространстве между зачаточным эпителием гонады и генитальным целомом (см. рис. 28.12, Б).

Три кровеносных кольца объединяются вертикальным **осевым кровеносным сосудом** (аксиальная железа), который лежит в стенке аксиального канала (см. рис. 28.15). Осевого кровеносного сосуда, аксиального канала и каменистый канал объединяются друг с другом в одной и той же области внутри тела и таким образом не смешиваются с какими-либо *радиальными* ветвями кровеносной или целомической систем. Осевого кровеносного сосуда, как и желудочные кровеносные пучки, покрыт подоцитами и, вероятно, является местом ультрафильтрации. Если кровяной ультрафильтрат вырабатывается, то он поступает в аксиальный канал и транспортируется за счет ресничной активности по всему гипоневральному целому, возможно снабжая питательными веществами гипоневральные нервы.

Сердце располагается на вершине осевого кровеносного сосуда, над всеми тремя кровеносными кольцами и непосредственно под мадрепоровой пластинкой, но с одной стороны. Эволюционно оно возникает как полая сфера (личиный пульсирующий пузырек), стенка которой впячивается приблизительно так, как это происходит при образовании гастролы. Полость, образовавшаяся в результате впячивания, представляет собой наполненный кровью просвет сердца, его внутреннюю стенку составляет миокард, а внешнюю — перикард. Между перикардом и миокардом располагается наполненная целомической жидкостью пери-

кардиальная полость (см. рис. 28.15). В терминологии, принятой в анатомии иглокожих, сердечный просвет носит название центрального кровеносного синуса, а остальная часть сердца представляет собой дорсальный мешок.

При температуре 25 °С сердце у *Asterias forbesi* совершает приблизительно 6 ударов в 1 мин, хотя детали циркуляции бесцветной крови неизвестны (существующие данные позволяют предполагать, что из гипоневрального ротового кольца кровь течет по радиальным кровеносным сосудам. Кровеносная система морских звезд незамкнутая. Достигнув конца лучей, кровь по системе лакун, находящихся между базальными пластинками эпителиев, перетекает в кровеносную сеть на поверхности пилорических выростов желудка. Оттуда она попадает в желудочное кровеносное кольцо, а затем перетекает в осевой кровеносный синус. Перикард развивается из правого переднего целома личинки — правого аксоцеля. Таким образом, и по своему происхождению перикард иглокожих вполне соответствует перикарду полухордовых. — *Примеч. ред.*). Кровь играет важную роль в транспорте и запасании питательных веществ.

Жидкости тела всех морских звезд, так же как и у всех иглокожих, изосмотичны морской воде. Их неспособность к осмотической регуляции препятствует обитанию большинства видов в устьях рек и в пресных водах. В целомической жидкости содержатся фагоцитарные целомоциты, поставляемые перитонеумом, которые образуют сгустки в ответ на повреждение тканей.

ЭКСКРЕЦИЯ

Сердце морских звезд, аксиальный канал и осевой кровеносный сосуд аналогичны сердцу, хоботковому це-

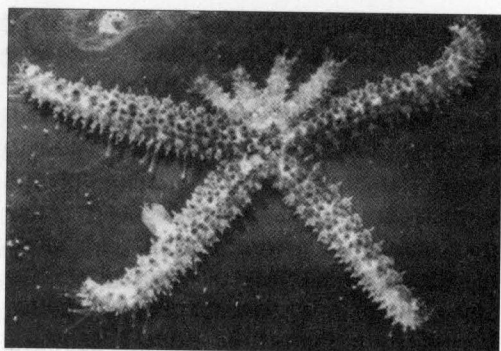
лону и гломерулюсу (рено-перикарду) полухордовых. Несмотря на то что единственным возможным местом выхода мочи является мадрепоровая пластинка, подтвержденных данных о том, что через ее поры выделяется наружу жидкость, не существует; скорее, верно обратное, как обсуждалось в описании водно-сосудистой системы. Таким образом, играет ли рено-перикард какую-либо роль в выделении продуктов обмена, если это вообще имеет место, у иглокожих достоверно не известно. Возможно, единственная роль кровеносной системы — транспорт питательных веществ, как указано ранее. Это один из многих вопросов функциональной морфологии иглокожих, требующих дальнейших исследований.

Морские звезды и другие иглокожие выделяют азот главным образом в форме аммиака, который диффундирует сквозь тонкие участки стенки тела, такие, как амбулакральные ножки и папулы. Другие азотсодержащие соединения (ураты), так же как и частицы других экскретов, могут захватываться и складываться целомотаками. Нагруженные продуктами обмена клетки мигрируют к тонким кончикам папул и, возможно, к амбулакральным ножкам. Кончик папулы затем сжимается и выдавливает пачку целомотаков наружу.

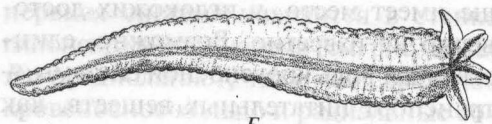
ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

РЕГЕНЕРАЦИЯ И КЛОНАЛЬНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ

Поврежденные морские звезды регенерируют очень легко, достраивая утерянные руки и поврежденные части диска. Виды рода *Asterias* могут отбрасывать руку при повреждении. В опы-



А



Б

Рис. 28.17. Asteroidea, клональная репродукция и регенерация:

А — регенерирующие руки у *Coscinasterias*, которые воспроизводятся за счет разделения диска; Б — автотомированная рука *Linckia*, регенерирующая диск и утраченные руки. На этой стадии регенерирующие особи называют «кометами» (Б — по Richters из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York*)

тах на *Asterias vulgaris* показано, что регенерация всей звезды целиком может иметь место, если имеется одна рука и одна пятая часть центрального диска. Если же фрагмент диска включает madreporovую пластинку, то регенерация будет успешной даже при наличии менее пятой части диска. Как только диск и кишечник восстанавливаются, животное способно возобновить питание еще до полной регенерации кишечника и руки. Завершение регенерации осуществляется медленно и иногда требует целого года для полного завершения.

Для некоторых морских звезд репродукция за счет разделения на части является нормальной формой бесполого размножения. При этом в плоскости деления происходит смягче-

ние соединительной ткани. Наиболее обычной формой деления является деление звезды пополам. Каждая половина затем регенерирует недостающие части диска и рук, хотя часто по ходу процесса появляются лишние руки (рис. 28.17, А). Виды рода морских звезд *Linckia* обычного в Тихом океане и других районах Мирового океана уникальны по своей способности отбрасывать руки целиком. Каждая отделенная рука может регенерировать новое тело (рис. 28.17, Б). Некоторые виды морских звезд размножаются клонально на личиночной стадии. Они развивают на личиночных руках почки (см. подразд. «Развитие»), которые дифференцируются в новых личинок.

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

За несколькими исключениями морские звезды являются раздельно-полоыми. Десять гонад, по две в каждой руке, напоминают пучки или виноградные грозди (см. рис. 28.16, А). У неразмножающихся особей гонады сморщены и занимают основания рук. Однако гонады половозрелых экземпляров заполняют руки почти полностью. Каждая гонада высвобождает гаметы через свой гонопор, обычно расположенный между основаниями рук, хотя гонопоры некоторых морских звезд открываются последовательно вдоль рук или на оральной поверхности. Существует несколько гермафродитных видов. К таким видам принадлежит, например, обычная европейская морская звезда *Asterina gibbosa*, являющаяся протандрическим гермафродитом.

Большинство морских звезд выводит яйца и сперму в морскую воду, где и осуществляется оплодотворение. Обычно они размножаются один раз

в году и единственная женская особь может выметать 2,5 млн яйцеклеток.

У большинства морских звезд выметанные яйцеклетки и последующие стадии развития планктонные. Некоторые морские звезды, особенно виды, обитающие в холодных водах, вынашивают крупные, богатые желтком яйца под аркообразно выгнутым телом, в аборальных карманах диска, в корзинках для вынашивания, сформированных иглами между основаниями рук, под паксиллами или даже в кардиальном желудке. У всех видов, вынашивающих яйца, развитие прямое. *Asterina gibbosa* не относится к вынашивающим яйца видам, хотя она прикрепляет свои яйца к камням и другим объектам, что тоже не является обычным для этой группы животных.

РАЗВИТИЕ

Ранние стадии развития соответствуют общим закономерностям, описанным во вступлении к главе. Эмбрионы морских звезд в большинстве случаев вылупляются из яиц и начинают плавать на стадии бластулы. Целом возникает из конечной части развивающейся первичной кишки как два латеральных мешочка, которые протягиваются назад по направлению к бластопору (= анусу). Маленький трубчатый отросток левого целома (протоцель + мезоцель = аксогидроцель) открывается на дорсальной поверхности как **гидропор**, представляющий собой личиночный нефридиопор. К моменту формирования целомических полостей и кишечника личинки реснички в покровах концентрируются в пределах ресничного шнура. Он представляет собой изогнутую полосу, которая идет по поверхности личинки, а позднее поднимается на вырос-

ты, называемые личиночными руками. В конце концов передняя вентральная часть ресничного шнура отделяется от остальной части и формирует отдельную **преоральную петлю**. На этом этапе билатерально-симметричная, питающаяся взвешенной в толще воды пищей личинка называется **бипиннарией** (рис. 28.18, А, В).

Ресничные шнуры служат временно и для локомоции, и для питания, а личиночные руки увеличивают их площадь. Фитопланктон и другие крошечные пищевые частички собираются и отбрасываются в сторону, противоположную биению ресничек, а затем транспортируются ко рту (рис. 28.18, В, Г).

Бипиннария становится **брахиолярией** с появлением трех дополнительных рук на переднем конце (рис. 28.18, В). Эти короткие руки (они называются брахиолами. — *Примеч. ред.*), вентральные по своему расположению, несут на концах клейкие клетки. Между основаниями рук расположен железистый клейкий диск, или присоска. Три руки и клейкий диск используются для прикрепления при оседании на дно. Как правило, именно брахиолярия представляет собой личиночную стадию, которая опускается на дно и претерпевает метаморфоз, однако у некоторых морских звезд, таких, как *Luidia* и *Astropecten*, оседание происходит на стадии бипиннарии.

МЕТАМОРФОЗ

Когда личинки морских звезд готовы осесть на дно, положительный фототаксис у них сменяется на отрицательный. При оседании брахиолярия прикрепляется передним концом к дну при помощи брахиол и присос-

ки, которые формируют прикрепительный стебелек (см. рис. 28.4, В).

При метаморфозе билатерально-симметричная личинка превращается в пентамерную ювенильную особь. При этом происходят утрата и рекон-

струкция личиночных тканей и морфогенез новых структур и формируется зачаток ювенильной звезды сзади на левой стороне тела (рис. 28.19). При этом левая сторона тела личинки становится оральной поверхностью,

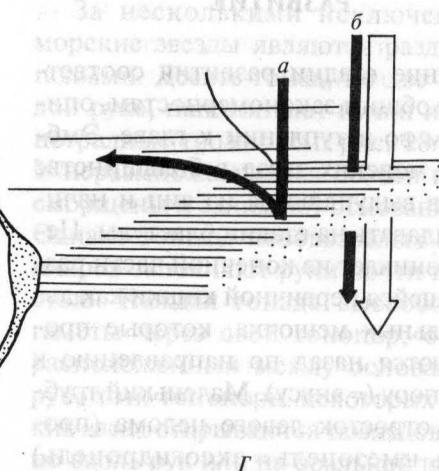
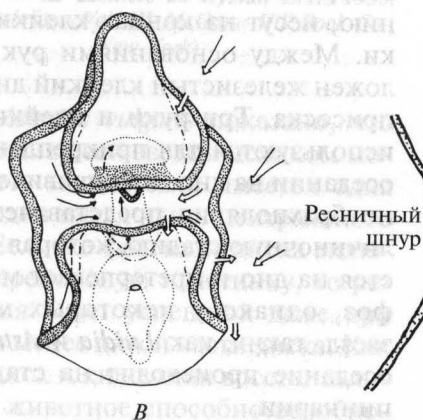
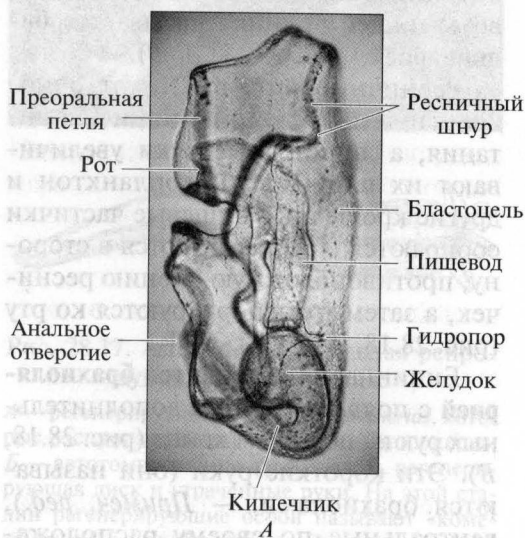


Рис. 28.18. Asteroidea, личинки и личиночное питание:

А — бипиннария *Asterias forbesi*, вид сбоку; Б — брахиолярия *Asterias*, вид с ventральной стороны; В — водные потоки (открытые стрелки) и траектории движения пищевых частиц (закрытые стрелки), создаваемые ресничным шнуром бипиннарии; Г — диаграмма сечения ресничного шнура личинки иглокожего, демонстрирующая поток воды (незаштрихованная стрелка), неподбранную частичку (залитая стрелка б) и частичку, уловленную при помощи ресничек (залитая стрелка а) (Б — изменено и перерисовано с разрешения, по Agassiz из Cuénot L. 1948. *Échinodermes*. In Grassé, P. (Ed.): *Traité de Zoologie*, Vol. XI. Masson et Cie, Paris; В и Г — из Strathman R. R., Jahn T. L. and Fonesca J. L. C. 1972. *Suspension feeding by marine invertebrate larvae: Clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus and trochophore*. Biol. Bull. 142: 505—519 and Strathmann R. R. 1975. *Larval feeding in echinoderms*. Am. Zool. 15: 717—730)

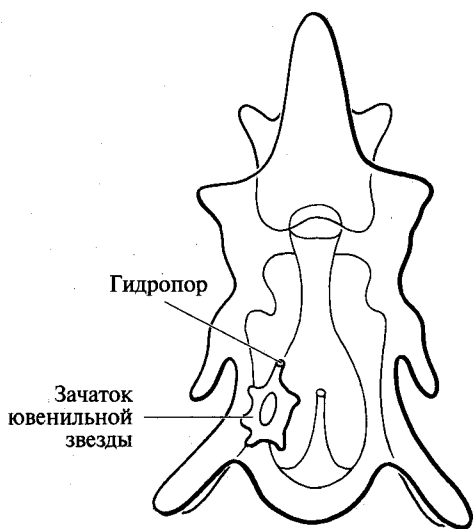


Рис. 28.19. Asteroidea, личиночный метаморфоз. Вид личинки с дорсальной стороны, демонстрирующий зачаток ювенильной звезды на левой стороне тела

а правая сторона аборальной. Часть личиночного кишечника сохраняется у ювенильной особи, однако личиночный рот и анальное отверстие утрачиваются и впоследствии формируются заново в своих новых положениях. Правый личиночный мезоцель дегенерирует, но левый протомезоцель (аксогидроцель), включая поровый канал и гидропор, сохраняется и видоизменяется в ВСС (см. рис. 28.4). Судьба других целомов была описана ранее. Руки ювенильной звезды представляют собой новые отростки стенки тела, не связанные с личиночными руками. В конце концов молодая морская звезда, менее 1 мм в диаметре, отделяется от личиночного стебелька и уползает на коротких руках.

Темпы роста и продолжительность жизни морских звезд сильно различаются, что демонстрируют наблюдения за двумя видами приливно-отливной зоны Тихоокеанского побережья Соединенных Штатов Америки. *Leptasterias*

hexactis вынашивает небольшое количество богатых желтком яиц в течение зимы, а молодые особи становятся половозрелыми в возрасте двух лет, когда их масса достигает около 2 г. Средняя продолжительность жизни этого вида составляет 10 лет. *Pisaster ochraceus* производит большое количество яиц каждую весну, и развитие является планктонным. Половая зрелость достигается к пяти годам при массе животного от 70 до 90 г. Отдельные особи могут жить 34 года, ежегодно размножаясь.

РАЗНООБРАЗИЕ ASTEROIDEA

1 500 видов морских звезд разделяются на шесть таксонов (глубоководные *Notomyotida*⁰ не рассматриваются).

Paxillosida⁰: Примитивные морские звезды, лишенные анального отверстия и присосок на амбулакральных ножках, однако снабженные краевыми пластинками и паксиллами; имеют папулы на аборальной поверхности. Питаются интраорально (т.е. не способны выворачивать желудок. — *Примеч. ред.*). Обитают на мягких донных субстратах. *Astropecten*, *Luidia*, *Platyasterias*.

Valvatida⁰: Снабжены присосками на амбулакральных ножках несколькими широкими краевыми пластинками; некоторые виды имеют паксиллы, педицеллярии не на стебельках (сидячие) с двумя створками. Тело часто жесткое, пятиугольное. Питаются экстраорально (способны выворачивать желудок. — *Примеч. ред.*). *Acanthaster*, *Ctenodiscus*, *Culcita*, *Goniaster*, *Linckia*, *Oreaster*, *Porania*, *Xyloplax*.

Velatida⁰: Папулы широко распространены по верхней поверхности; ам-

булакральные ножки снабжены присосками, а также имеются шиповидные или сидячие педицеллярии. Питаются экстраорально. *Crossaster*, *Pteraster*, *Solaster*.

Spinulosida⁰: Амбулакральные ножки снабжены присосками; аборальная поверхность несет короткие иглы; краевые пластинки и педицеллярии отсутствуют. Питаются экстраорально. *Asterina*, *Dermasterias*, *Echinaster*, *Henricia*, *Patiria*.

Forcipulata⁰: Амбулакральные ножки снабжены присосками, обычно по четыре ряда на одной руке; стебельковые педицеллярии с двумя челюстями. Питаются экстраорально. *Asterias*, *Heliaster*, *Leptasterias*, *Pisaster*, *Pycnopodia*, *Zoroaster*.

Brisingida⁰: Имеют более пяти длинных, тонких рук, покрытых иглами; многочисленные педицеллярии со скрещивающимися челюстями используются для поимки добычи, взвешенной в толще воды. Глубоководные животные. *Brisinga*, *Freyella*, *Midgardia*.

CRYPTOSYRINGIDA

Оставшиеся элеутерозои — офиуры, морские ежи и морские огурцы — являются представителями этого таксона. Они отличаются от морских звезд наличием погруженных внутрь эктоневральных (сенсорных) компонентов нервного кольца и радиальных нервов. Нервы у них локализованы в эпителиальной выстилке внутреннего, полного **эпиневрального канала** (от лат. *Cryptosyringida* — «спрятанная трубочка»; рис. 28.20). В эмбриональном развитии эпителий эпиневрального канала и нейроны возникают из эктодермы и погружаются внутрь в процессе, напоминающем нейруляцию хордовых (см. рис. 29.2). Эпителий, который выстилает эпиневральный канал, происходит от эпидермиса и гомологичен ему. Реснички эпителия эпиневрального канала обеспечивают циркуляцию жидкости внутри канала. В ходе развития эпиневрального канала образуется постоянно закрытый амбулакр в отличие от открытого амбула-

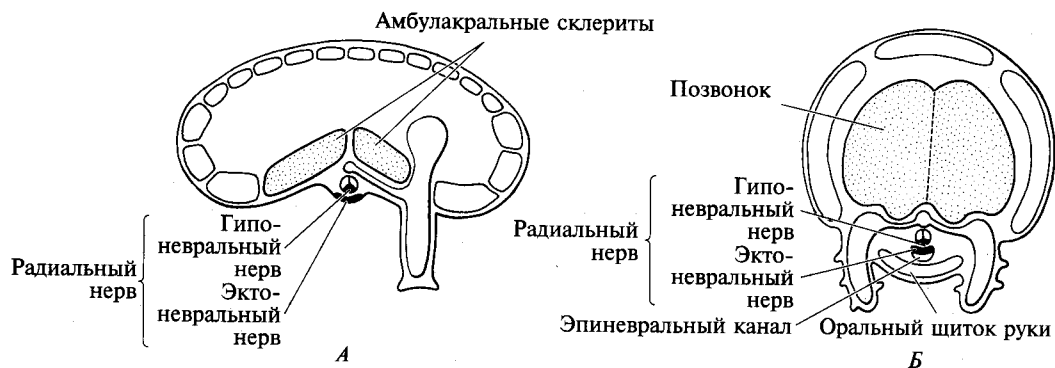


Рис. 28.20. *Cryptosyringida*, происхождение эпиневрального канала от предкового атероподоподобного иглокожего:

А — поперечное сечение руки морской звезды, демонстрирующее эктоневральную часть радиального нерва в эпидермисе и амбулакральные склериты; Б — поперечное сечение руки офиуры, демонстрирующее погружение внутрь эктоневрального радиального нерва в эпиневральный канал, а погруженные внутрь амбулакральные склериты видоизменились, формируя позвонки (очень сильно изменено и переписано из Nichols D. 1969. *Echinoderms*. 4th Edition. Hutchinson University Library, London. 200 pp.)

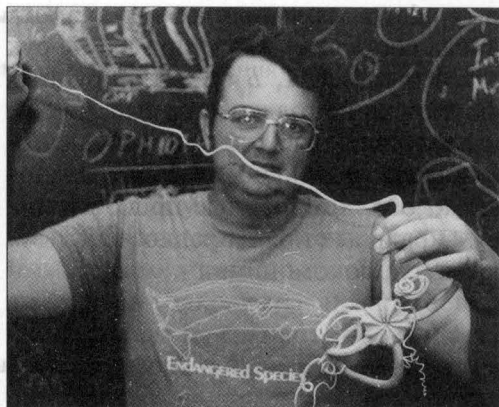
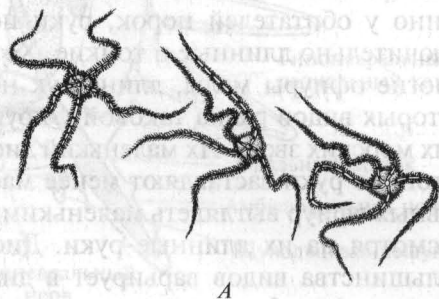
ра морских звезд (см. рис. 28.6, Б; 28.20, А), у которых защита обеспечивается активными движениями прикрывающих склеритов. Это объясняет, почему у морских звезд сохраняется эктоневральная система.

OPHIUROIDEA^C

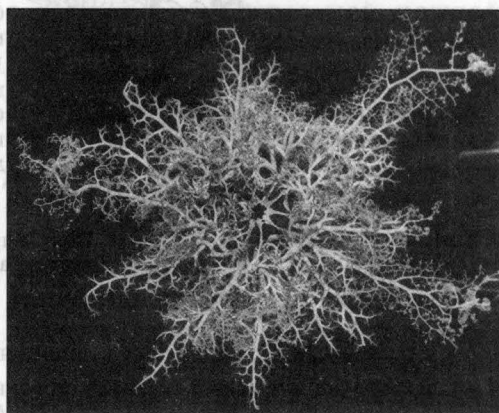
Известно 2000 видов оphiур. Их русское название — змеехвостки. Некоторые оphiуры обладают разветвленными руками (рис. 28.21). Как наиболее многообразная группа иглокожих оphiуры приспособлены к широкому кругу сред обитания, но в основном ведут скрытый образ жизни. Оphiуры являются обычными представителями многих бентосных морских сред сообществ. Наряду с морскими лилиями (Crinoidea), оphiуры — это наиболее изящные и грациозные иглокожие. Некоторые виды оphiур покрыты цветными иглами, напоминающими игольчатые кристаллы, и выглядят так, словно сделаны из граненого стекла.

Способность оphiур жить на, под и между камнями, раковинами и живыми организмами, так же как и в осадках, несомненно, способствует их высокому видовому многообразию. В благоприятных условиях оphiуры, такие, как европейский *Ophiothrix fragilis*, могут достигать плотности более

чем 2000 особей на 1 м². Единственные симбиотические иглокожие — это тоже оphiуры, некоторые виды которых представляют собой комменсалов губок, кораллов, морских лилий и плоских морских ежей (в США таких ежей называют «песчаными долларами»).



Б



В

Рис. 28.21. Ophiuroidea, форма и локомоция:

А — оphiура из Карибского моря, передвигающаяся за счет гребных движений слева направо с помощью двух латеральных рук, одна рука — ведущая, сзади тянутся две ведомых руки. Оphiуры гораздо более проворны, чем морские звезды; Б — гигантская антарктическая оphiура *Astrofoma agassizii*; В — живая «звездокорзинка» *Astrophyton muricatum* из Бофорта, Северная Каролина (А — основано на фотографиях Fitz Goro)

ФОРМА

Офиуры, как и морские звезды, в большинстве своем являются пятилучевыми формами, но их тонкие членистые руки отчетливо противопоставляются центральному диску, который может быть круглым или пятиугольным (рис. 28.21, А, Б). Иногда, особенно у обитателей норок, руки исключительно длинные и тонкие. Хотя многие офиуры малы, длина рук некоторых видов равна таковой у крупных морских звезд. Их маленький диск и тонкие руки заставляют менее массивных офиур выглядеть маленькими, несмотря на их длинные руки. Диск большинства видов варьирует в диаметре от 1 до 3 см, однако у некоторых офиур из холодных вод диаметр диска составляет 12 см при длине рук в 1 м (рис. 28.21, В). У ряда крупных форм руки не только длинные, но еще и разветвленные (см. рис. 28.21, В). Руки офиур лишены амбулакрального желоба, а лишенные присосок амбулакральные ножки редко используются для локомоции.

СТЕНКА ТЕЛА И СКЕЛЕТ

Эпидермис офиур отличается от такового у морских звезд тем, что он лишен ресничек, исключая отдельные участки. У некоторых видов, таких, как *Ophiocoma wendti* с островов Вест-Индии, имеются эпидермальные хромотофоры, которые дают животному возможность изменять окраску и структуру тела. Как и у других иглокожих, дерма продуцирует и содержит склериты, но педицеллярии отсутствуют. Склериты могут иметь форму щитков. Другие склериты представлены иглами, позвонками, бугорками и маленькими чешуйками (рис. 28.22; 28.23).

Руки

Руки офиур состоят из серии члеников или суставов. Каждый сустав образован периферическим кольцом из четырех щитков: по латеральному щитку на каждой стороне, **аборальный щиток** сверху и **оральный щиток** снизу (рис. 28.23). Изнутри каждый членик поддерживается большим склеритом,

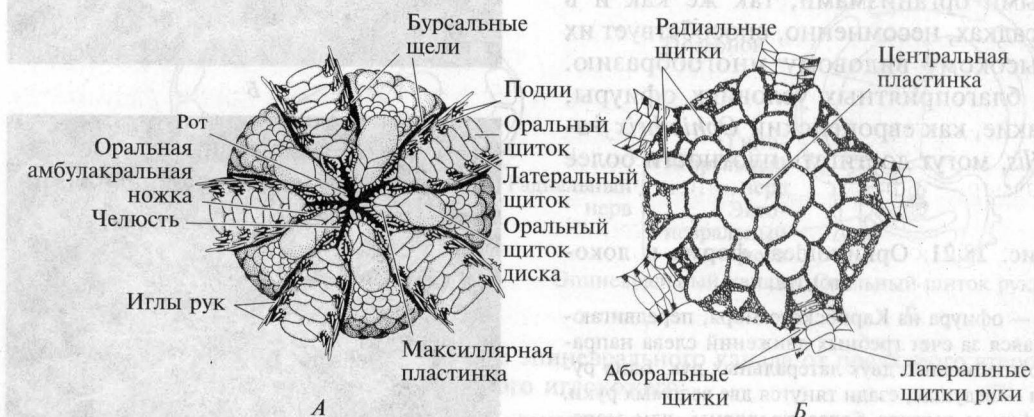


Рис. 28.22. Ophiuroidea, внешняя анатомия диска и оснований рук:

А — диск *Ophiura sarsi* (вид с оральной стороны); Б — диск *Ophiolepis* (вид с аборальной стороны) (А — по Strelkov; Б — по Hyman L. H. 1955. The Invertebrates. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York.

Перепечатывается с разрешения)

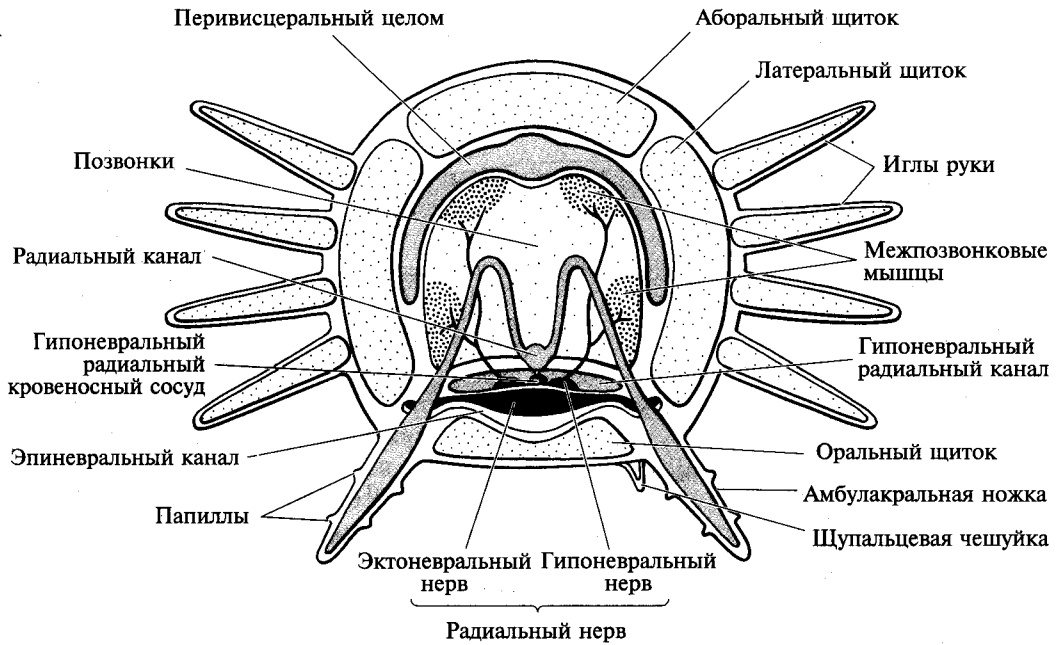


Рис. 28.23. Ophiuroidea, радиальные органы. Схема поперечного сечения через руку офиуры

который называют **позвонком** (рис. 28.24; см. рис. 28.20, Б; 28.23). Нередко оральный и аборальный щитки редуцированы вследствие разрастания расширенных латеральных щитков, которые даже могут встречаться на оральной и аборальной поверхностях (см. рис. 28.22, А). Каждый латеральный щиток обычно несет от 2 до 15 больших **ручных игл**, организованных в вертикальный ряд (см. рис. 28.23). Эти иглы значительно варьируют в размерах и форме у различных видов.

Руки офиур лишены амбулакralного желоба, поскольку первоначальный желоб, так же как радиальный нерв, радиальный канал и амбулакralные склериты, формирующие крышу желоба, погружен вовнутрь (см. рис. 28.20, 28.23). Внутренние амбулакralные склериты видоизменены и увеличены, они формируют позвонки. Отгороженный остаток амбулакralного желоба становится эпи-

невральным каналом, который, как и ранее, лежит орально по отношению к радиальному нерву. Радиальный канал ВСС расположен между радиальным нервом и позвонком. Шупальцевидные амбулакralные ножки (обычно одна пара на сегмент) поднимаются между оральным и латеральным щитками. У некоторых видов тонкая **шупальцевая чешуйка** ассоциирована с каждой амбулакralной ножкой (см. рис. 28.23). Подвижно соединенные иглы, такие, как педицеллярии, у офиур отсутствуют.

Позвонки каждой руки составляют единый ряд от одного конца руки к другому и занимают почти все внутреннее пространство руки (рис. 28.24). Соприкасающиеся поверхности каждого позвонка несут утолщения и углубления, которые соединяются с соответствующими поверхностями на соседних позвонках, а также впадины для вставки широких **межпозвон-**

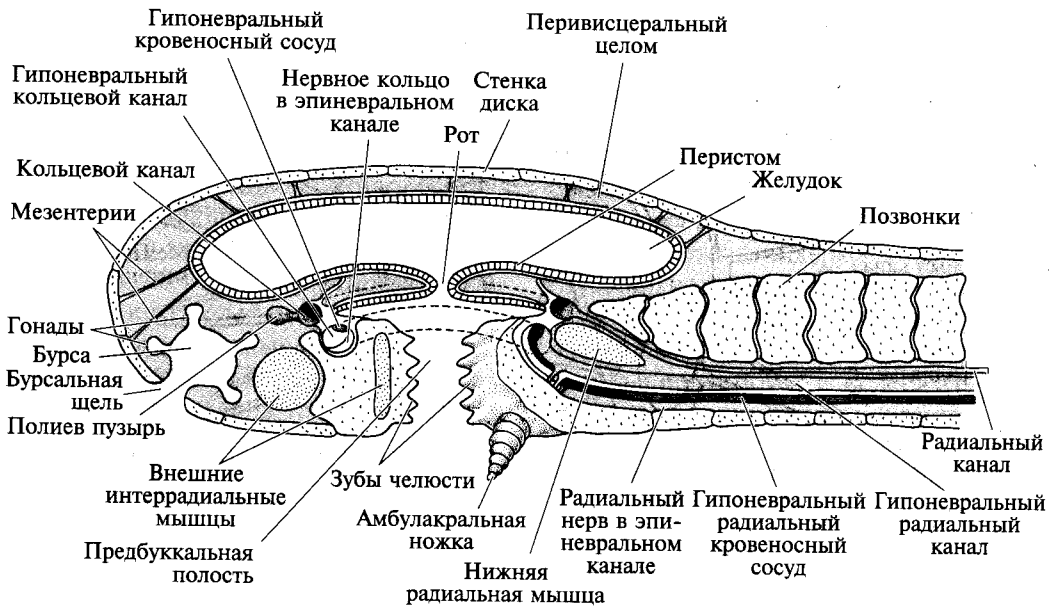


Рис. 28.24. Ophiuroidea, внутренняя анатомия. Вертикальный срез диска и основания руки

КОВЫХ МЫШЦ, которые двигают руку (см. рис. 28.23). Сокращение этих мышц, расположенных латерально, приводит к изгибанию руки из стороны в сторону; мышцы, которые сцепляют соседние позвонки аборально и орально, изгибают руку вверх и вниз. У офиур с разветвленными руками они могут сгибаться и закручиваться в любом направлении.

Диск

В центре оральной поверхности диска находится комплекс оральных щитков, которые обрамляют рот и формируют пять интеррадиальных **челюстей**, несущих зубы или папиллы (см. рис. 28.22, А). У большинства офиур один оральный щиток видоизменен и образует madreporovую пластинку. Оральное расположение madreporovы пластинки у офиур контрастирует с аборальным положением madreporovы пластинки у морских звезд.

Аборальный диск обычно покрыт щитками, напоминающими рыбью чешую, или маленькими иглами, или и тем, и другим. На аборальной стороне по бокам от основания каждой руки, как парные эполеты, располагаются два **радиальных щитка** (см. рис. 28.22, Б). Мышцы, прикрепленные к радиальным щиткам и другим частям скелета, позволяют гибкому диску осуществлять накачивающие вентиляционные движения.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система состоит из циркуморального нервного кольца и радиальных нервов, как и у морских звезд, однако сенсорные компоненты кольца и эктоневрального ствола каждого радиального нерва располагаются внутри эпидермальной выстилки эпиневрального канала, как это описано ранее (см. рис. 28.20, Б; 28.23). Специальные органы чувств отсутству-

ют, и отдельные чувствительные клетки составляют сенсорную систему. Большинство офиур характеризуется отрицательным фототаксисом. Они обладают развитым обонянием и способны обнаруживать пищу без непосредственного контакта с ней.

ЛОКОМОЦИЯ

Офиуроидеи представляют собой наиболее проворных иглокожих. В процессе движения диск поддерживается над субстратом, в то время как одна или две руки протягиваются вперед, а одна или две — тянутся позади. Гребные движения двух оставшихся латеральных рук продвигают тело вперед скачками или толчками. Иглы рук обеспечивают сцепление с субстратом (см. рис. 28.21, А). Офиуры не имеют какой-либо доминирующей руки и способны двигаться в любом направлении. Когда животное взбирается на камни или движется среди прикрепленных организмов, гибкие руки часто обвиваются вокруг объектов (рис. 28.25, В). Хотя большинство офиур использует для движения руки, некоторые, например *Ophionereis annulata* с западного побережья США, ползают по поверхности на своих амбулакральных ножках.

Роющий образ жизни характерен преимущественно для представителей семейства Amphiuridae (включающее *Amphiura*, *Amphiodia* и *Microphiopholis*). Используя свои амбулакральные ножки и волнообразные движения рук, животное выкапывает выстланную слизью норку с трубчатыми каналами, ведущими к поверхности ила или песка. Животное никогда не покидает норку (если его оттуда не вытащить), но две или три руки высовываются в воду, обеспечивая питание и газообмен (рис. 28.25, Г). Волнообразные

движения рук осуществляют вентиляцию в норке.

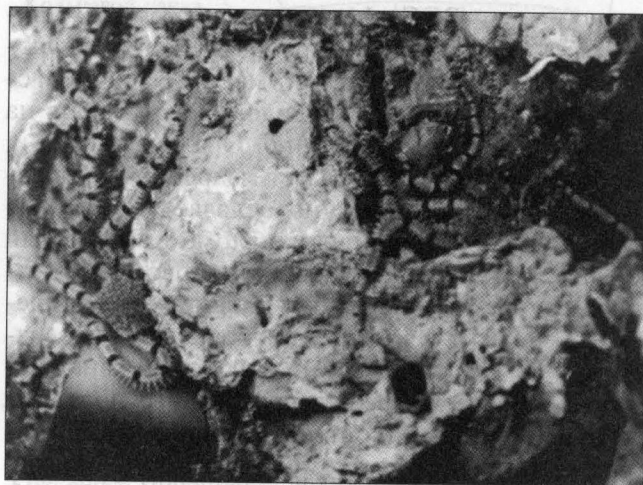
ВСС И ДРУГИЕ ЦЕЛОМЫ

ВСС офиур в основном напоминает таковую морских звезд, за исключением того, что мадрепоровая пластинка, как правило, располагается на оральной стороне. Оральный щиток, который образует мадрепоровую пластинку, обычно обладает только одной порой и каналом. Каменистый канал идет от мадрепоровой пластинки к кольцевому каналу, который лежит в желобе на аборальной поверхности челюстей. Кольцевой канал несет четыре интеррадиальных полиевых пузыря (соответствующий пузырь отсутствует в том интеррадиусе, где расположена мадрепоровая пластинка), а также дает начало радиальным каналам, которые тянутся вдоль нижней стороны позвонков (см. рис. 28.23).

Полиевые пузыри могут функционировать как ампулы для буккальных амбулакральных ножек, которые окружают рот. От радиального канала отходят поперечные латеральные каналы. Каждый сегмент руки вмещает пару латеральных каналов и две амбулакральные ножки. Амбулакральные ножки офиур лишены присосок, но несут многочисленные клейкие **папиллы** (рис. 28.26, А; см. рис. 28.23). Ампулы отсутствуют, возможно, из-за недостатка пространства внутри руки, однако имеются клапаны, расположенные между амбулакральными ножками и латеральными каналами. Давление жидкости для вытягивания ножки создается в расширенном ампуловидном отрезке канала амбулакральной ножки, а у некоторых форм — местным сокращением радиального канала. Амбулакральные ножки офиур совершают движения, напоминаю-

щие удар бича, это дает им возможность подталкивать пищевые частицы по направлению ко рту или удалять частички осадка при рытье норки.

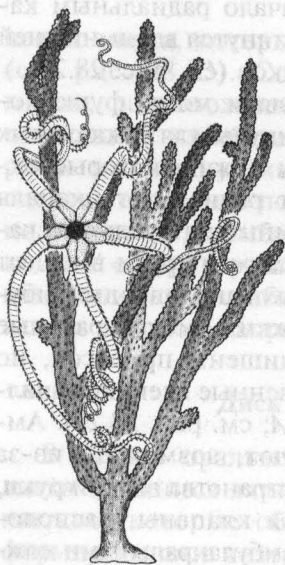
Перивисцеральный целом очень сильно редуцирован по сравнению с таковым у других иглокожих. Позвонковые склериты ограничивают объем



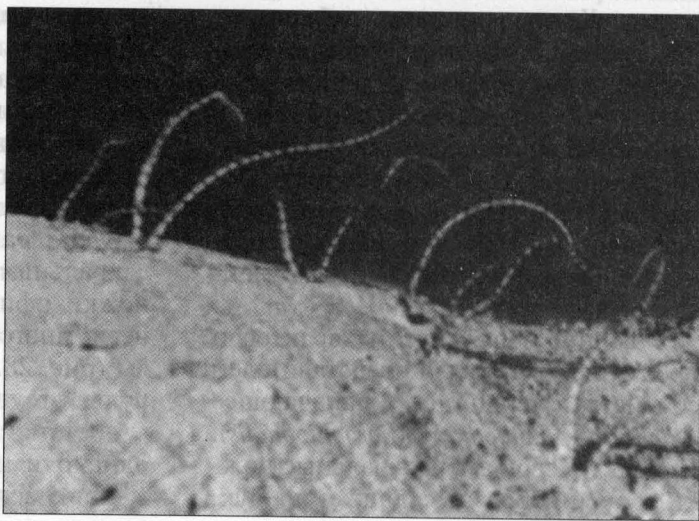
А



Б



В



Г

Рис. 28.25. Ophiuroidea, местообитания и образ жизни:

А — две офиуры из Вест-Индии (*Ophiurea*), укрывшиеся в расщелинах под кораллом; Б — две офиуры в гребне; В — офиура, взбирающаяся по горгониевому кораллу. Эти офиуры родственны «звездам-корзинкам» и могут вертикально скручивать свои руки; Г — представители *Amphioplus*, вытянувшие по две руки из своих трубковидных норок и улавливающие взвешенные в омывающем потоке частички (В — изменено и перерисовано из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

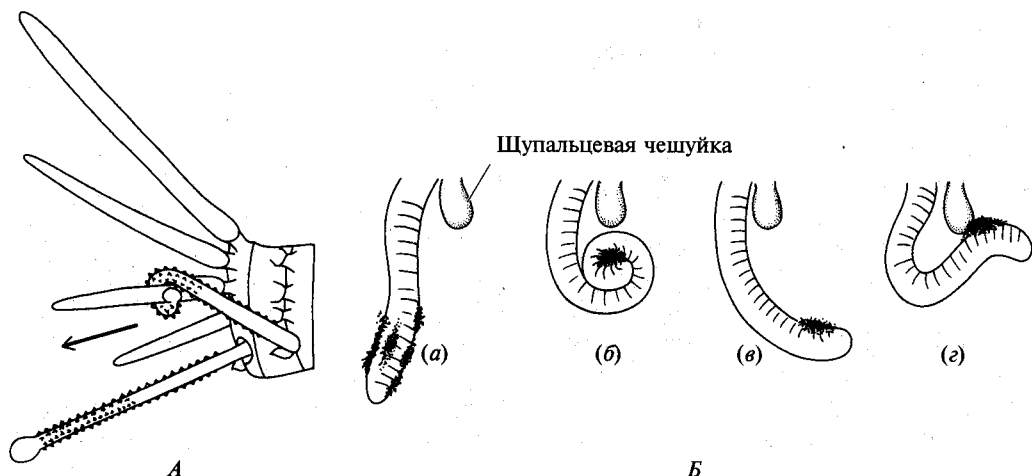


Рис. 28.26. Ophiuroidea, действия амбулакральных ножек, связанные с питанием:

A — соскребание с иглы у *Ophiocoma wendti*, офиуры из Вест-Индии. Амбулакральная ножка одной стороны соскабливает пищу с игл противоположной стороны руки; *Б* — собирание частиц и их перенос у питающейся взвесьями офиуры *Ophionereis fasciata*: (*а*) — частички собраны с игл амбулакральной ножкой, (*б*) — частички склеены амбулакральной ножкой в единую массу, (*в*) и (*г*) — масса переносится с амбулакральной ножки на щупальцевую чешуйку (*A* — из *Sides E. M. and Woodley J. D. 1985. Niche separation in three species of Ophiocoma in Jamaica, West Indies. Bull. Mar. Sci.* 36: 701—715; *Б* — из *Pentreath R. J. 1970. Feeding mechanisms and the functional morphology of podia and spines in some New Zealand ophiuroids (Echinodermata). J. Zool.* 161: 395—429)

целома в абсоральной части руки, оставляя небольшое пространство для желудка, бурс и гонад (см. рис. 28.23). Гипоневральный целом сходен с таковым у морских звезд. Эпиневральный канал в диске и руках внешне напоминает целомическую полость, но он выстлан эпителием эктодермального происхождения, а не перитонеумом, и, таким образом, не является целомом.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

Кишечник офиур представляет собой слепо замкнутый мешок, ограниченный диском. Рот лежит в центре перистомиальной перепонки и предваряется пятью челюстями, окружающими предротовую полость (см. рис. 28.22, А; 28.24). Короткий, тол-

стый пищевод соединяет рот с большим, мешкоподобным желудком (см. рис. 28.24). Желудок, который занимает большую часть внутреннего пространства диска, в типичном случае образует складки по краям, формируя 10 мешочков. Кишечник и анальное отверстие отсутствуют. Внуклеточное и внутриклеточное пищеварение, так же как и абсорбция, осуществляется в желудке. Офиуры являются плотоядными животными, падальщиками, сборщиками осадка или же питаются взвесями. Большинство из них используют несколько способов питания, но один, как правило, преобладает.

При питании взвешенной в толще воды пищей атлантическая офиура *Ophiocomina nigra* поднимает руки над поверхностью дна и раскачивает ими в воде. Планктон и детрит прилипают к слизистым нитям, протянутым меж-

ду соседними иглами рук. Уловленные частицы ресничными потоками сметаются вниз по направлению к щупальцевым чешуйкам или снимаются с игл амбулакральными ножками, которые для этой цели загибаются вверх (рис. 28.26, А). Затем щупальцевые чешуйки соскабливают собранные частицы с амбулакральных ножек (рис. 28.26, Б). Соскобленные частицы транспортируются специализированными ресничными трактами. Пары амбулакральных ножек вдоль руки взаимодействуют так, чтобы собрать частички, уплотнить их в комочек (пеллету) и переносить его по направлению к диску по аборальной поверхности руки. Как только пищевой комочек достигает диска, реснички транспортируют его ко рту. Офиура *Ophiothrix fragilis* питается сходным образом, но закручивает покрытые иглами руки так, чтобы подставить их оральную поверхность течению воды. Ее длинные иглы и еще более длинные вытянутые амбулакральные ножки образуют гребень, который улавливает взвешенные в воде частицы (рис. 28.27, Б).

Офиуры с ветвящимися руками, питающиеся взвесями, такие, как *Astrophyton* (см. рис. 28.21, В) и *Gorgonophalus*, захватывают зоопланктонные организмы относительно большого размера — от 10 до 30 мм — ракообразных, полихет и др. Они часто взбираются на колонии кораллов-горгонарий, вытягивают разветвленные руки в форме параболического веера с вогнутой аборальной поверхностью, направленной против течения (рис. 28.27, А). Жертва захватывается кончиками многочисленных ветвей, которые обматываются вокруг добычи, а миниатюрные крючочки на поверхности рук не дают ей сорваться. Периодически такие офиуры удаляют собранную пищу

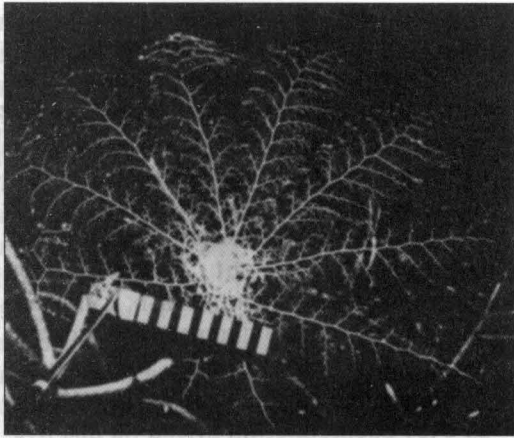
с рук путем протягивания их сквозь гребневидные оральные папиллы. В отличие от офиур с неразветвленными руками амбулакральные ножки у офиур с ветвящимися руками не играют никакой роли в транспорте пищи.

Питание осадком у *Ophioscomina* осуществляется одними лишь амбулакральными ножками. Они собирают частички с субстрата, уплотняют их в пищевые комки и передвигают ко рту.

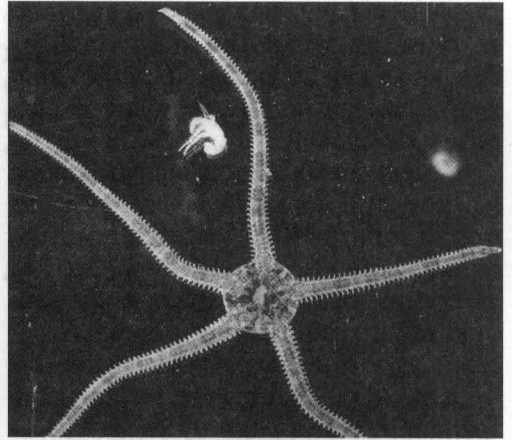
Плотоядные формы, такие, как *Ophioderma*, ловят жертву подвижными и гибкими руками, словно арканом. Они хватают небольших, плывущих в воде ракообразных с той же быстротой, с какой змея обвивает мышь. После этого рука изгибается и передает беспомощную жертву на нижнюю сторону диска к челюстям и рту (рис. 28.27, В, Д). Подвижный диск «обнимает» жертву и быстро проглатывает ее. Офиура *Ophioderma* настолько ненасытный хищник, что если в наличии имеется достаточное количество подходящей пищи, она будет есть и есть, пока ее центральный диск не лопнет.

ГАЗООБМЕН, ЭКСКРЕЦИЯ И ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

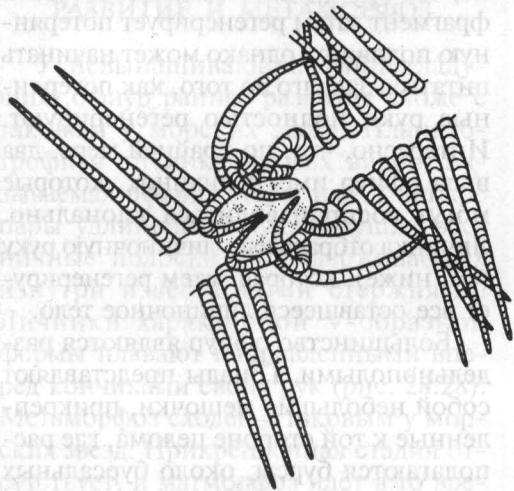
Жабры офиур представлены амбулакральными ножками и специализированными впячиваниями оральной поверхности диска, называемыми **бурсами**, или генитальными сумками. Бурсы представляют собой слепо замкнутые мешки в количестве 10, которые открываются орально как щели, по одному с каждой стороны у основания руки (см. рис. 28.22, А). Реснички бурсальной выстилки создают поток воды, который поступает через край на краю диска, проходит через бурсу и покидает щель через противоположный край щели около рта (см. рис. 28.22, А; 28.24). Многие виды



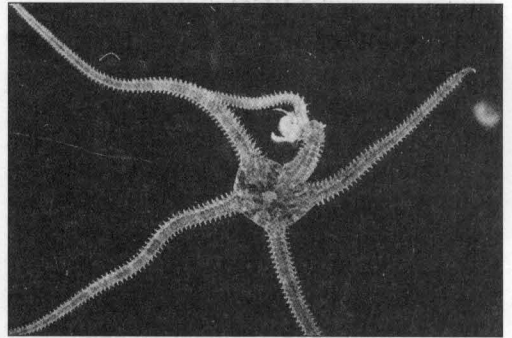
A



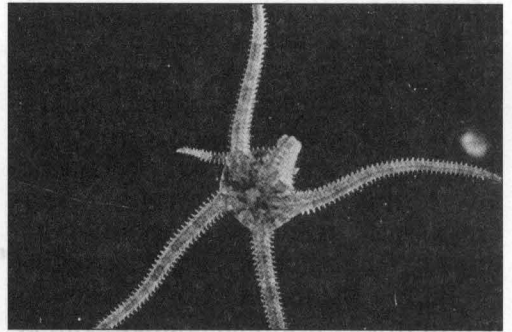
B



B



Г



Д

Рис. 28.27. Ophiuroidea, питание и пищевой транспорт:

А — положение офиуры *Astrophyton* при питании взвешенной пищей. Руки формируют вогнутый веер с кончиками, направленными в сторону потока воды, который на фотографии движется от наблюдателя; Б — вид руки питающегося взвесями *Ophiothrix fragilis* с оральной стороны, демонстрирующий транспорт пищевого комка амбулакральными ножками. Частицы добавляются к комку, составляющему примерно 1 мм в диаметре, до тех пор, пока он не достигнет рта; В—Д — захват добычи у *Ophioderma brevispinum*, которая пользуется рукой, чтобы схватить и затем протолкнуть жертву под свой диск, где она будет проглочена. Этот вид также может использовать руку как аркан для ловли плывущей жертвы (Б — из Warner G.F. and Woodley J.D. 1975. Suspension-feeding in the brittle star *Ophiothrix fragilis*. J. Mar. Biol. Assoc. 55: 199—210. Охраняется авторским правом и неперепечатано с разрешения Cambridge University Press)

также перекачивают воду через бурсы за счет поднимания и опускания оральной или аборальной стенки диска или сокращением мышц диска, связанных с бурсой.

У некоторых видов офиур, таких, как роющий норки *Hemipholis elongata*, в целомоцитах ВСС имеется гемоглобин. Вместо вентиляции норок за счет движений рук, как делает большинство других обитателей норок, *Hemipholis* держит несколько рук в воде, над норкой и осуществляет внутренний транспорт кислорода путем связывания его в своих красных клетках. Клетки движутся по ВСС в двух направлениях: к диску и от диска. *Hemipholis* лишен бурс однако обладает ветвями ВСС, расходящимися от его кольцевого канала, они тянутся в ткани диска, напоминая капилляры кровеносной системы. Тонкостенные дыхательные бурсы могут быть также местами высвобождения нагруженных продуктами обмена целомоцитов. Какие-либо другие экскреторные приспособления у офиур к настоящему моменту не обнаружены.

Гемальная система офиур по существу такая же, как у морских звезд, однако о ее функционировании известно еще меньше. В отсутствие информации о кровеносной системе целомы принято рассматривать как структуры, отвечающие за циркуляцию в теле офиур. Циркуляторную функцию выполняет, несомненно, ресничный эпинеуральный канал, имеющий эктодермальное происхождение (см. рис. 28.20, Б; 28.23).

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

Многие офиуры способны произвольно отбрасывать одну или несколько рук, часть руки или аборальную поверхность диска, когда ее хватает

хищник или коллекционер. Утраченная часть затем регенерирует. Из-за рук с готовностью ломающихся этим животным и было дано название «*brittle stars*» — ломкие звезды. Руки отламываются, однако не потому, что они исходно непрочные, а в результате местного размягчения изменчивой соединительной ткани, особенно коллагеновых межпозвонковых лигаментов. Некоторые офиуры (это исключительно шестирукие виды рода *Ophiactis*) воспроизводятся клонально за счет расщепления диска на два куска, по три руки в каждом. Каждый фрагмент затем регенерирует потерянную половину, однако может начинать питаться задолго до того, как потерянные руки полностью регенерируют. Интересно, что, по крайней мере, два вида офиур имеют личинок, которые могут воспроизводиться клонально. Личинка отбрасывает личиночную руку (см. ниже), которая затем регенерирует все оставшееся личиночное тело.

Большинство офиур являются раздельнополыми. Гонады представляют собой небольшие мешочки, прикрепленные к той стороне целома, где располагаются бурсы, около бурсальных щелей (см. рис. 28.24). На одну бурсу может приходиться одна, две или несколько гонад, прикрепляющихся в различных местах. Гермафродитные виды не редки. Некоторые из них одновременно несут самостоятельные семенники и яичники, тогда как другие являются протандрическими (т.е. сначала функционируют как самцы, а потом как самки. — *Примеч. ред.*).

Когда гонады созревают, половые клетки выходят в бурсы, возможно путем разрыва бурсальной стенки, и половые клетки выносятся из тела потоком воды. У многих видов оплодотворение и развитие происходит в море, но вполне обычно и вынашива-

ние эмбрионов. Бурсы, как правило, используются как камеры для вынашивания эмбрионов, как, например, у обычного *Axiognathus squamata* (*Amphipholis squamata*), однако самки некоторых живородящих видов вынашивают яйца в яичнике или в целоме. Развитие происходит в материнском теле до формирования ювенильных стадий, после чего молодые особи выползают из бурсальных щелей. У вынашивающих видов в каждой бурсе развивается небольшое число особей.

РАЗВИТИЕ И МЕТАМОРФОЗ

У невынашивающих (яйцекладущих) офиур раннее развитие схоже с таковым у морских звезд. Планктотрофная личинка многих видов, называемая **офиоплутеус**, имеет четыре пары удлинённых рук, несущих ресничные полоски и поддерживаемых изнутри известковыми стержнями. Личинки характерной V-образной формы плавают направленными вперед кончиками своих рук (рис. 28.28). Метаморфоз сходен с таковым у морских звезд. Прикрепленная стадия отсутствует, и метаморфоз идет в то время, пока личинка плавает в толще воды. Крошечные офиуры опускаются на дно и переходят к образу жизни,

типичному для взрослых форм. Развитие у яйцекладущих видов занимает от 14 до 40 дней, тогда как вынашивающим видам требуется для этого от 3 до 7 месяцев.

РАЗНООБРАЗИЕ ОРНИУРОИДЕА

Oegophiurida⁰: В эту группу входят большинство вымерших офиур, единственный ныне живущий вид — индонезийская офиура *Ophiocanops fugiens*. Лишен генитальных сумок, оральных и аборальных ручных пластинок; мадрепоровая пластинка не на оральной стороне, а на краю диска.

Phrynophiurida⁰: Обладают мясистым наружным покровом, железистым, выделяющим слизь эпидермисом; часто лишены аборальных ручных щитков; способны закручивать руки в вертикальных плоскостях. *Gorgonopcephalidae* («голова Горгоны») и *Ophiomyxidae*: *Asteronyx*, *Astrophyton*, *Gorgonopcephalus*, *Ophiomyxa*.

Ophiurida⁰: Обладают тонким эпидермисом, хорошо развитыми дермальными склеритами в диске и щитками на руках; руки движутся в горизонтальной плоскости. Включает большинство современных видов офиур. *Amphipholis*, *Amphiura*, *Hemi-*

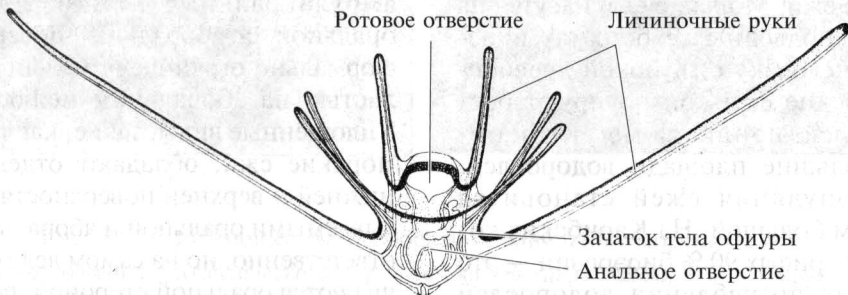


Рис. 28.28. Ophiuroidea, личинка.

Офиоплутеус *Ophiomaza* (вид с оральной стороны) (изменено и перерисовано по Mortensen из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York)

pholis, Ophiactis, Ophiocoma, Ophioderma, Ophiolepis, Ophionereis, Ophiothrix, Ophiura.

ECHINOZOA

Echinozoa включает Echinoidea (морские ежи) и Holothuroidea (голотурии, морские огурцы). (Объединение морских ежей и голотурий в один таксон Echinozoa признается далеко не всеми зоологами. — *Примеч. ред.*) Представители обоих таксонов лишены рук, но амбулакры и оральная поверхность расширяются аборально, покрывая большую часть тела, за исключением аборального анального отверстия и **перипрокта** — небольшой области вокруг анального отверстия (см. рис. 28.30, Б). В примитивном случае орально-аборальная ось удлинена и тело животного луковичеобразное или цилиндрическое. Глотка окружена **известковым кольцом** из слившихся склеритов. Склериты встречаются в амбулакральных ножках. В отличие от других иглокожих Echinozoa имеют хорошо развитую кровеносную систему.

ECHINOIDEA^С

Эта группа объединяет 950 видов подвижных иглокожих, известных как морские ежи. Морские ежи пасутся на твердых подводных субстратах и известны человеку с глубокой древности. Морские ежи контролируют рост водорослей, но иногда могут уничтожать большие площади водорослей, если популяция ежей становится слишком большой. На Карибских коралловых рифах 90 % биоэрозии — это результат потребления водорослей морскими ежами. Некоторые морские ежи являются ценной пищей для морских выдр (каланов) и других живот-

ных. Люди особенно ценят икру морских ежей, которую используют для приготовления одной из разновидностей традиционного японского блюда суши (уни) и других кулинарных деликатесов. Добыча морских ежей для этих целей достигает 50 000 т в год. Это привело к опустошению популяций морских ежей во многих областях мира. Скелеты плоских морских ежей с энтузиазмом собирают коллекционеры. Благодаря своей уникальной форме плоские ежи имеют мистическое значение для некоторых христиан (автор имеет в виду виды рода *Melita*, имеющие пять отверстий, которые символизируют пять ран Иисуса Христа. — *Примеч. ред.*).

Название «Echinoidea», обозначающее «похожий на сухопутного ежа», связано с тем, что тело этих организмов одето подвижными иглами. Склериты стенки тела сливаются друг с другом, формируя панцирь, который напоминает раковину. Однако по своему положению этот панцирь отвечает внутреннему скелету. Руки отсутствуют, и тело является более или менее сферическим или уплощенным в виде купола или диска. Пятилучевая симметрия очевидна в организации амбулакров и амбулакральных ножек, которые занимают большую часть поверхности тела. Вся поверхность, несущая амбулакральные ножки, является оральной, а аборальная поверхность формально ограничена маленькой областью на аборальном полюсе тела. Уплощенные виды, такие, как плоские морские ежи, обладают отдельными нижней и верхней поверхностями, называемыми оральной и аборальной соответственно, но на самом деле обе они являются оральной стороной, поскольку несут амбулакральные ножки.

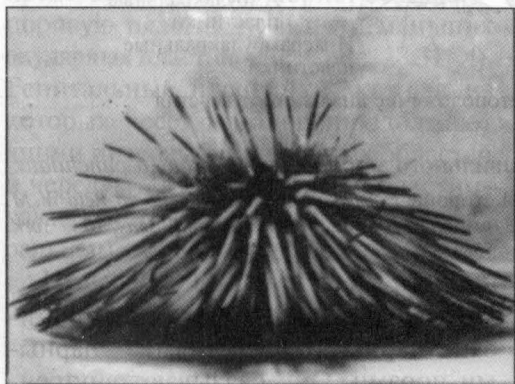
Более или менее сферические морские ежи известны как «правильные

ежи», тогда как уплощенные эхиноидеи называются «неправильными ежами». Общее описание организации Echinoidea основывается на «правильных» морских ежах. Неправильные эхиноидеи описаны далее.

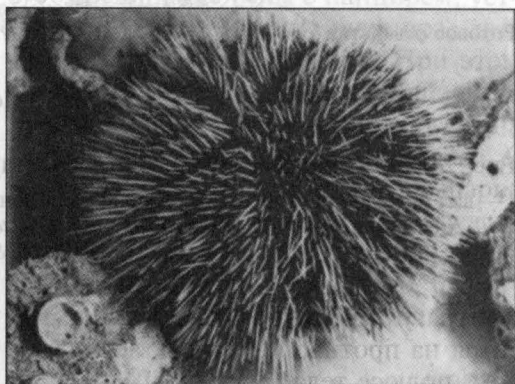
Форма

Морские ежи имеют более или менее сферическое тело, несущее длинные иглы (рис. 28.29). Встречаются

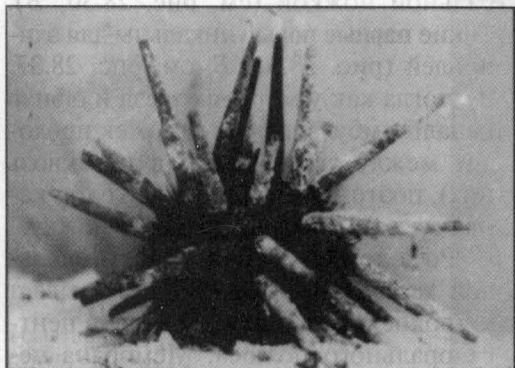
коричневые, черные, пурпурные, зеленые, белые или красные морские ежи, а некоторые из них многоцветные. Диаметр большинства из них от 6 до 12 см, но диаметр некоторых тихоокеанских видов может достигать 36 см. Тело морских ежей условно подразделяют на аборальную и оральную полусферы, составные части которых располагаются радиально вокруг полярной оси. Оральный полюс несет рот и направлен в сторону, обратную



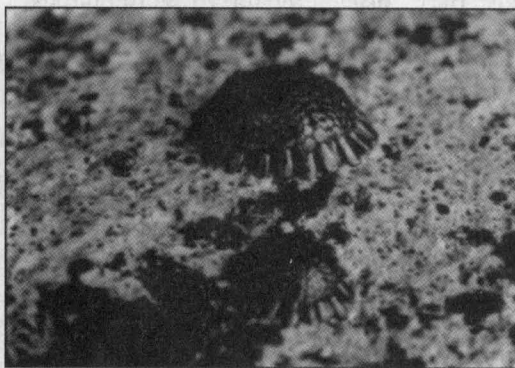
А



Б



В



Г

Рис. 28.29. Echinoidea, многообразие правильных морских ежей:

А — вид сбоку обычного атлантического морского ежа *Arbacia punctulata*, демонстрирующий длинные иглы и амбулакральные ножки; Б — морской еж *Tripneustes* из Вест-Индии, вид сверху; В — «карандашный» морской еж *Eucidaris tribuloides* с очень маленькими вторичными иглами вокруг оснований мощных первичных игл; Г — *Colobocentrotus* — тихоокеанский морской еж с тупыми аборальными иглами, которые подогнаны друг к другу, формируя гладкую поверхность. Такие иглы, возможно, являются адаптацией к обитанию на камнях приливно-отливной зоны

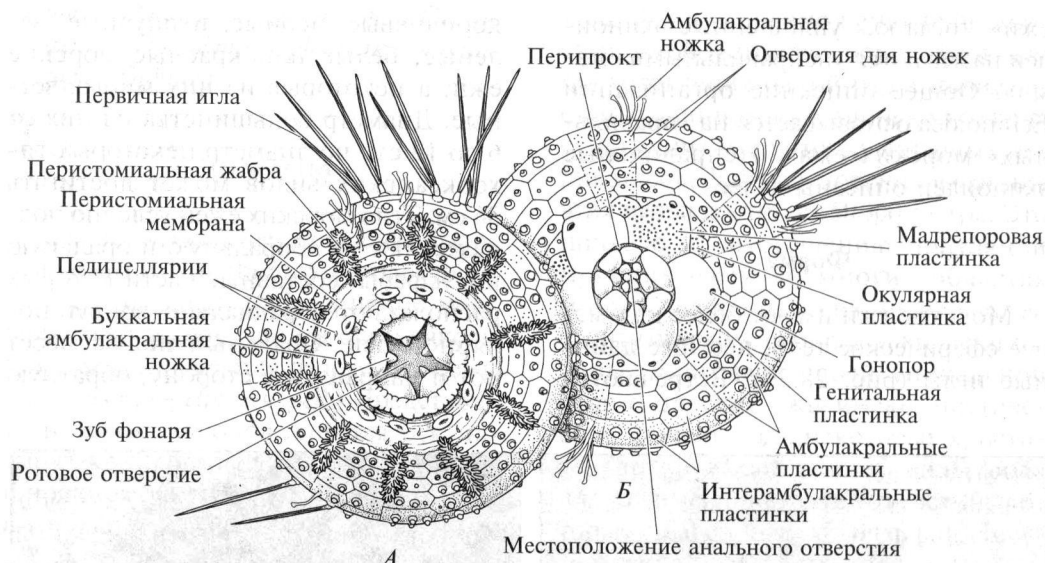


Рис. 28.30. Echinoidea, внешнее строение правильного морского ежа *Arbacia punctulata*: А — вид с оральной стороны; Б — вид с аборальной стороны (изменено и перерисовано по Reid W. M. 1950. *Arbacia punctulata*. In Brown F. A. (Ed.): *Selected Invertebrate Types*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 528—538)

субстрату. Анальное отверстие находится на противоположном, аборальном, полюсе тела (рис. 28.30).

Шаровидная поверхность тела может быть поделена на 10 радиальных секций, которые сходятся на оральном и аборальном полюсах (см. рис. 28.30). Пять секций, несущих амбулакральные ножки, называются **амбулакральными областями**. Амбулакральные области чередуются с секциями, свободными от амбулакральных ножек, — **интерамбулакральными областями**. Скелетные пластинки располагаются рядами от орального полюса к аборальному полюсу. Каждая амбулакральная область составлена двумя рядами амбулакральных пластинок, а каждая интерамбулакральная область составлена двумя рядами интерамбулакральных пластинок.

Таким образом, имеется 20 рядов пластинок: 10 амбулакральных и 10 интерамбулакральных (см. рис. 28.30, Б).

Амбулакральные пластинки пронизаны парными отверстиями — парными порами. Они связывают внутреннюю ампулу с ее наружной амбулакральной ножкой (см. рис. 28.30, Б). Такие **парные поры** уникальны для эхиноидей (рис. 28.31, Б; см. рис. 28.37, А), тогда как у морских звезд и офиур каналы амбулакральных ножек проходят между склеритами (а не сквозь них), поэтому имеется только один канал на одну амбулакральную ножку.

Рот окружен гибкой **перистомиальной мембраной**, которая прикрывает широкое отверстие в панцире в центре орального полюса. Мембрана несет несколько радиально организованных структур, включающих пять пар коротких, приземистых амбулакральных ножек, называемых **буккальными подиями**, и пять пар кустистых жабр (см. рис. 28.30, А). Кроме того, на перистомиальной области располагаются небольшие иглы и педицеллярии.

Анальное отверстие, перипрокт и апикальная система располагаются на аборальном полюсе (см. рис. 28.30, *Б*; 28.31, *А*). **Перипрокт** представляет собой небольшую, округлую перепонку, которая в центре несет анальное отверстие и различное, в зависимости от вида, число впаянных в нее пластинок (рис. 28.31, *А*). **Апикальная система** представлена кольцом специализированных пластинок вокруг перипрокта. Она состоит из пяти больших **генитальных пластинок**, одна из которых представляет собой пористую мадрепоровую пластинку, и пяти меньших **окулярных пластинок** (см. рис. 28.31, *А*). Генитальные пластинки, каждая из которых несет гонопор, продолжают линии интерамбулакальных областей и чередуются с окулярными пластинками, которые соответствуют амбулакальным областям (см. рис. 28.30, *Б*).

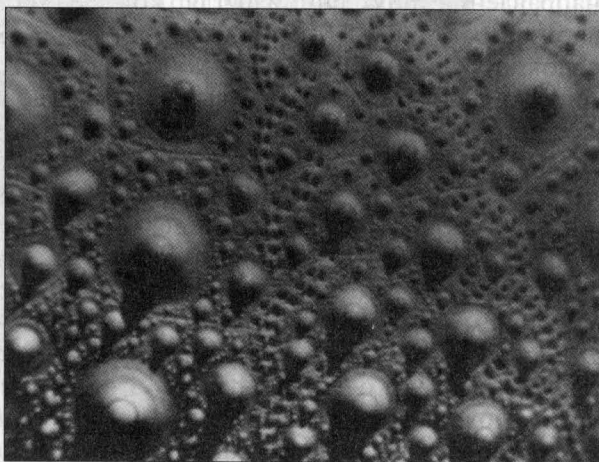
Иглы располагаются более или менее симметрично в амбулакальной и

интерамбулакальной областях. Самые длинные иглы находятся на экваторе, а наиболее короткие — на полюсах. Большинство морских ежей обладают длинными **первичными иглами** и короткими **вторичными иглами**; эти два типа игл в равной степени распределены по поверхности тела (см. рис. 28.29, *Б*; 28.34). Правда, у морского ежа *Arbacia punctulata*, обычного вдоль Атлантического побережья Северной Америки, имеются только первичные иглы (см. рис. 28.29, *А*).

Соединение иглы с панцирем, устроенное по принципу шарнира, дает ей возможность двигаться. При этом в основании иглы находится впадина, а шарик, или бугорок, располагается на поверхности панциря (рис. 28.32, *А*; см. рис. 28.31, *Б*; 28.34). Между шариком и впадиной имеются два футляра, образованные волокнами. Сокращение внешнего, мышечного, футляра наклоняет иглу в том или ином



А



Б

Рис. 28.31. Echinoidea, панцирь правильных морских ежей:

А — перипрокт и окружающие пластинки (апикальная система) правильного морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*; *Б* — вид поверхности участка панциря морского ежа, демонстрирующий бугорки (шарики), к которым были прикреплены своими углублениями иглы, пары пор для амбулакальных ножек и линии соединения (швы) соседних пластинок (ср. с рис. 28.37, *Б*) (*А* — изменено и перерисовано по Loven из Ludwig)

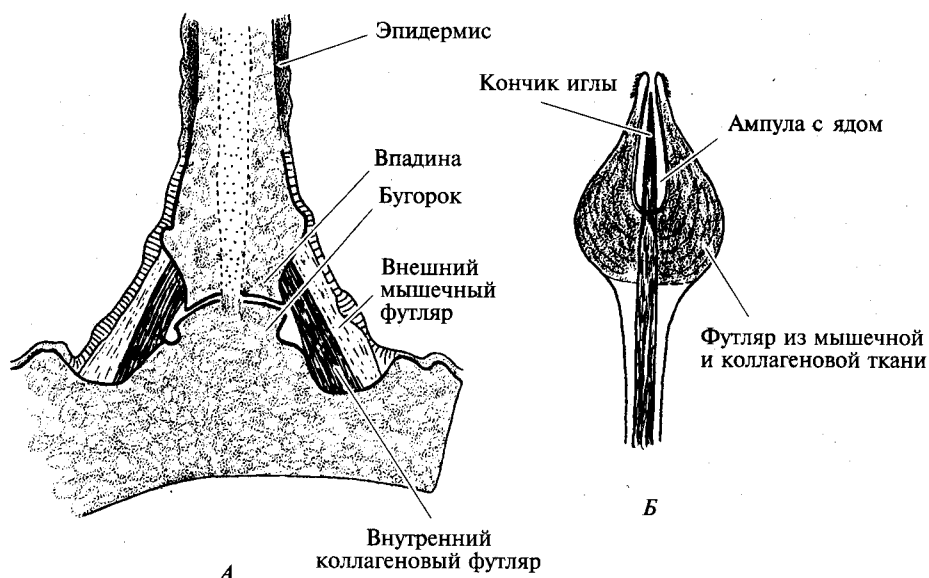


Рис. 28.32. Echinoidea, иглы правильных морских ежей:

А — срез через основание иглы «карандашного» ежа (*Cidaris*), демонстрирующее мышечный и коллагеновый футляры; Б — ядовитая игла Индо-Тихоокеанского вида *Asthenosoma varium* (А — из Cuénot L. 1948. *Échinodermes*. In Grassé P. (Ed.): *Traité de Zoologie*, Vol. XI. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения; Б — по Sarasins из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

направлении. Внутренний футляр коллагеновых волокон («запирательные» волокна) — меняющая свою консистенцию соединительная ткань — может обратимо изменяться от мягкого до жесткого состояния, фиксируя иглу в определенном положении.

Иглы обычно цилиндрической формы и заострены к концу, однако многие виды не соответствуют этому общему положению. Виды рода *Diadema*, обычные на тропических рифах, обладают очень длинными иглами, похожими на швейные иголки, которые могут быстро наклоняться и угрожающе раскачиваться в направлении нежелательного визитера, тень которого падает на морского ежа (рис. 28.33, А). Иглы могут регенерировать. Они полые, ломкие и наполнены раздражающим веществом, а наружная поверхность покрыта коль-

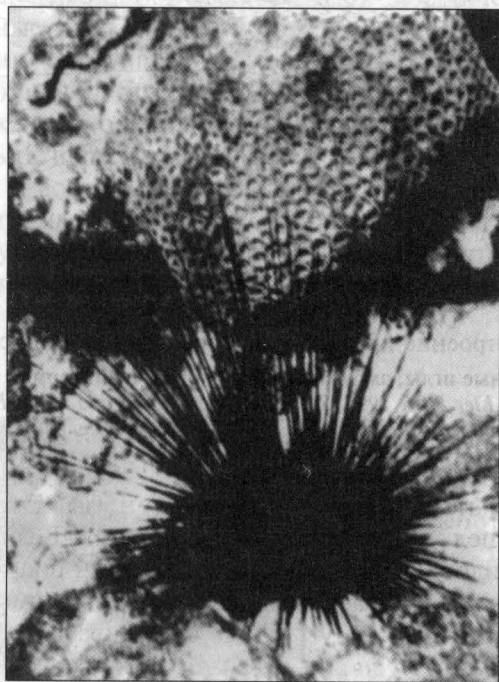
цами небольших зубчиков, направленных к кончику иглы (рис. 28.33, Б). Такими иглами еж может причинить серьезные и болезненные ранения, если задеть его или наступить. Толстые, тупые первичные иглы «грифельных» ежей рода *Heterocentrotus* собираются и используются в декоративных поделках. Иглы «карандашных» ежей (*Cidaroida*) также могут быть мощными и тупыми (см. рис. 28.29, В). Аборальные иглы Индо-Тихоокеанского литорального рода *Colobocentrotus* короткие, тяжелые и многоугольные в поперечном сечении (см. рис. 28.29, Г). Эти иглы подогнаны друг под друга, как черепица, обеспечивая эффективную, устойчивую к волнам поверхность и защиту от высушивания. Глубоководные, кожистые морские ежи *Echinothuridae*, обладающие гибким панцирем, на абораль-

ной поверхности несут особые ядовитые иглы (рис. 28.32, Б).

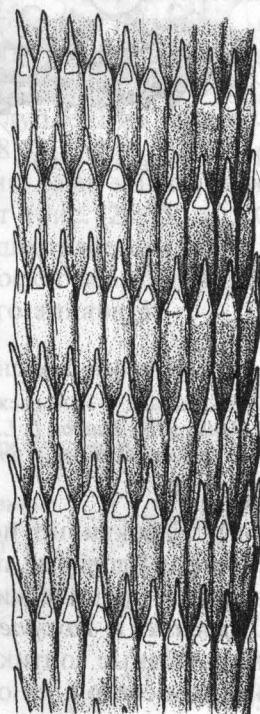
Педицеллярии, характерные для всех эхиноидей, располагаются у морских ежей по всей поверхности тела, так же как и на перистоме. Эхиноидная педицеллярия состоит из длинного, подвижного стебелька, увенчанного челюстями. Стебелек может содержать поддерживающий скелетный стержень, а также три противопоставленные друг другу челюсти (рис. 28.34). Мышцы в основании стебелька позволяют ему двигаться.

Один вид обладает несколькими типами педицеллярий, и, по крайней

мере, из которых один может быть ядовитым. **Ядовитые педицеллярии** хорошо развиты у представителей семейства *Toxopneustidae*, которое включает виды *Lytechinus* и *Tripneustes*, широко распространенные в теплых водах (см. рис. 28.34). Наружная сторона каждой челюсти на педицеллярии окружена одним или двумя большими ядовитыми железами, протоки которых открываются под терминальным зубом челюсти. Яд оказывает быстрый парализующий эффект на небольших животных и отпугивает крупных врагов. Обычные иглы, как правило, отклоняются от ядовитых педицеллярий,



А



Б

Рис. 28.33. Echinoidea, иглы правильного морского ежа *Diadema*:

А — виды рода *Diadema* из Карибского моря, Индийского и Тихого океанов обладают длинными, полыми, похожими на швейные, иглами, которые могут причинять болезненные ранения, если прикоснуться к морскому ежу или наступить на него. Виды этого рода обычны на рифах Восточной Индии, они обитают в открытых или защищенных расселинах на обнаженных или песчаных донных субстратах; Б — участок иглы *Diadema*. Расположенные кругами шипы шипов направлены в сторону кончика иглы

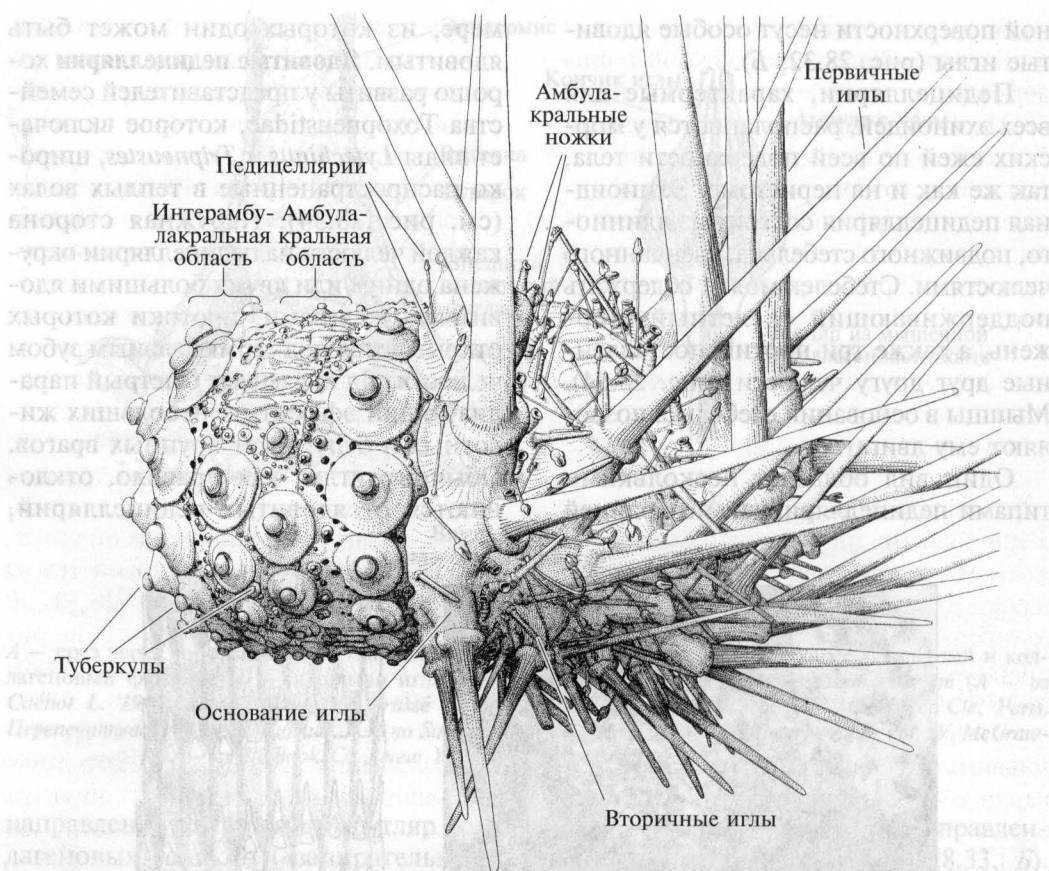


Рис. 28.34. Echinoidea, внешнее строение правильного морского ежа (вид сбоку): слева — панцирь, справа — неповрежденные иглы, амбулакральные ножки и эпидермис (no Messing из Hendler G., Miller J. E., Pawson D. L. and Kier P. M. 1995. *Sea Stars, Sea Urchins and Allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington and London. P. 199*)

чтобы более эффективно поражать незваных гостей. Ядовитые педицеллярии некоторых тропических видов из родов *Tripneustes* и *Toxopneustes* напоминают крошечные зонтики, которые в раскрытом состоянии образуют сплошной слой, как бы защитную «вторую кожу». Эти педицеллярии вызывают болезненную реакцию у людей.

Неядовитые педицеллярии используются для защиты или очистки поверхности тела, отщипывая и разбивая маленькие частички осколков по-

роды, которые затем удаляются поверхностными ресничками. Если прикоснуться к педицеллярии снаружи, она раскрывается; если прикоснуться к ней изнутри, она защелкивается. Педицеллярии отвечают также на химические стимулы.

Стенка тела

Стенка тела эхиноидей состоит из тех же слоев, что и у морских звезд. Ресничный эпидермис неизменно покрывает внешнюю поверхность, вклю-

чая иглы, за исключением «карандашных» ежей (*Cidaroida*), у которых эпидермис стирается с игл. В основании эпидермиса располагается нервный слой, а ниже — соединительно-тканная дерма, которая содержит уплощенные и слившиеся скелетные пластинки. Мышечный слой отсутствует, поскольку склериты неподвижны, а внутренняя поверхность панциря покрыта ресничной эпителиальной выстилкой перивисцерального целома.

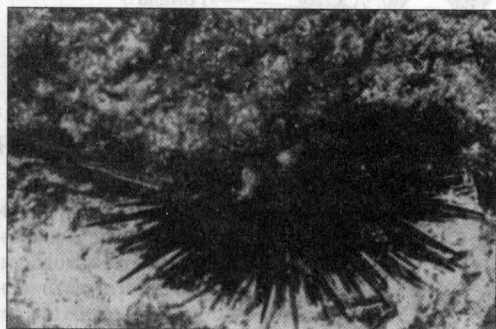
Локомоция

Морские ежи приспособлены к жизни как на твердых, так и мягких донных поверхностях, а иглы и амбулакральные ножки используются для движения. Амбулакральные ножки функционируют по такому же механизму, как у морских звезд, а иглы могут быть использованы для отталкивания и возвышения оральной поверхности над субстратом. Морские ежи могут двигаться в любом направлении, не поворачиваясь, и любая из

амбулакральных областей может действовать как ведущая секция. При опрокидывании морские ежи возвращаются в исходное положение последовательным (от аборального к оральному полюсу) прикреплением амбулакральных ножек одной из амбулакральных областей, таким образом перекатывая тело в нужное положение. В этот процесс могут также вовлекаться специализированные движения игл.

Движение морских ежей тесно связано с пищевой активностью. Например, *Strongylocentrotus franciscanus* из зарослей бурых водорослей побережья Калифорнии передвигаются в среднем на 7,5 см в день, однако там, где количество пищи невелико, они могут покрывать за день расстояние в 50 см.

Некоторые морские ежи прячутся в углублениях между камнями (рис. 28.35, А), а некоторые виды способны сами копать или сверлить субстрат (рис. 28.35, Б). Сверливание осуществляется главным образом путем соскабливающих действий челюстного аппарата.



А



Б

Рис. 28.35. Echinoidea, морские ежи, сверлящие твердые субстраты:

А — карибская *Echinometra lacunter*, сверлящая известняк при помощи зубов и игл в своей норке; Б — Индо-Тихоокеанский *Echinostrephus moralis*, питающийся кусочками водорослей, собираемыми у входа в свою норку (Б — из De Ridder C. and Lawrence J. M. 1982. Food and feeding mechanisms: Echinoidea. In Jangoux M. and Lawrence J. M. (Eds.): Echinoderm Nutrition. A. A. Balkema, Rotterdam. P. 90)

Сверление — это адаптация, противостоящая воздействию волн. Такие виды в больших количествах обнаруживаются в местообитаниях, открытых действию волн. Один из наиболее примечательных сверлящих морских ежей — *Paracentrotus lividus*, обитающий вдоль побережья Европы. Норки этого морского ежа изрешечивают поверхности скал. Если норки неглубокие, животное покидает их во время питания. Внутри более глубоких норок, входные отверстия которых слишком малы, чтобы позволить ежу выбираться на поверхность, еж остается постоянно.

Echinometridae — это обычные сверлящие ежи, распространенные на тропических рифах. Этих морских ежей обычно можно увидеть в неглубоких неровных гротах, но их сложно из-

влечь, не разрушив при этом окружающую породу. Западно-Индийская *Echinometra* изрешечивает (в виде пчелиных сот) коралловые скалы в зонах высокой волны, однако иногда встречаются популяции этого вида, не образующие норок. *Strongylocentrotus purpuratus* обитает в подверженных прибою местах на Тихоокеанском побережье Северной Америки. Там он роет норки в мягких породах.

ВСС и другие отделы целома

ВСС эхиноидей похожа на таковую морских звезд (рис. 28.36). Одна из генитальных пластинок вокруг перипрота видоизменена в мадрепоровую пластинку (см. рис. 28.31, А). Тонкий каменный канал в типичном случае менее обызвествленный, чем у мор-

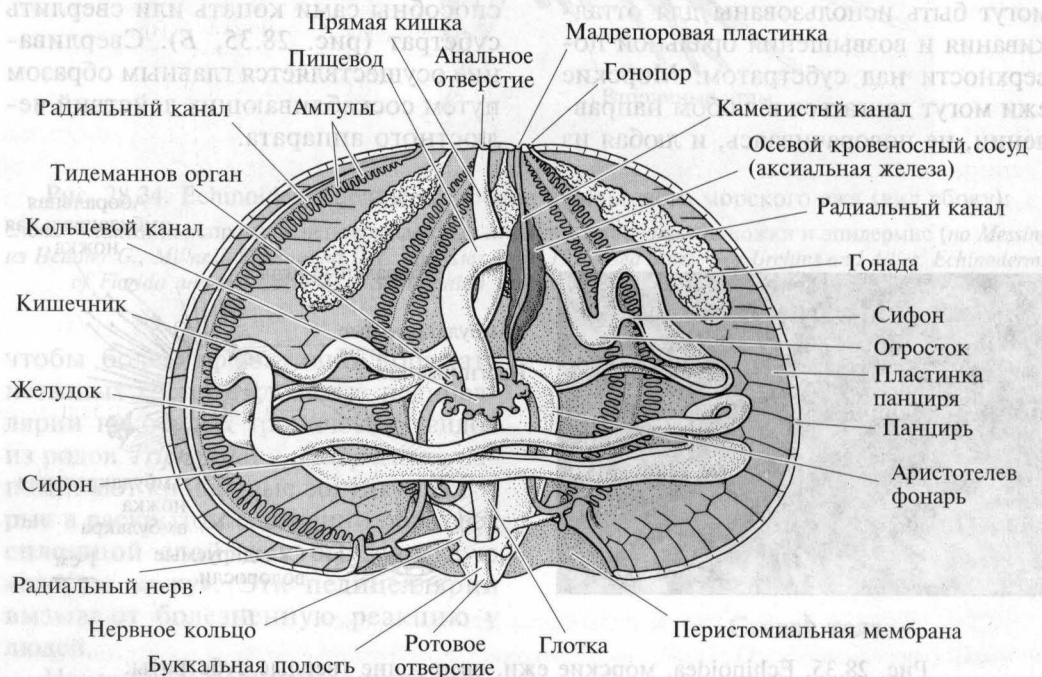


Рис. 28.36. Echinoidea, внутренняя анатомия правильного морского ежа *Arbacia punctulata* (изменено и перерисовано по Petrunkevitch из Reid в Brown F.A. (Ed.): *Selected Invertebrate Types*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 528—538)

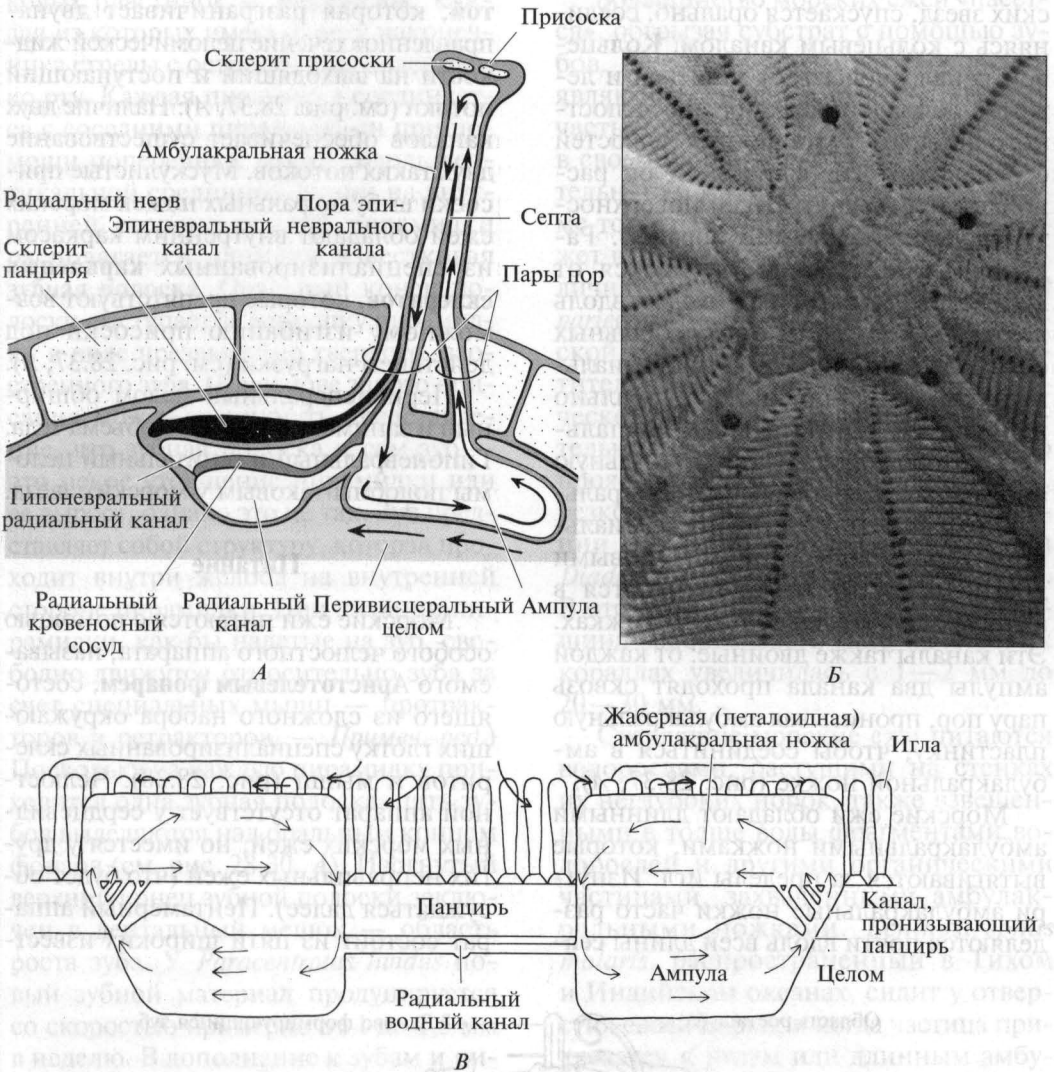


Рис. 28.37. Echinoidea: амбулакральные ножки в роли жабр у правильных и неправильных морских ежей:

A — участок стенки тела, ампула и амбулакральная ножка у *Strongylocentrotus*. Все амбулакральные ножки снабжены присосками и неполной септой, разделяющей обогащенные и обедненные кислородом потоки воды; B — аборальный центр панциря «песчаного доллара» *Mellita*. Четыре крупных отверстия по краям центральной звезды (мадрепоровая пластинка) представляют собой гонопоры. Пятый гонопор (и гонада) отсутствует на интерамбулакре, несущем прямую кишку и анальное отверстие. Под звездой на панцире располагается основание петалоида с двойным рядом поперечных желобков. Каждый желобок сообщается со сплюсненной петалоидной амбулакальной ножкой, используемой для газообмена. Два маленьких отверстия, по одному на каждом конце желобка, представляют собой пару пор для петалоидной амбулакальной ножки; V — схема среза через петалоид с двумя петалоидными амбулакральными ножками плоского морского ежа *Mellita*. Стрелки обозначают противоположно направленные потоки внешней морской воды и внутренней целомической жидкости (A — изменено и перерисовано из Lang, 1894; B — адаптировано из Fenner D. H. 1973. The respiratory adaptations of the podia and ampullae of echinoids. Biol. Bull. 145: 323—339)

ских звезд, спускается орально, соединяясь с кольцевым каналом. Кольцевой канал опоясывает пищевод и лежит в аборальной мембране челюстного аппарата (у лишенных челюстей сердцевидных морских ежей он располагается на внутренней поверхности перистомиальной мембраны). Радиальные каналы простираются от кольцевого канала и проходят вдоль внутренней стороны амбулакральных областей панциря. Каждый радиальный канал оканчивается аборально небольшим терминальным щупальцем, которое пронизывает апикальную амбулакральную пластинку. Латеральные каналы одной стороны радиального канала чередуются с таковыми другой стороны и заканчиваются в ампулах и амбулакральных ножках. Эти каналы также двойные: от каждой ампулы два канала проходят сквозь пару пор, пронизывая амбулакральную пластинку, чтобы соединиться в амбулакральной ножке (рис. 28.37, А).

Морские ежи обладают длинными амбулакральными ножками, которые вытягиваются за пределы игл. Изнутри амбулакральные ножки часто разделяются почти вдоль всей длины **сеп-**

той, которая разграничивает двуправленное течение целомической жидкости на выходящий и поступающий потоки (см. рис. 28.37, А). Наличие двух каналов обеспечивает существование двух таких потоков. Мускулистые присоски амбулакральных ножек морских ежей обладают внутренним каркасом из специализированных **каркасных склеритов**, которые препятствуют возможному изгибанию присоски под действием нагрузки (см. рис. 28.37, А).

Перивисцеральный целом обширный и занимает более 75 % объема тела. Гипоневральный и генитальный целомы подобны таковым у морских звезд.

Питание

Морские ежи питаются с помощью особого челюстного аппарата, называемого **Аристотелевым фонарем**, состоящего из сложного набора окружающих глотку специализированных склеритов и мышц (рис. 28.38). Челюстной аппарат отсутствует у сердцевидных морских ежей, но имеется у других неправильных ежей (что будет обсуждаться далее). Пентамерный аппарат состоит из пяти широких извест-

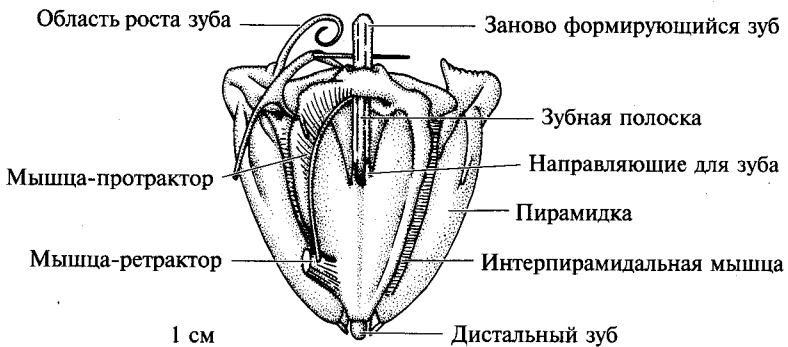


Рис. 28.38. Echinoidea, Аристотелев фонарь правильных морских ежей.

Вид сбоку фонаря у *Sphaerechinus granularis* (из De Ridder C. and Lawrence J. M. 1982. Food and feeling mechanisms: Echinoidea. In Jangoux M. and Lawrence J. M. (Eds.): Echinoderm Nutrition. A. A. Balkema, Rotterdam. P. 81)

ковых пластинок — **пирамидок**, каждая из которых имеет форму наконечника стрелы с острием, направленным ко рту. Каждая пирамидка соединяется с соседними пирамидками при помощи поперечных мышц. Вдоль вертикальной срединной линии на внутренней стороне каждой пирамидки располагается длинная известковая **зубная полоска**. Оральный конец полоски выступает за верхушку пирамидки в виде чрезвычайно твердого, заостренного **зуба**. (На основе такого описания может возникнуть представление, что зубная полоска и сам зуб — это некое утолщение пирамидки или ее вырост, однако это не так. Зуб представляет собой структуру, которая проходит внутри желоба на внутренней стороне пирамидки. При питании пирамидки, как бы надетые на зуб, свободно движутся относительно зуба за счет специальных мышц — протракторов и ретракторов. — *Примеч. ред.*) Поскольку на каждую пирамидку приходится одна зубная полоска, пять зубов выделяются над оральным концом фонаря (см. рис. 28.30, А). Изогнутый верхний конец зубной полоски заключен в дентальный мешок — область роста зуба. У *Paracentrotus lividus* новый зубной материал продуцируется со скоростью примерно от 1 до 1,5 мм в неделю. В дополнение к зубам и пирамидкам Аристотелев фонарь включает несколько более мелких, стержневидных структур на аборальном конце.

Специализированные мышцы выдвигают и втягивают фонарь и зубы через рот, а также раскачивают фонарь из стороны в сторону. Другие мышцы контролируют зубы, которые могут быть открытыми или закрытыми. Движения фонаря и зубов позволяют морским ежам скоблить субстрат и схватывать пищу.

Большинство морских ежей «пасет-ся», обгрызая субстрат с помощью зубов. Несмотря на то что водоросли являются основной пищей, большая часть морских ежей всеядны и имеют в своем рационе широкий ряд растительного и животного материала. Кроме того, рацион отдельных видов может варьировать в зависимости от наличия того или иного корма. *Lytechinus variegatus* — обитатель зарослей морской травы, потребляет около 1 г растительного корма в день. Экологическое значение потребления растительности морскими ежами наглядно проявилось после того, как в 1983 г. резко уменьшилась плотность популяции длинноиглового морского ежа *Diadema antillarum* в Карибском море. В отсутствие этого морского ежа толщина водорослевого мата на мертвых кораллах увеличилась с 1—2 мм до 20—30 мм.

Сверлящие морские ежи питаются водорослями, растущими на стенках их неглубоких норок, также взвешенными в толще воды фрагментами водорослей и другими органическими частицами, захваченными амбулакральными ножками. *Echinostrephus molaris*, распространенный в Тихом и Индийском океанах, сидит у отверстия своей норки, и когда частица прикасается к иглам или длинным амбулакральным ножкам, кончики игл сходятся в одну точку и схватывают ее (см. рис. 28.35, Б).

Склериты Аристотелева фонаря окружают буккальную полость и глотку (см. рис. 28.36). Глотка соединяется с пищеводом. Пищевод спускается вдоль внешней стороны фонаря и затем вливается в расширенный желудок. В месте соединения пищевода с желудком обычно присутствует слепозамкнутый мешочек, или отросток. Желудок, подвешенный на мезенте-

рии, окружает (против часовой стрелки, если смотреть с аборальной стороны) полость тела в экваториальной плоскости. Затем он поворачивается на 180° и соединяется с кишечником, который окружает полость тела по часовой стрелке, при взгляде с аборальной стороны. Кишечник представлен в виде фестонов, подвешенных на мезентериях, напоминающих драпированную ткань. Он соединяется с вертикальной прямой кишкой, которая опорожняется через анальное отверстие.

У большинства эхиноидей тонкий трубчатый обводный канал — **сифон** — параллелен внутреннему краю желудка частично или по всей его длине (см. рис. 28.36). Сифон берет начало в пищеводе, около точки его соединения с желудком, и возвращается к пищеварительному тракту в месте перехода желудка в кишечник.

Жевательные движения зубов перемещают порции пищи и уплотняют их в буккальной полости, которая секретирует слизь, связывающую частички в комочек. Радиальные мышцы заставляют глотку расширяться и проглатывать пищевые комочки. Дополнительная слизь, поставляемая глоткой, смазывает комочки, облегчая их транспортировку по оставшейся части пищеварительного тракта. Пробкообразные комочки движутся по пищеводу за счет перистальтики, а вода удаляется сифоном перед попаданием комочков в желудок (существует также мнение, что сифон, в котором никогда не находят пищи, выполняет дыхательную функцию. — *Примеч. ред.*). Желудок секретирует ферменты и отвечает за внеклеточное пищеварение, эндоцитоз, внутриклеточное пищеварение и складирование питательных веществ. Удаляя избыток воды из пищевых комочков, сифон, вероятно, препятствует понижению concentra-

ции желудочных пищеварительных ферментов. Хотя некоторое внеклеточное пищеварение, оставшееся после пребывания в желудке, может осуществляться в кишечнике, его функциями главным образом являются эндоцитоз, внутриклеточное пищеварение и хранение питательных веществ. Прямая кишка и анальное отверстие формируют и выбрасывают фекальные массы.

Внутренний транспорт, газообмен и экскреция

Основным средством циркуляции является целомическая жидкость, в которой взвешены многочисленные клетки-целоциты. Кровеносная система эхиноидей хорошо развита и представляет собой сложную сеть сосудов в стенке мезентериев пищеварительного тракта, однако почти ничего не известно о функционировании этой системы или о составе бесцветной крови морских ежей. Кровеносная система построена в основном так же, как и у морских звезд, но желудочные кровеносные пучки отсутствуют.

Большинство морских ежей имеют пять пар **перистомиальных жабр** на перистомиальной перепонке (см. рис. 28.30, А). Каждая из них представляет собой сильно разветвленный внешний карман окологлоточного целома и выстлана ресничным перитонеумом. Целомическая жидкость перекачивается к жабрам и от них за счет системы мышц, связанных со склеритами Аристотелева фонаря. Перистомиальные жабры, вероятно, обеспечивают газообмен мощной мускулатуры фонаря.

Как и у других иглокожих, амбулакральные ножки эхиноидей временно представляют собой и жабры, которые обеспечивают газообмен ВСС и перивисцеральной полости.

Физическое разграничение септой противоположных потоков жидкости в амбулакральной ножке, так же как отдельные каналы между ножкой и ампулой, снижает потерю кислорода в самой ножке, которая могла бы происходить в результате диффузии от нисходящего потока (обогащенного O_2) к восходящему (обедненному O_2) (см. рис. 28.37). У многих морских ежей аборальные амбулакральные ножки специфически видоизменены для обеспечения функции газообмена. Аборальные амбулакральные ножки могут быть лишены присосок, а у *Arbacia* они еще и уплощены (для увеличения поверхности газообмена. — Примеч. ред.).

Целомоциты удаляют частички продуктов обмена и выносят их скопления к жабрам, амбулакральным ножкам и осевому органу для окончательного удаления или складирования. Некоторые целомоциты формируют сгустки, которые участвуют в заживлении ран. Комплекс осевых органов, выполняющий функцию сердца и почки, устроен подобно таковому морских звезд.

Нервная система

Нервная система морских ежей сходна с таковой у офиур (см. рис. 28.36). Циркуморальное нервное кольцо опоясывает глотку внутри фонаря, а радиальные нервы проходят между пирамидками фонаря и тянутся вдоль нижней стороны панциря. Эктонервные компоненты радиальных нервов лежат в эпинеуральных каналах, сразу под радиальными каналами ВСС и гипоневральным целомом (см. рис. 28.37, А).

Многочисленные чувствительные клетки в эпителии, особенно на иглах, педицелляриях и амбулакральных

ножках, составляют большую часть сенсорной системы эхиноидей. Буккальные ножки морских ежей, амбулакральные ножки по периферии серцевидных ежей, а также амбулакральные ножки оральной поверхности плоских морских ежей («песчаных долларов») имеют большое значение в сенсорной рецепции.

Большинство морских ежей (за исключением «карандашных» ежей) обладают статоцистами, которые расположены в сферических тельцах, называемых **сферидиями**. Количество сферидий может варьировать от нескольких до множества; сферидии имеют стебельки и располагаются в различных местах вдоль амбулакров. У плоских морских ежей сферидии находятся рядом с перистомом и погружены в панцирь. Функция сферидий — ориентация относительно вектора силы тяжести.

Эхиноидеи в основном характеризуются отрицательным фототаксисом, и многие из них имеют склонность прятаться в тени расщелин в скалах или под раковинами. Некоторые виды



Рис. 28.39. Echinoidea, маскировка поверхности тела. *Lytechinus variegatus* покрывает свою аборальную поверхность раковинами, камешками и водорослями в ответ на освещение

морских ежей, такие, как *Tripneustes*, *Lytechinus*, *Strongylocentrotus*, а также *Clypeaster* («морской бисквит») маскируют себя фрагментами раковин и другими предметами, используя для этого амбулакральные ножки (рис. 28.39). Приспособительное значение такого поведения точно не установлено, однако очевидно, что это ответная реакция на свет. *Tripneustes*, например, в большей степени использует маскировочный покров в летнее (более светлое) время, чем зимой, а родственник ему *Lytechinus* сбрасывает свой покров ночью. Если в ходе эксперимента содержащийся в темноте

Lytechinus будет освещен лишь частично, то он покрывает только освещенную часть тела.

Неправильные морские ежи

Тело неправильных ежей сплющено вдоль орально-аборальной оси и из-за этого напоминает яйцо, положенное на бок, низкий купол или плоский диск, как это представлено у сердцевидных морских ежей, «морских бисквитов» и плоских морских ежей (рис. 28.40, *Б*; 28.41; 28.42, *В*). Уплотнение тела образует экваториальный ободок, как край доколумбовой плос-

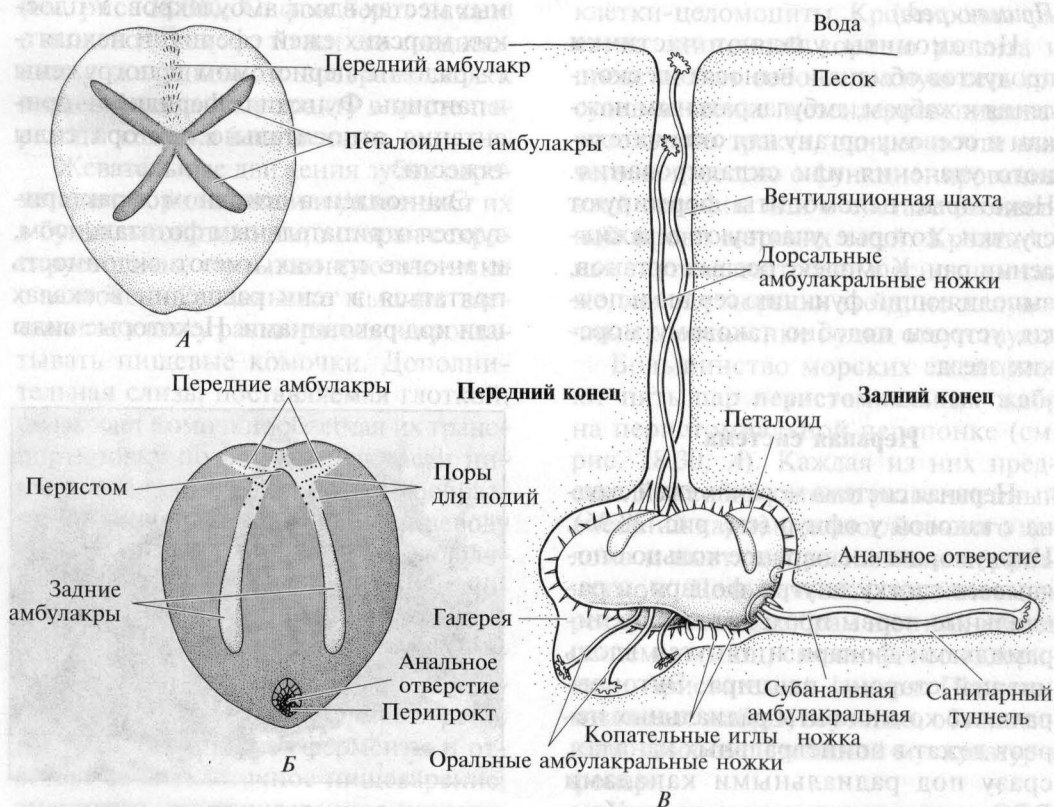
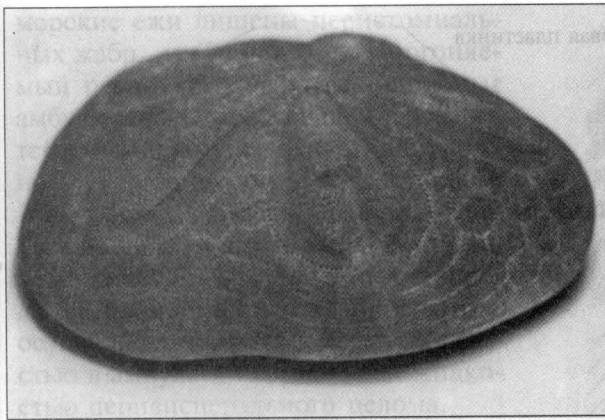
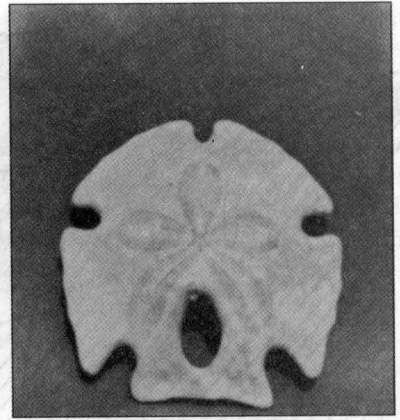


Рис. 28.40. Echinoidea, неправильные морские ежи. Сердцевидные ежи (Spatangoida): *А* — *Meoma ventricosa* из Вест-Индии (вид панциря с аборальной стороны); *Б* — *Meoma* (вид панциря с оральной стороны); *В* — *Moiria atropos* в своей норке (*А* и *Б* — изменено и перерисовано из Нутан Л. Н. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)



А



Б

Рис. 28.41. Echinoidea, неправильные морские ежи Clypeasteroidea:

А — вид сбоку панциря «морского бисквита» *Clypeaster*; Б — аборальная поверхность панциря «песчаного доллара»; вид рода *Encope*

кой Земли (Ну что здесь скажешь? Американцы почему-то непоколебимо уверены, что до Колумба весь мир считал Землю плоской. На самом деле представления о шарообразности Земли были широко распространены в Европе уже в античное время. Кроме того, «экспериментально» шарообразность Земли доказал не Колумб, а Магеллан. — *Примеч. ред.*), и анальное отверстие смещается к этому ободку или располагается на полпути между полюсом и ободком (рис. 28.40, Б; 28.42, Б, Г). Уплотнение тела и особенно изменение положения анального отверстия придают исходно пятилучевому телу морского ежа билатеральную симметрию. Эта новая симметрия является не только формальной, но также и функциональной: неправильные ежи движутся вперед вдоль заданной этой симметрией переднезадней оси с передним концом, противоположным заднему концу, несущему анальное отверстие. Нижняя поверхность тела функционально является вентральной и имеет иное строение, чем верхняя, дорсальная, поверхность.

Неправильные ежи приспособлены к передвижению по поверхности или сквозь толщу песка или ила. В противоположность правильным морским ежам их панцирь сплошным ковром устилают короткие иглы, которые используются для локомоции вместо амбулакральных ножек (рис. 28.40, В; 28.41, А; 28.42, В, Е). Они также используются для удаления осадка с поверхности тела и для других целей.

Как и у правильных морских ежей, амбулакральные ножки на амбулакрах покрывают всю поверхность тела, однако на вентральной (оральной) и дорсальной поверхностях они специализированы по-разному. Вентральные амбулакральные области, называемые **филлодиями**, несут амбулакральные ножки, приспособленные для захвата или приклеивания пищи (рис. 28.42, Б; 28.43). Дорсальные амбулакральные области напоминают лепестки цветка и поэтому названы **петалоидами** (см. рис. 28.37, Б; 28.40, А; 28.42, А). Петалоидные амбулакральные ножки представляют собой широкие плоские жабры (см. рис. 28.37, В). (Неправильные

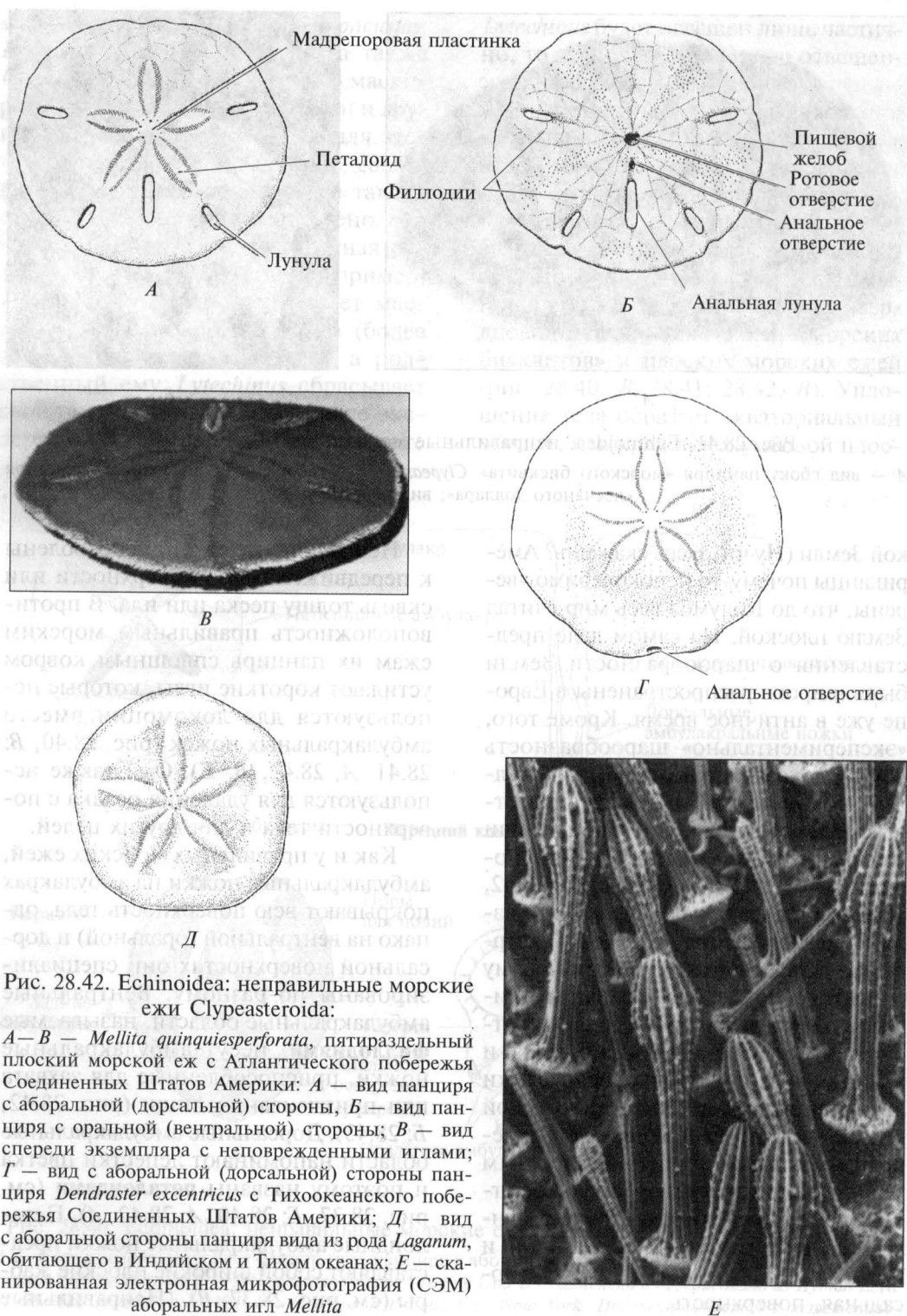


Рис. 28.42. Echinoidea: неправильные морские ежи Clypeasteroidea:

А — В — *Mellita quinquesperforata*, пятираздельный плоский морской еж с Атлантического побережья Соединенных Штатов Америки; А — вид панциря с аборальной (дорсальной) стороны, Б — вид панциря с оральной (вентральной) стороны; В — вид спереди экземпляра с неповрежденными иглами; Г — вид с аборальной (дорсальной) стороны панциря *Dendraster excentricus* с Тихоокеанского побережья Соединенных Штатов Америки; Д — вид с аборальной стороны панциря вида из рода *Laganum*, обитающего в Индийском и Тихом океанах; Е — сканированная электронная микрофотография (СЭМ) аборальных игл *Mellita*

морские ежи лишены перистомиальных жабр. — *Примеч. ред.*) Прогоняемый ресничками через петалоидные амбулакральные ножки водный поток течет в направлении, противоположном течению целомической жидкости ВСС в жабрах. Противотечение обеспечивает оптимальный градиент, необходимый для поступления кислорода. Газообмен на основе противотока осуществляется также между жидкостью в ампуле и окружающей жидкостью перивисцерального целома.

Неправильные ежи являются избирательными потребителями осадка, заглатывающими органический материал во время рытья норки в отложениях. Их пищеварительный тракт более или менее напоминает таковой морских ежей, хотя прямая кишка тянется назад, соединяясь со смещенным анальным отверстием.

CLYPEASTEROIDA. К этой группе относятся своеобразные морские ежи, которых в США называют «морские бисквиты», и плоские морские ежи («песчаные доллары»). Они живут на поверхности песка или под ним. Куполообразные формы, такие, как *Clypeaster* (см. рис. 28.41, А), имеют овальные очертания и очень плотный, твердый скелет, тогда как «песчаные доллары» представляют собой округлые, сильно уплощенные и хрупкие диски (см. рис. 28.42). Ротовое отверстие, пять челюстей и перистом располагаются в центре нижней поверхности, но анальное отверстие смещено назад, вдоль интерамбулакра. Мадрепоровая пластинка — одиночная пятиугольная пластинка на «северном» полюсе, от которого радиально расходятся пять петалоидов. У большинства *Clypeasterida* четыре интерамбулакральных угла madreporовой пластинки несут по генитальной поре, а пятая генитальная пора и гонада отсут-

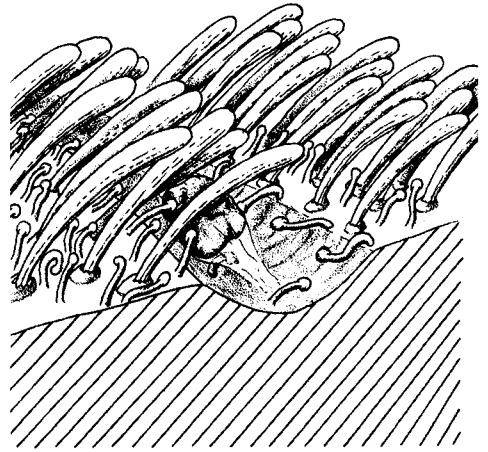


Рис. 28.43. Echinoidea, неправильные морские ежи.

Срез через пищевой желоб на оральной поверхности плоского морского ежа (*Clypeasteroidea*), демонстрирующий пищевой комок, передвигаемый амбулакральными ножками. Множество подвижных, булавовидных игл возвышается над амбулакральными ножками

ствуют, будучи вытесненными смещенными прямой кишкой и анальным отверстием (см. рис. 28.37, Б).

Край тела некоторых обычных «песчаных долларов», таких, как виды рода *Mellita*, снабжен заметными эллиптическими отверстиями, известными как **лунулы** (см. рис. 28.42, А, Б). Количество лунул варьирует от двух до множества, и они располагаются симметрично. В большинстве случаев лунулы развиваются из выемок по периметру тела, которые с ростом животного становятся включенными в состав панциря (см. рис. 28.41, Б). У несущих лунулы «песчаных долларов» анальное отверстие располагается в анальной лунуле, тогда как у плоских ежей, лишенных лунул, анальное отверстие находится на заднем крае. «Песчаные доллары» живут под поверхностью песка, а пятилунульная *Mellita quinquesperforata* с юго-востока США поселяется в полосе прибойя. Плоская

форма тела позволяет им скользить над грунтом под действием волн. За счет отверстий (лунул) подъемная сила уменьшается и это удерживает животное на месте. *Mellita* питается частичками, которые подбираются амбулакральными ножками с субстрата под оральной поверхностью животного. Эти амбулакральные ножки неравномерно разбросаны поперек оральной поверхности (радиальный водный канал имеет латеральные доли). Частички передаются от одной амбулакральной ножки к другой, как ведро воды по цепочке, к пищевым желобкам, а затем по желобкам вниз, ко рту (см. рис. 28.43). Челюсти разгрызают створки диатомовых водорослей и другие твердые частицы, даже зерна песка.

Лишенный отверстий плоский еж *Dendraster excentricus* (см. рис. 28.42, Г) с западного побережья США питается взвешенными в толще воды частицами. Плотность скоплений этого вида достигает 2000 экз./м². Хотя *Dendraster* питается так же, как другие плоские ежи, в условиях умеренного или сильного течения он становится на край и ориентирует свое тело по линии водного потока. Пища состоит не только из частичек, которые проходят между иглами, но также из кусочков диатомей и водорослей, собираемых амбулакральными ножками, и небольших ракообразных, пойманных педицелляриями.

Некоторые плоские морские ежи могут сами переворачиваться на нужную сторону при опрокидывании. При этом животное зарывается передним концом в песок, его задний конец постепенно поднимается и в конце концов тело животного переворачивается на нужную сторону. *Mellita quinquesperforata* частично приподнимает тело и затем предоставляет водным

потокам опрокинуть его на оральную поверхность.

Массивный «морской бисквит» *Clypeaster rosaceus* из Флориды и с островов Вест-Индии не роет норки, а, как правило, лежит на поверхности песчаного дна. Большая масса удерживает его на месте, в то время как крепкий, как скала, скелет защищает от хищников.

SPATANGOIDA. Сердцевидные морские ежи — хрупкие яйцеобразные организмы, напоминающие маленьких дикобразов (см. рис. 28.40, В). Их тело вытянуто по переднезадней оси (см. рис. 28.40, А, Б). Оральная поверхность плоская, а аборальная поверхность выпуклая. На дорсальной стороне тела располагаются пять амбулакров, видоизмененных в четыре петалоида и единственный передний амбулакр, погруженный в сердцевидную выемку (см. рис. 28.40, А). Передний амбулакр несет специализированные амбулакральные ножки, описанные ниже. С вентральной стороны рот и перистом смещаются кпереди, а анальное отверстие и перипрокт сдвинуты вдоль интерамбулакра к заднему краю тела. Передние три амбулакра короткие, а задние два длинные (см. рис. 28.40, Б). Имеется небольшое число амбулакральных ножек, длинных и специализированных. Спатаngoиды лишены челюстей. Они обитают на мягких или илистых донных субстратах и питаются мелкими частичками морских отложений.

Сердцевидные морские ежи роют норки в осадке, наклоняя книзу передний конец и копая с помощью специализированных, имеющих форму лопатки, игл на вентральной стороне тела (см. рис. 28.40, В). В конце концов большинство сердцевидных ежей, таких, как *Moiria atropos*, выкапывают подземный ход и питаются как раз во

время медленного прокладывания этого туннеля. (Некоторые сердцевидные ежи, однако, остаются зарытыми в одном месте, под поверхностью песка. — *Примеч. ред.*) Чтобы сохранить контакт с обогащенной кислородом поверхностью воды, они выкапывают вертикальную вентиляционную шахту с помощью невероятно длинных и крупных амбулакральных ножек, которые протягиваются вверх от дорсального переднего амбулакра (см. рис. 28.40, В). Дорсальные амбулакральные ножки, обладающие расширенными кончиками, также используются для смазывания стенок шахты и подземного хода слизью, которая укрепляет их. Специализированные дорсальные иглы поддерживают просвет шахты, когда ножки сокращены. Полосы небольших, покрытых ресничками игл (**фасциоли**) перекачивают через все тело воду с поверхности в подземный ход и выводят ее по заднему туннелю в пористый песок.

Сердцевидные морские ежи добывают пищу, используя видоизмененные амбулакральные ножки на вентральной поверхности, около рта (см. рис. 28.4, В). Эти крупные амбулакральные ножки ощупывают поверхность песка вокруг подземного хода, подбирая мелкие крупинки пищи. Позади тела группой крупных субанальных амбулакральных ножек выкапывается короткий, слепо замкнутый санитарный туннель. Фекальные массы откладываются в этом туннеле, расположенном ниже течения вентиляционного потока. Некоторые литоральные виды, такие, как Индо-Тихоокеанская *Lovenia*, выходят на поверхность на низкой воде и зарываются снова, когда уровень воды поднимается. *Lovenia* способна закопать себя за 1 мин, однако другим видам на это может потребоваться до 50 мин.

Размножение

Морские ежи раздельнополые. Правильные морские ежи имеют пять гонад, подвешенных вдоль интерамбулакров на внутренней стороне панциря (см. рис. 28.36), однако большинство плоских морских ежей обладают лишь четырьмя гонадами, а сердцевидные ежи — тремя или двумя. Короткий гонодукт протягивается аборально от каждой гонады и открывается гонопором, расположенным в одной из пяти генитальных пластинок (см. рис. 28.30, Б; 28.31, А; 28.37, Б). Некоторые зарывающиеся «песчаные доллары» снабжены длинными генитальными папиллами, которые дают возможность выводить яйцеклетки или сперму над поверхностью песка.

В большинстве случаев оплодотворение происходит в толще воды. Вынашивание эмбрионов имеет место у некоторых правильных морских ежей и сердцевидных ежей из холодных вод. Вынашивающие виды есть также среди «песчаных долларов». Вынашивающие морские ежи удерживают яйца на перистоме или вокруг перипрокта и используют иглы для того, чтобы сохранять развивающиеся эмбрионы в нужном положении. Неправильные формы вынашивают эмбрионы в глубоких впадинах на петалоидах.

Развитие и метаморфоз

Дробление равномерное вплоть до восьмиклеточной стадии, после которой бластомеры на вегетативном полюсе отделяют четыре небольших микромера. В результате дробления образуется типичная покрытая ресничками бластула, которая свободно плавает в течение 12 ч после оплодотворения.

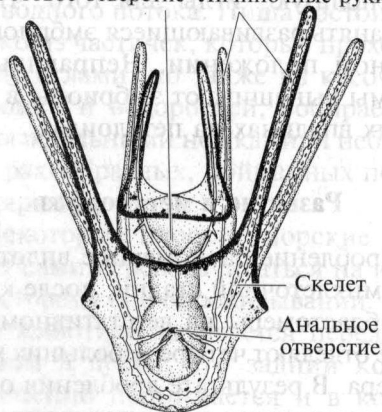
Гастрюляция типичная (авторы имеют в виду, что она протекает за счет

впячивания вегетативной стенки бластулы. — *Примеч. ред.*), но ей предшествует внутренняя пролиферация мезенхимных клеток, происходящих от микромеров. Мезенхима формирует некоторые личиночные мышцы и личиночный скелет. Целом возникает путем обособления апикального конца первичной кишки. Затем он разделяется на правый и левый мешочки. Это деление иногда намечается еще до окончательного отделения от кишечника. Гастроула принимает конусовидную форму (стадия призмы) и постепенно развивается в планктотрофную личинку — **эхиноплютеус**. Подобно плутеусу офиур, эхиноплютеус несет четыре пары длинных личиночных рук, каждая из которых поддерживается внутренним скелетным стержнем (рис. 28.44, А). Эхиноплютеус сердцевидных ежей отличается благодаря двум дополнительным парам латеральных рук и особенно характерной непарной задней рукой. Эхиноплютеус плавает и питается в течение нескольких месяцев. В ходе последующей жизни ли-

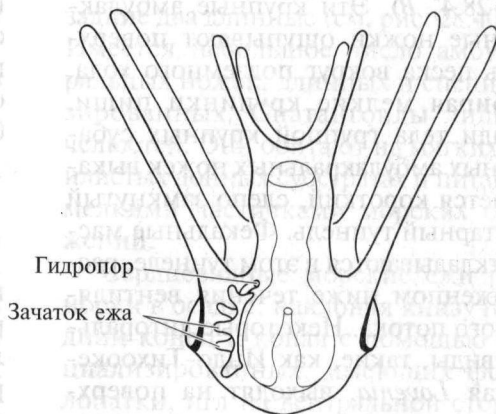
чинки на левой стороне личиночного тела формируется ювенильный рудимент, его орально-аборальная ось перпендикулярна оси тела личинки (рис. 28.44, Б). Эхиноплютеус постепенно опускается на дно, но, в отличие от брахиолярии морских звезд, которая прикрепляется специализированными личиночными руками, он приклеивается за счет амбулакральных ножек, тянущихся от сформированного маленького ежа. Метаморфоз протекает очень быстро, занимая около 1 ч. Молодой морской еж имеет размеры не более 1 мм.

Личинка плоского морского ежа *Dendraster excentricus* обычного вдоль Тихоокеанского побережья США оседает и претерпевает метаморфоз в ответ на вещества, выделяемые взрослыми особями. Это объясняет, почему этот вид и многие другие «песчаные доллары» обитают на песчаных банках с высокой плотностью населения. Продолжительность жизни *Dendraster* около восьми лет, но поселения плоских морских ежей продолжают существовать многие десятилетия.

Ротовое отверстие Личиночные руки



А



Б

Рис. 28.44. Echinoidea, личинка и личиночный метаморфоз:

А — эхиноплютеус плоского морского ежа *Fibularia craniola*; Б — эхиноплютеус с зачатком ежа (А — no Mortensen из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York)

Темпы роста известны лишь для небольшого числа морских ежей. Двум плоским ежам из Калифорнии — *Encope grandis* и *Mellita grantii* — требуется пять лет, чтобы достичь 95 % своего максимального размера (74 и 38 мм в диаметре соответственно). Показатель ежегодной смертности составляет 18 % для *Encope* и 58 % для *Mellita*. Один из наиболее известных морских ежей — *Strongylocentrotus purpuratus* — с побережья Калифорнии, достигает половой зрелости в течение второго года жизни, когда он составляет всего 25 мм в диаметре, однако продолжительность жизни может составлять 30 лет и более.

Разнообразие Echinoidea

Cidaroida^{SC}: Имеют простые (не составные) амбулакральные пластинки, каждая с одной парой пор; широко отделенные друг от друга первичные иглы, маленькие вторичные иглы; мышцы челюстей присоединяются к отросткам интерамбулакральных пластинок; жабры и сферидии отсутствуют. 150 видов. «Карандашные» ежи: *Cidaris*, *Eucidaris*, *Notocidaris*.

Euechinoida^{SC}: Амбулакральные пластинки сложные, каждая сформирована тремя или более первичными пластинками с двумя или более парами пор; мышцы челюстей прикрепляются к отросткам амбулакральных пластинок. 800 видов.

Echinothuroida^O: В основном глубоководные кожистые ежи с гибким панцирем и ампулами с ядом около кончиков игл. *Asthenosoma*.

Diadematoida^O: Правильные морские ежи с жестким или гибким панцирем с полыми иглами; на перистомиальной перепонке имеется 10 оральных пластинок. *Diadema*, *Plesiodiademata*.

Echinacea^O: Правильные ежи с жестким панцирем и цельными иглами. Присутствуют жабры. *Arbacia*, *Echinometra*, *Echinostrephus*, *Echinus*, *Lytichinus*, *Paracentrotus*, *Psammechinus*, *Toxopneustes*, *Tripneustes*, *Strongylocentrotus*. «Грифельные» ежи *Colobocentrotus*, *Heterocentrotus*.

Оставшиеся два таксона составлены «неправильными» (билатерально-симметричными) морскими ежами.

Clypeasteroida^O: «Морские бисквиты» и плоские морские ежи, специализированные к жизни на поверхности в толще или осадка. Панцирь от слегка уплощенного до плоского; имеются челюсти и лепестковидные амбулакральные ножки; анальное отверстие смещено назад. *Clypeaster*, *Dendraster*, *Encope*, *Fibularia*, *Mellita*, *Rotula*.

Spatangoida^O: Овальные, вытянутые сердцевидные ежи. Рот сдвинут вперед, анальное отверстие — назад. Челюсти отсутствуют. *Echinocardium*, *Lovenia*, *Meoma*, *Moiria*, *Spatangus*.

HOLOTHUROIDEA^C

Голотурии (так называемые «морские огурцы») — это таксон, насчитывающий около 1200 видов, которые расселились в более разнообразных и многочисленных средах обитания, нежели чем какая-либо другая группа иглокожих. Многие голотурии роют норки, некоторые ползают по песку, другие поселяются в расщелинах, прикрепляются к твердым поверхностям, несколько видов лазают по водорослям и немного видов являются пелагическими. Обитатели норок и расщелин могут напоминать по форме огурцы, бананы или червей; ползающие виды похожи на гигантских гусениц,

а на твердых поверхностях они подражают хитонам, плавающие виды напоминают маленькие зонтики. Различаясь в размерах от нескольких миллиметров как интерстициальная *Leptosynapta minuta* до 2 м как тропическая *Holothuria thomasi*, большинство голотурий превышает в длину 10 см и обладает крепким мясистым телом. Приблизительно одна треть видов живет в глубоких водах (занимающих более

чем 60 % земной поверхности), где они могут составлять около 90 % биомассы глубоководного бентоса.

Форма

Голотурии не имеют лучей или рук, поэтому их амбулакры тянутся вдоль удлинённой орально-аборальной оси. Из-за того что тело сильно вытянуто вдоль этой оси, голотурии обычно лежат не на оральной поверхности, а на боку. Сторона тела, обращенная к субстрату (выполняет функцию вентральной поверхности), включает три амбулакра (тривиум) и обычно называется **подошвой**, тогда как дорсальная сторона включает два амбулакра (бивииум; рис. 28.45). Это придает телу голотурий билатеральную симметрию. Однако положение плоскости билатеральной симметрии у голотурий отличается от таковой у неправильных морских ежей. Роющие виды, как правило, лишены подошвы и демонстрируют совершенную пятилучевую симметрию.

В зависимости от вида амбулакральные ножки могут быть сконцентрированными в амбулакральные ряды (*Thyonella*, *Cuscumaria*; рис. 28.45), более или менее равномерно рассыпанными по поверхности (*Thyone*, *Sclerodactyla*) или вообще отсутствовать (*Leptosynapta*, *Synaptula*; рис. 28.46). Ножки вентральной поверхности, если они имеются, обычно снабжены присосками. Дорсальные амбулакральные ножки могут нести присоски, однако зачастую они превращены в бородавки или тонкие папиллы. Иногда дорсальные ножки полностью редуцированы.

Рот и анальное отверстие располагаются на противоположных концах удлинённого тела. Рот окружен крупными, иногда разветвленными, **бук-**

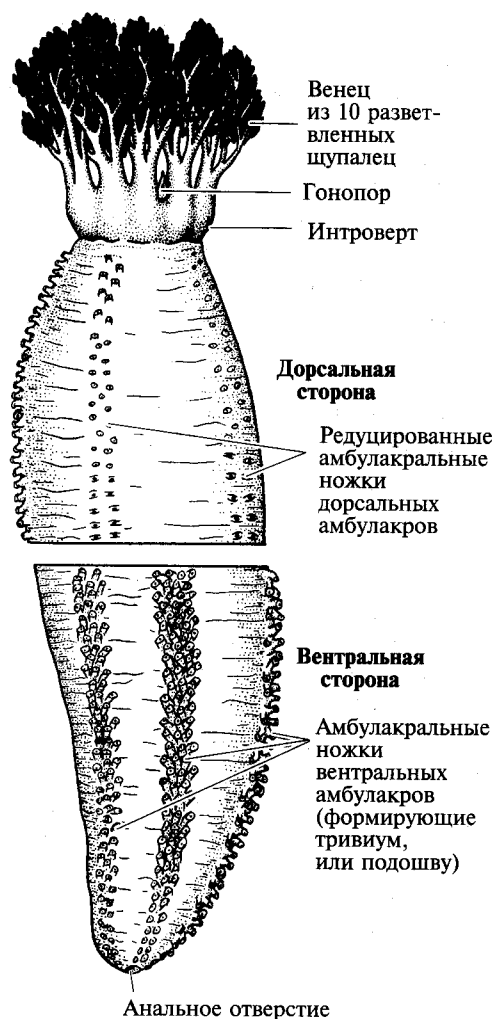


Рис. 28.45. Holothuroidea: Североатланти-
ческий морской огурец *Cucumaria frondosa*

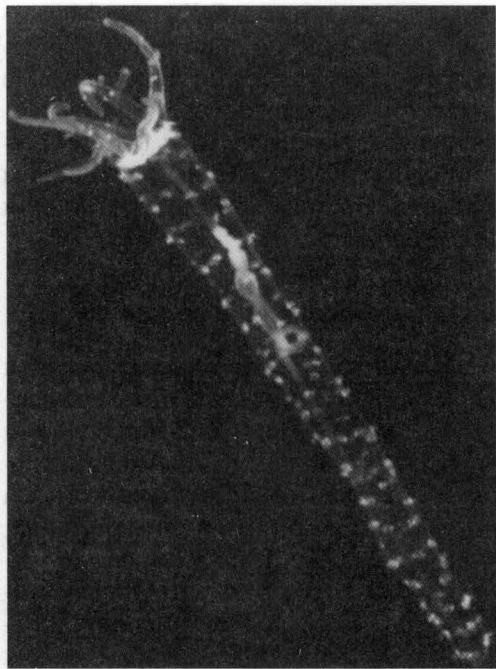


Рис. 28.46. Holothuroidea, крошечная тропическая червеобразная голотурия *Synaptula hydriformis* (Apodida), лишенная амбулакральных ножек, но прикрепляющаяся к водорослям, используя склериты в форме якоря (см. рис. 28.47), которые выглядят как белые пятнышки

кальными подиями (щупальцами), которые представляют собой специализированные оральные амбулакральные ножки (см. рис. 28.45; 28.50). (Это утверждение авторов книги неверно. Околоротовые щупальца голотурий не гомологичны амбулакральным ножкам. — Примеч. ред.) Представители различных таксонов могут иметь от 10 до 30 щупалец. Пока животное не питается, щупальца обычно втянуты, а мышечный сфинктер сжимает оральный конец тела. У некоторых видов короткий, напоминающий воротничок, участок туловища — **интроверт** — может втягиваться вместе со щупальцами (см. рис. 28.45). Мышечный

сфинктер также может закрывать анальное отверстие. Если оба отверстия закрыты, то бывает трудно различить, где оральный, а где анальный концы тела голотурии.

Стенка тела

В типичном случае мягкая и напояминающая кожу стенка тела включает тонкую кутикулу, лишенный ресничек эпидермис и толстую дерму. Дерма, а иногда также соединительно-тканый футляр амбулакральных ножек содержат микроскопические склериты, форма которых различается зачастую даже у одного и того же животного (рис. 28.47). Широкие аборальные защитные пластинки, похожие на таковые у хитонов, встречаются у некоторых видов (*Psolus*, *Ceto*), которые прикрепляются к поверхности скал. Склериты делают стенку тела прочнее и защищают ее от повреждений. Специалисты используют форму склеритов для определения видов и для классификации голотурий. Пара особых склеритов, называемых **якорь** и **якорная пластинка**, имеется в стенке тела *Leptosynapta* и родственных видов

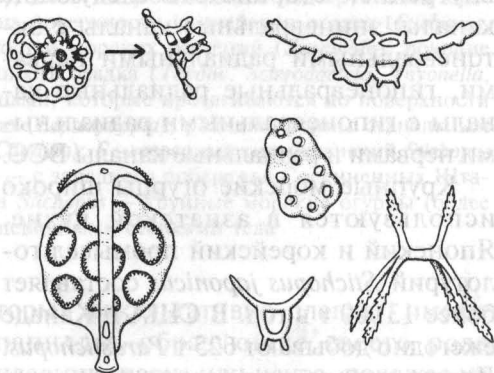


Рис. 28.47. Holothuroidea, склериты. Якорь и его якорная пластинка показаны внизу слева (no Bell)

(Apodia), которые лишены амбулак-
ральных ножек (см. рис. 28.47). Ост-
рые зазубрины якоря торчат из стен-
ки тела, прицепляются к отложениям
или водорослям и помогают голоту-
риям заякориваться в субстрате. Если
взять руками *Leptosynapta*, то она при-
цепляется к коже человека, как репей
цепляется к одежде. Коллагеновая дер-
ма представляет собой изменчивую по
плотности соединительную ткань, ко-
торая при необходимости может при-
обретать твердость камня. Иногда она,
напротив, размягчается до такой сте-
пени, что тело голотурии распадается
на части и каплями стекает между
пальцами, как, например, у Индо-
Тихоокеанского *Stichopus chloronotus*
(см. рис. 28.2) или *Isostichopus badio-*
notus с островов Вест-Индии.

С внутренней стороны дермы ле-
жит тонкая прослойка кольцевой мус-
кулатуры, за которой следуют пять
лент продольных мышц. Каждая хо-
рошо развитая продольная лента ле-
жит вдоль амбулакра на целомической
стороне радиального канала. Все мыш-
цы гладкие. Сама дерма включает в
себе несколько каналов, каждый из
которых располагается между лента-
ми продольных мышц. От внешней к
внутренней стороне это следующие
каналы: эпиневральные каналы с эк-
тоневральными радиальными нерва-
ми, гипоневральные радиальные ка-
налы с гипоневральными радиальны-
ми нервами и радиальные каналы ВСС.

Крупные морские огурцы широко
используются в азиатской кухне.
Японский и корейский промысел го-
лотурий *Stichopus japonicus* составляет
более 13 000 т в год. В США и Канаде
ежегодно добывают 625 т *Parastichopus*.
Для приготовления пищи используют
мышечные ленты. Выпотрошенные и
высушенные виды *Holothuria* и *Actino-*
pyga, которые напоминают гигантских

куколок насекомых. В Китае и Малай-
зии их употребляют в пищу как воз-
буждающее средство. Высушенные
голотурии известны под такими на-
званиями, как *трепанги* (это назва-
ние используется и на русском
Дальнем Востоке. — *Примеч. ред.*), или
bêche-de-mer.

Локомоция и образ жизни

Цилиндрическое тело, эластичная
стенка тела, антагонистичные мышеч-
ные слои и обширный, наполненный
жидкостью перивисцеральный целом —
все это делает голотурий похожими на
других мягкотелых животных, таких,
как роющие актинии и черви.

Как черви, некоторые голотурии-
деи роют норки за счет перистальти-
ки и, как актинии, некоторые из них
расширяют и сжимают тело, изменя-
ют его объем или же ритмично изги-
бают его и плывут. Голотурии, име-
ющие подошву (например, *Stichopus*),
ползают на амбулакальных ножках
так же, как морские звезды. При оп-
рокидывании они выправляют свое
положение, закручивая оральный ко-
нец до тех пор, пока амбулакральные
ножки не коснутся субстрата. Неко-
торые крошечные виды, такие, как
Synaptula или *Leptosynapta*, подтягива-
ют тело щупальцами. Все типы дви-
жения медленные, так что голотурии
в целом медлительные животные. Бо-
лее того, многие из них практически
сидячие. Это особенно относится к
видам, обитающим в расщелинах кам-
ней (*Cucumaria*, *Holothuria*) или в по-
лупостоянных норках (*Sclerodactyla*,
Leptosynapta, мольпадииды; рис. 28.48).

Плавающие формы составляют
приблизительно половину видов глу-
боководных *Elasipodida* (рис. 28.49,
Б, В). Остальные виды являются бен-
тосными и обладают увеличенными

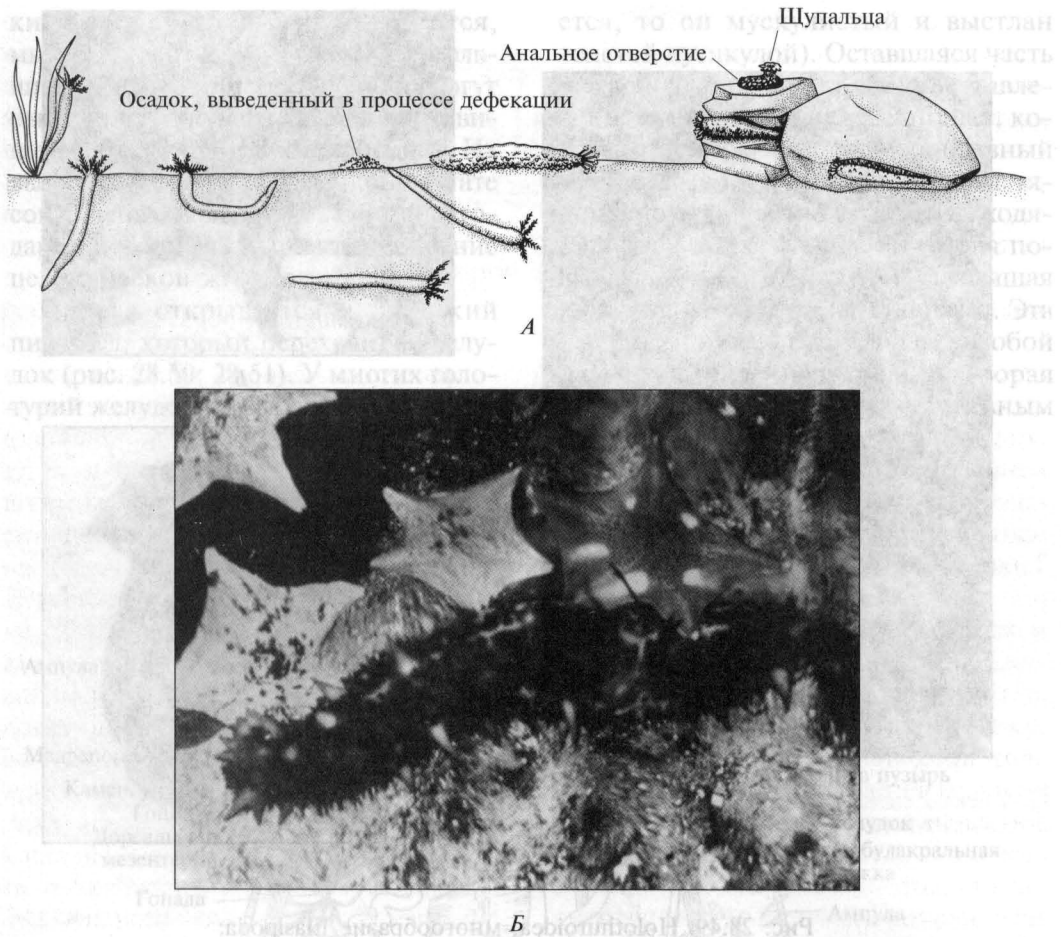
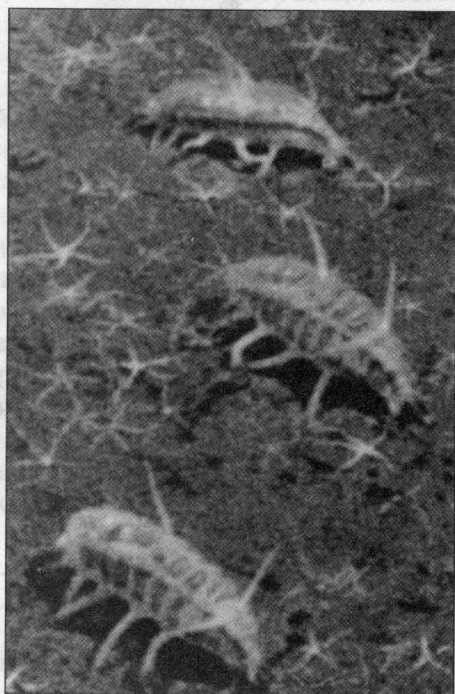


Рис. 28.48. Holothuroidea, местообитания и образы жизни (схематизировано):

А — обитатели расщелин скал (*Cucumaria*, *Holothuria*); животные, обитающие под крупными камнями (*Holothuria*, *Euapta*); представители, живущие на поверхности камней или осадка (*Stichopus*, *Holothuria*, некоторые аподиды); обитатели поверхностей морских растений (*Synaptula*); роющие формы, которые выкапывают два выхода на поверхность осадка (*Thyone*, *Sclerodactyla*, *Thyonella*, *Cucumaria*, *Echinocucumis*); роющие формы с шупальцами, которые протягиваются до поверхности (*Synapta*) или располагаются сразу под поверхностью (*Leptosynapta*); роющие формы с анальным отверстием, вытянутым к поверхности (*Leptopentacta*, *Caudina*); Б — северный тихоокеанский *Stichopus californicus* и морские звезды *Patiria miniata*, оба вида — с западного побережья Соединенных Штатов Америки. Виды широко распространенного рода *Stichopus* — крупные морские огурцы (более 36 см в длину) с плотными хрящевидными стенками тела

амбулакральными ножками, на которых они «ходят» по морскому дну. Плоская подошва и повернутые книзу шупальца и рот отражают билатеральную симметрию их тела (рис. 28.49, А). Пелагические виды, большинство ко-

торых факультативно плавает, имеют папиллы, образующие своего рода плавник, парус или нечто, похожее на колокол медузы. Прозрачная батипелагическая (т.е. живущая в толще воды на большой глубине. — Примеч. ред.)



А



Б



В

Рис. 28.49. Holothuroidea, многообразие Elaspoda:

А — три экземпляра *Scotoplanes*, идущие на амбулакральных ножках по дну желоба Сан-Диего (глубина 1060 м); Б — *Pelagothuria natatrix* — пелагический вид, обладающий кольцом длинных, сетчатых папилл позади рта и щупалец. Этот вид попеременно то висит, поддерживаемый водой, то плавает за счет направленных назад толчков сети; В — бентосный вид *Eynphniastes eximia*, покидающий дно во время кратких плавательных вылазок. Этот вид и *Pelagothuria* имеют желеобразное тело и по своему поведению напоминают медуз

голотурия *Peniagone diaphana* поднимается на 70 м и более над дном, держа тело в вертикальном положении, буккальными подиями вверх.

Пищеварительная система и питание

Пищеварительная система представлена длинным, трубчатым кишечником, часто извитым, со ртом и

анальным отверстием на противоположных концах тела. Рот располагается в центре буккальной перепонки, у основания буккальных подий. Рот открывается в глотку, обычно мускулистую, которую спереди окружает известковое кольцо из 10 склеритов (рис. 28.50). Известковое кольцо обеспечивает поддержку глотки и кольцевого канала, а также служит местом прикрепления продольных мышц стен-

ки тела и, если таковые имеются, мышц, стягивающих щупальца. У большинства видов щупальца и рот могут быть полностью втянутыми в туловище, когда животное потревожено. Их высывывание происходит в результате сокращения кольцевых мышц, благодаря которому повышается давление целомической жидкости.

Глотка открывается в короткий пищевод, который переходит в желудок (рис. 28.50; 28.51). У многих голотурий желудок не выражен (если име-

ется, то он мускулистый и выстлан толстой кутикулой). Оставшаяся часть пищеварительного тракта представлена энтодермальным кишечником, который образует большой S-образный изгиб. От области желудка назад тянется **передняя часть кишки** (нисходящая ветвь кишечника), затем она поворачивает вперед на 180° (восходящая кишка), затем снова на 180° назад. Эта последняя часть представляет собой настоящую **заднюю кишку**, которая соединяется с клоакой и анальным

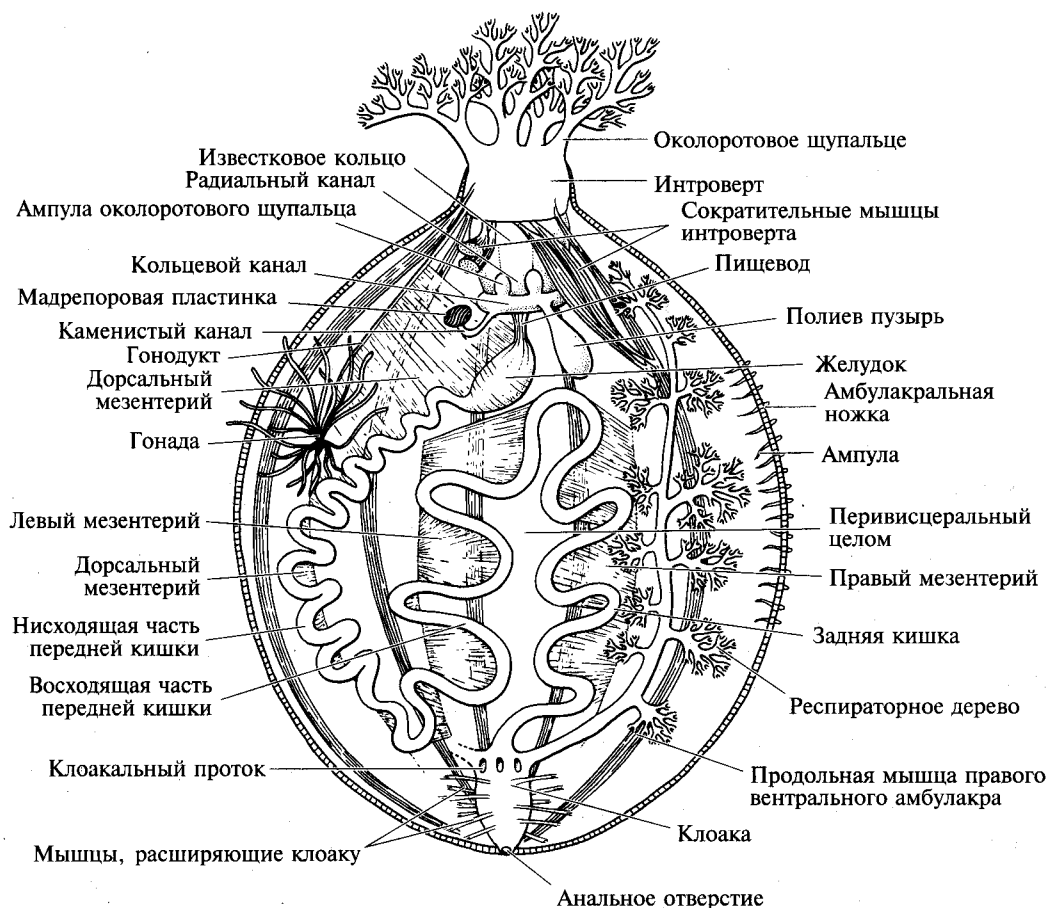


Рис. 28.50. Holothuroidea, внутренняя анатомия морского огурца *Sclerodactyla briareus* (= *Thyone briareus*), обитающего в прибрежных водах Северной Атлантики (изменено и перерисовано по Coe из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York)

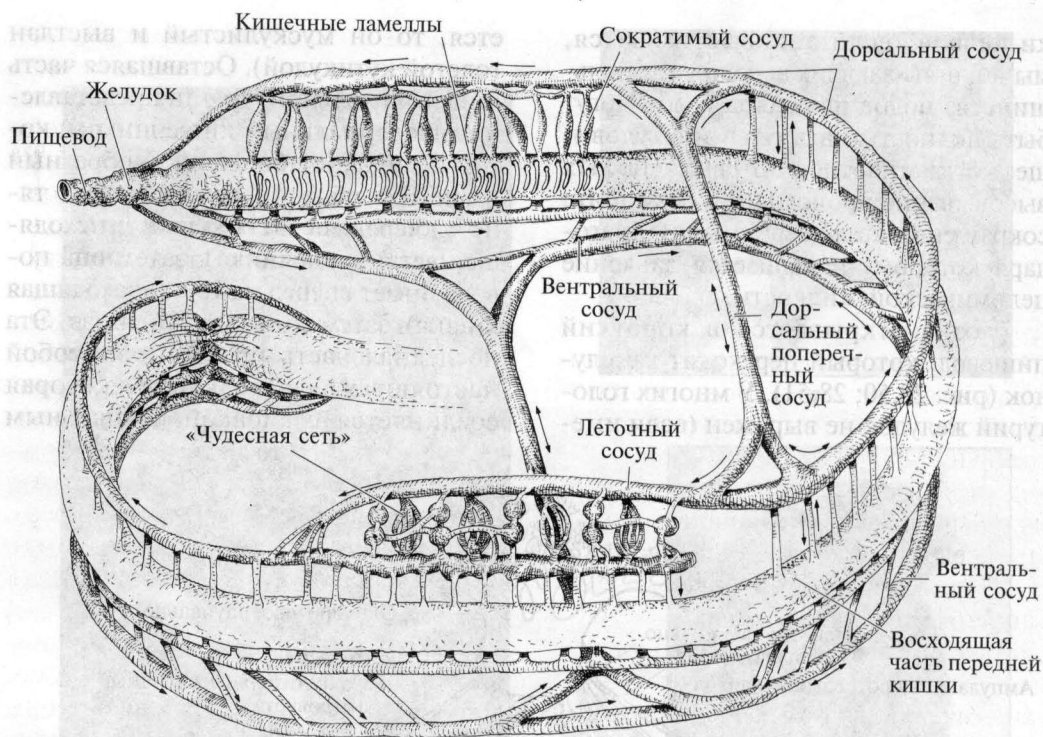


Рис. 28.51. Holothuroidea, кровеносная система.

Кровеносная система *Isostichopus badionotus*. Стрелки указывают направление движения крови (с изменениями из Herreid C.F., La Russa V.F. and DeFesi C.R. 1976. Blood vascular system of the sea cucumber, *Stichopus moebii*. J. Morphol. 150: 423—451)

отверстием. **Клоака** — это расширенная камера, предшествующая анальному отверстию. В нее поступают не только фекальные массы из задней кишки, но также вентилирующий поток воды из респираторных деревьев, описанных далее. Голотурии, лишённые респираторных деревьев, лишены также и клоаки, и обладают обычной прямой кишкой. Клоака подвешена в перивисцеральном целоме расходящимися в разные стороны **клоакальными мышцами-расширителями**, которые берут начало в стенке тела и прикрепляются к внешней стенке клоаки (см. рис. 28.50). Роль этих мышц описана далее, в разделе «Газообмен, внутренний транспорт и экскреция». Стенка клоаки перфорирована миниатюрны-

ми, снабженными клапанами **клоакальными протоками**, которые связывают полость клоаки с перивисцеральным целомом (см. рис. 28.50). Об их назначении см. в разделе «ВСС и другие целомы». Подобно глотке, пищеводу и желудку, клоака имеет эктодермальное происхождение, поэтому эти отделы пищеварительного тракта выстланы кутикулой.

Глотка и пищевод секретируют слизь и выполняют главным образом функцию транспорта пищи к желудку. Если имеется желудок, подобный мышечному желудку птиц, то он растягивает пищу в порошок; если такой желудок отсутствует, то эту функцию может выполнять глотка. Эндоцитоз и внутриклеточное пищеварение осу-

ществляются в кишечнике, а наличие внеклеточного пищеварения предполагается, но не подтверждено. Каловые массы формируются в клоаке или прямой кишке.

Как правило, голотурии питаются осадком или взвешенной пищей, используя для этого свои вытянутые щупальца. Как только щупальца наберут достаточно пищи, голотурия по очереди засовывает их в рот, как бы «облизывая» их и счищая с них приклеившиеся частички. Потребители взвешенной в толще воды пищи обладают ветвистыми (древовидными) щупальцами. К таким видам относятся седентарные и роющие формы, например виды родов *Sclerodactyla*, *Thyone*, *Eupentacta* и *Cucumaria*. Подвижные потребители осадков являются в основном эпибентосными животными. Большинство их имеют подошву и толстые щупальца с широкими, напоминающими швабру, концами, как у *Stichopus*, *Holothuria*, *Actinopyga* и глубоководных элазипод. Сидячие и обитающие в толще грунта потребители осадка лишены амбулакральных ножек. Они подразделяются на две группы. Животные одного таксона (Apodida) характеризуются перисто-разветвленными щупальцами. Виды рода *Leptosynapta*, к примеру, выкапывают вентилируемые U-образные норки и поселяются в них, заглатывая песок. Представители другого таксона (Molpadiida), к которым относятся роды *Molpadia* и *Caudina*, роются в иле головой вперед, а анальное отверстие остается на поверхности. Щупальцами они сгребают в рот ил. Питающиеся осадком голотурии активно перемешивают донные отложения. Обитающая в песке *Holothuria arenicola*, к примеру, перекапывает за год на каждом квадратном метре 47 кг грунта.

ВСС и другие целомы

ВСС голотурий подчиняется пятилучевой симметрии и в целом подобна таковой других иглокожих. Особенность ВСС у голотурий состоит в том, что у большинства видов мадрепоровая пластинка теряет связь с поверхностью тела. Она находится на конце короткого каменистого канала в перивисцеральном целоме (см. рис. 28.50). Таким образом, сквозь мадрепоровую пластинку в ВСС поступает жидкость перивисцерального целома (а не морская вода). У некоторых видов голотурий к кольцевому каналу прикрепляются не один, а несколько каменистых каналов и мадрепоровых пластинок.

Потеря воды из ВСС восполняется перивисцеральной целомической жидкостью, которая поступает через внутреннюю мадрепоровую пластинку. Перивисцеральная целомическая жидкость, очевидно, пополняется морской водой, которая поступает в анальное отверстие и клоаку, а оттуда через ресничные клоакальные протоки в перивисцеральный целом. При сильном сокращении тела (например, в минуту опасности. — *Примеч. ред.*) целомическая жидкость выбрасывается через клоакальные протоки в обратном направлении и далее через анус — во внешнюю среду. Когда тело вновь расслабляется, объем целомической жидкости восполняется.

Кольцевой канал окружает глотку сразу за известковым кольцом и несет один или более полиевых пузырей (см. рис. 28.50). Пять радиальных каналов (отходящих от кольцевого окологлоточного канала. — *Примеч. ред.*) дают начало целомическим каналам щупалец еще до того, как поворачивают назад, чтобы снабдить целомической жидкостью ампулы и амбулакральные

ножки. Радиальные каналы лежат в толще дермы под лентами продольных мышц. Каждое щупальце и каждая амбулакральная ножка в типичном случае обладают собственной ампулой (см. рис. 28.50). Если амбулакральные ножки редуцируются, происходит редукция их ампул. У *Aporodida*, которые лишены амбулакральных ножек, ВСС ограничивается кольцевым каналом, полиевыми пузырями и каналами щупалец. Мольпадииды также лишены амбулакральных ножек, однако обладают радиальными каналами. У *Leptosynapta* и родственных видов тидемановы органы отсутствуют, их функцию выполняют специализированные слепые воронки, прикрепленные к стенке перивисцерального целома.

Газообмен, внутренний транспорт и экскреция

Щупальца и амбулакральные ножки (одновременно со своей основной функцией. — *Примеч. ред.*) функционируют и как жабры, но главными органами газообмена у голотурий является билатерально-симметричная пара внутренних **респираторных деревьев**, или водяных легких (см. рис. 28.50). Каждое дерево возникает как дивертикул из стенки клоаки и несколько раз ветвится, формируя систему полых, слепо замкнутых трубочек в перивисцеральном целоме. Интересно, что настоящие легкие млекопитающих также представляют собой разветвленные дивертикулы пищеварительного тракта, однако они располагаются в переднем, а не в заднем отделе пищеварительной трубки.

Вентиляция респираторных деревьев осуществляется мышечным накачиванием клоаки, а также сокращением самих респираторных деревьев. Сокращение клоакальных мышц-расшири-

телей расширяет клоаку, вызывая напор воды вовнутрь через анальное отверстие (см. рис. 28.50). Затем анальный сфинктер закрывается, клоака сокращается и вода с силой вбрасывается в респираторные деревья. Сокращение деревьев выталкивает воду из системы. В типичном случае требуется несколько коротких клоакальных «вдохов», чтобы наполнить деревья, один продолжительный «выдох» опустошает их.

Эпителий респираторных деревьев представляет собой основную поверхность газообмена у крупных видов с толстыми стенками тела. Выставляя анальное отверстие в богатую кислородом морскую воду, эти животные могут жить в местах с дефицитом кислорода, таких, как норки или расщелины. Респираторные деревья позволяют голотуриям достигать больших размеров, обходясь при этом без обширных, легкоранимых жабр на поверхности тела. Тонкая тропическая «жемчужная рыбка» (*Carapus spp.*), длиной примерно 15 см, поселяется внутри респираторных деревьев таких голотурий, как *Holothuria*, *Actinopyga* и *Isostichopus*. Рыбка покидает хозяина ночью, отправляясь на поиски пищи, а затем возвращается под защиту респираторных деревьев, как только хозяин расширяет свое анальное отверстие для вдоха. В одной крупной голотурии иногда поселяется до 15 карапусов. До сих пор не обнаружено вредного влияния карапусов на хозяина.

Пелагические и бентосные глубоководные *Elasipodida* и роющие тонкостенные *Aporodida* лишены респираторных деревьев. Они получают кислород через всю поверхность тела. Основную роль в газообмене *Elasipodida* играют амбулакральные ножки.

У голотуроидей целомические полости и кровеносная система хорошо

развиты и используются для внутреннего транспорта. Целомические полости включают обширный перивисцеральный целом, ВСС и гипоневральные целомические каналы, взаимосвязанные с гипоневральными нервами. Целоциты в целомических полостях представлены в большом количестве, особенно в перивисцеральном целоме и ВСС. Кровеносная система развита лучше, чем у других голотурий, однако сердце отсутствует, сокращаются стенки сосудов. Содержащие гемоглобин эритроциты могут встречаться в ВСС, перивисцеральном целоме, кровеносной системе и даже в стенке пищеварительного тракта некоторых видов, особенно у крупнотелых, седентарных обитателей нор или расщелин. У видов родов *Sclerodactyla*, *Cucumaria*, *Eupentacta*, а также у мольпадиид, к примеру, эритроциты имеются в одном или более внутренних компартментах. Течение жидкости в целомах двунаправленное, это до некоторой степени справедливо и для кровеносных сосудов.

Голотурии, особенно *Aspidochirotida* (*Holothuria*, *Cucumaria*, *Stichopus*), имеют самую развитую кровеносную систему из всех иглокожих (см. рис. 28.50). Как и у других иглокожих, гипоневральное кровеносное кольцо и радиальные кровеносные сосуды идут параллельно кольцевому каналу и радиальным каналам ВСС. Главными органами кровеносной системы являются дорсальный и вентральный сосуды, идущие вдоль кишечника. Ветви, отходящие от дорсального сосуда, снабжают стенку кишечника многочисленными более мелкими сосудами. В петле, сформированной нисходящим и восходящим отделами небольшого кишечника, дорсальный сосуд образует обширное скопление капилляров, называемое **чудесной сетью** (*rete mira-*

bile = «чудесная кровеносная сеть»; см. рис. 28.51). Сеть представляет собой воротную систему, которая связывает дорсальные сосуды нисходящей и восходящей кишок с капиллярами в дереве. Левое дыхательное дерево тесно переплетается с «чудесной кровеносной сетью». Функция сети не установлена, однако все воротные системы специализированы на обмен, и анатомия сети заставляет предположить физиологический обмен, протекающий между сетью, пищеварительным трактом и респираторным деревом. Возможно кислород доставляется к стенке кишечника через дерево и сеть, или метаболические отходы выделяются из сети в дерево, или же протекает и то и другое. Голотурии лишены сердца, аксиального кровеносного сосуда и осевого канала. Экскреция осуществляется на уровне тканей и клеток, однако детали этого процесса известны не до конца. Аммиак, вероятно, диффундирует через стенку тела и респираторные деревья. Частицы продуктов обмена, так же как азотистый материал в кристаллической форме, выносятся целоцитами из различных частей тела к гонадным трубкам, респираторным деревьям и кишечнику. Затем отходы выводятся из организма через эти органы.

Нервная система и органы чувств

Анатомия нервной системы голотурий сходна с таковой у офиур и эхиноидей. Циркуморальное нервное кольцо, которое лежит в буккальной перепонке, около основания щупалец, посылает нервы к щупальцам, а также к глотке. Имеется пять радиальных нервов, каждый из которых состоит из эктоневального нерва в эпиневральном радиальном канале и гипонев-

рального нерва в гипоневральном радиальном канале.

У роющих представителей Apodida, у которых ротовое отверстие направлено вниз, имеется по одному статоцисту по соседству с каждым радиальным нервом, рядом с тем местом, где нервы отходят от известкового кольца. Некоторые аподиды имеют глазное пятно в основании каждого щупальца.

Кювьеровы органы, эвисцерация и регенерация

Как крупные, мясистые и зачастую подверженные внешним воздействиям животные, морские огурцы могли бы считаться идеальной добычей рыб и ракообразных. Голотурии защищаются при помощи химических токсинов, кювьеровых органов, которые по функции похожи на липкую бумагу от мух, а также, возможно, эвисцерацией, т.е. выбрасыванием с силой части или всех внутренних органов.

Небольшое число голотурий, виды родов *Holothuria* и *Actinopyga*, выбра-

сывают через анальное отверстие клейкие трубочки, называемые **кювьеровыми органами** (кювьеровы трубочки), прицеливаясь при этом в возможного хищника. После выстреливания эти трубочки регенерируют. Невыстреленные трубочки прикреплены к основанию одного (чаще всего левого) или обоих респираторных деревьев или же к общему стволу этих двух деревьев (рис. 28.52). При раздражении или нападении хищника анальное отверстие направляется в сторону врага, стенка тела сокращается и отделившиеся трубочки выстреливают из анального отверстия. При выбрасывании трубочки могут удлиняться в 20 раз по сравнению со своей первоначальной длиной и становятся такими же липкими, как нить паука. Они быстро опутывают мишень, и небольшие крабы и омары запутываются, теряют подвижность и медленно умирают. Трубочки являются не только клейкими, но также и токсичными благодаря веществу, называемому **голотурином** (сапонин), которое также обнаруживается в стенке тела некоторых

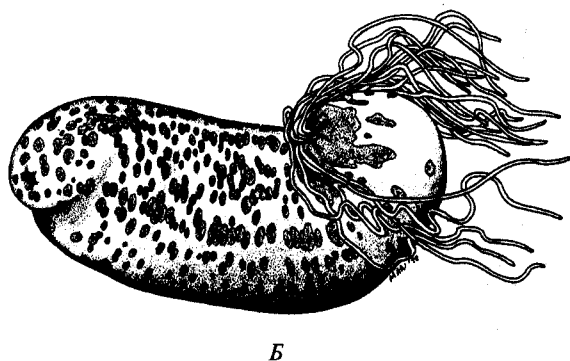


Рис. 28.52. Holothuroidea, кювьеровы органы:

А — основание респираторного дерева *Holothuria impatiens*, демонстрирующее кювьеровы органы; Б — *Holothuria* с выброшенными трубочками кювьеровых органов (А — no Russo из Nyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York; Б — нарисовано по фотографии Isobel Bennett)

видов. Будучи осведомлены о токсичности морских огурцов, жители островов в южной части Тихого океана издавна используют мацерированные тела голотурий определенных видов для ловли рыбы в приливно-отливной полосе.

Иногда с выстрелом кювьеровых органов путают более обычное явление, называемое **эвисцерацией**, которое имеет место у многих голотурий в ответ на раздражение. В зависимости от таксона у животных передний или задний конец разрывается, и части кишечника вместе с другими органами с силой выбрасываются. Подвергнувшиеся эвисцерации особи в процессе регенерации встречаются в массовых количествах в естественных местообитаниях в определенные периоды года. Возможно, это нормальное сезонное явление у некоторых видов в неактивный период, когда снижается обеспеченность пищей, либо таким путем голотурии избавляются от отходов, складываемых во внутренних тканях. За эвисцерацией следует регенерация потерянных органов.

Размножение

Голотурии отличаются от других ныне живущих иглокожих тем, что имеют единственную гонаду, которая в типичном случае разветвляется на множество трубочек, занимающих большую часть перивисцерального целома при созревании. Большинство голотурий раздельнополы, и гонада прикреплена впереди, в мезентерии, под срединным дорсальным интерамбулаком (см. рис. 28.50). Срединный дорсальный гонопор открывается между основаниями двух буккальных подий или же сразу за интровертом (см. рис. 28.45).

У большинства голотурий оплодотворение осуществляется в морской воде, однако около 30 первично холодноводных видов вынашивают свою молодь. При этом такие голотурии ловят выметанные в воду яйцеклетки своими буккальными подиями и перемещают их на подошву или на дорсальную поверхность тела для инкубации. Еще более удивительным является живорождение, которое имеет место у калифорнийского *Thyone rubra*, у *Leptosynapta* из Северного моря, у *Synaptula hydriformis* из Флориды и Карибского моря и у нескольких видов из других областей мира. Яйца проходят из гонад в целом (как они при этом оплодотворяются — неизвестно). Все развитие протекает в целоме, и молодая особь покидает тело матери через разрывы в стенке тела.

Развитие и метаморфоз

За исключением вынашивающих и живородящих видов, развитие планктонных зародышей происходит во внешней среде, в морской воде. Гастрюляция протекает так же, как у морских звезд. Передняя половина первичной кишки отделяется как целомическая полость, оставляя более короткую, заднюю, часть, которая становится пищеварительным трактом. Правый протомезоцель (аксогидроцель) не формируется.

По ходу развития зародыш дифференцируется в планктотрофную личинку, называемую **аурикулярией** (рис. 28.53, А). Аурикулярия похожа на бипиннарии морских звезд. Обе они лишены склеритов, которые есть в руках плутеуса (это не совсем верно, у личинок трепанга и некоторых других голотурий имеется два крупных известковых склерита. — *Примеч. ред.*). и обладают извитыми ресничными

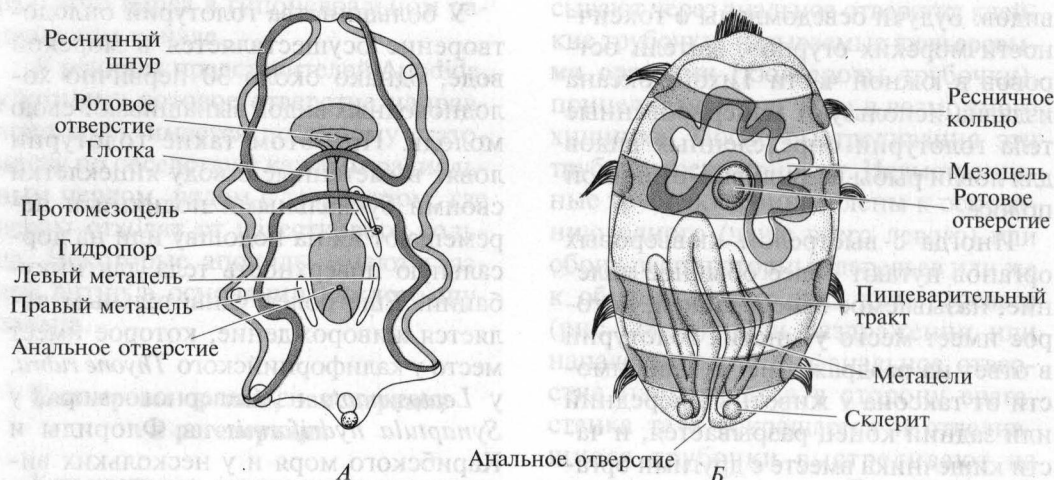


Рис. 28.53. Holothuroidea, личинка:

А — аурикулярия; Б — долиолярия обычной североатлантической голотурии *Leptosynapta inhaerens*; А, Б — вид с вентральной стороны (А — no Mortensen из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York; Б — no Runnström из Cuénot L. 1948. *Echinodermes*. In Grassé, P. (Ed.): *Traité de Zoologie*, Vol. XI. Masson et Cie, Paris. Перепечатывается с разрешения)

полосками. Преоральный ресничный шнур аурикулярии продолжается в посторальный, тогда как у бипиннарии эти два шнура разобщены. Целомические полости аурикулярии хорошо развиты лишь на левой стороне, тогда как у личинок морских звезд они почти билатерально-симметричны. Личинка аурикулярия в конце концов сменяется бочковидной стадией, называемой **долиолярией**, в которой исходный ресничный шнур разбивается на три-пять ресничных ободков, которые окружают тело (рис. 28.53, Б). Метаморфоз начинается на стадии долиолярии. Непрямое эмбриональное развитие с планктонотрофной аурикулярией, вероятно, является примитивным для голотурий, однако у большинства видов яйца крупные и богаты желтком. Такие яйца развиваются прямо в лецитотрофную личинку, сходную с долиолярией.

Личинки голотурий не формируют особый зачаток тела донной особи (как

это происходит у морских звезд и морских ежей), и личиночный метаморфоз протекает постепенно, трансформируя долиолярию в ювенильную голотурию. В процессе этой трансформации сохраняется ось личиночного тела. Сначала появляются пять щупалец, затем — амбулакральные ножки. На этой стадии ювенильная голотурия называется **пентактула**. В конце концов пентактула оседает на дно и начинает вести взрослое существование. Продолжительность жизни многих голотурий составляет от 5 до 10 лет.

Разнообразие Holothuroidea

Dactylochirotida⁰: Имеют U-образное тело, заключенное в гибкий панцирь, и простые, неразветвленные щупальца. *Echinocucumis*, *Sphaerot-huria*.

Dendrochirotida⁰: Имеют огурцевидное, банановидное или U-образное тело; разветвленные (древовидные) щуп-

пальца лишены ампул; обычно имеют втягивающийся интроверт. *Cucumaria*, *Psolus*, *Sclerodactyla*, *Thyone*, *Thyonella*.

Aspidochirotida^O: Обладают билатеральной симметрией, ползательной подошвой и щитовидными щупальцами; питаются осадком. *Actinopyga*, *Holothuria*, *Isostichopus*, *Stichopus*.

Elasipodida^O: Глубоководные или пелагические виды со студенистыми телами, приспособленными к плаванию. Обладают щитовидными щупальцами; лишены респираторных деревьев; склериты редуцированы или отсутствуют. *Enypniaster*, *Pelagothuria*, *Peniagone*, *Scotoplanes*.

Apodida^O: Червеобразные организмы с небольшими телами (за исключением *Euapta*), с тонкой стенкой тела; щупальца перистые или пальцевидные; лишены респираторных деревьев, радиальных каналов, амбулакральных ножек; склериты якоря и якорной пластинки функционируют как крючки на застежке-«липучке». *Euapta*, *Labidoplax*, *Leptosynapta*, *Synapta*, *Synaptula*.

Molpadiida^O: Включает формы, роющиеся вниз головой в иле, с пальчатыми щупальцами, респираторными деревьями и радиальными каналами, амбулакральные ножки отсутствуют. *Molpadia*, *Caudina*.

CRINOIDEA^C

700 видов криноидей представлены 100 видами стебельчатых и 600 видами бесстебельчатых морских лилий. Гораздо больше видов известно только в ископаемой форме. Все представители морских лилий — радиально-симметричные, сидячие или полусидячие потребители взвешенной в толще воды пищи, которые, в отличие от

других иглокожих, ориентированы ротовым отверстием вверх. Морские лилии собирают пищу с помощью амбулакральных ножек, расположенных на длинных ветвистых руках. Руки составляют большую часть тела, диск у них небольшой, зачастую мало заметен. Длинный стебелек прикрепляет стебельчатых морских лилий к субстрату, однако ткани стебелька представлены главным образом скелетными элементами, поэтому на них (и на другие скелетные ткани) тратится небольшая доля энергии. Седентарный образ жизни или медленное передвижение криноидей, суставчатые придатки и внешнее сходство с цветами придают им первородную изысканность, которая сохранилась до настоящего времени, особенно у глубоководных стебельчатых морских лилий. Бесстебельчатые морские лилии встречаются в неглубоких водах, они являются распространенными и яркими представителями сообществ коралловых рифов.

Морские линии — самые древние из ныне живущих таксонов иглокожих. Их ископаемые остатки встречаются с раннего кембрия, около 570 млн лет назад (по новым данным, нижняя граница кембрия датируется 540—545 млн лет назад. — *Примеч. ред.*). Это не означает, что все особенности организации морских линий примитивны, хотя пятилучевая симметрия, сидячий образ жизни и потребление взвешенной пищи представляют хороший пример плезиоморфных признаков иглокожих.

ФОРМА ТЕЛА

Тело криноидей состоит из прикрепительного **стебелька**, который поддерживает пентамерный **диск** с отхо-

дящими руками (рис. 28.54, А) У свободно движущихся бесстебельчатых морских лилий стебелек, свойственный стебельчатым морским лилиям, теряется во время постларвального развития (рис. 28.54, Б). Членистый стебелек образован столбиком хорошо развитых скелетных склеритов и может достигать почти 1 м, однако обычно он намного короче (а некоторые ископаемые виды имели стебельки по 20 м). Стебелек прикрепляется к субстрату уплощенной прикрепительной пластинкой или корнеподобными выростами — завитыми усиками (рис. 28.55, А). Хотя у бесстебель-

чатых морских лилий (коматулиды) стебелек теряется, проксимальные усики остаются и формируют одно или более колец вокруг основания диска (см. рис. 28.54, Б). Усики коматулид напоминают птичью лапку и используются для крепкого охватывания опоры (см. рис. 28.54, Б; 28.55, Г). Они длинные и тонкие у криноидей, которые покоятся на мягких донных субстратах, и толстые и изогнутые у видов, которые прицепляются к камням, морской растительности и другим объектам.

Пентамерный диск с руками является эквивалентом тела других игло-

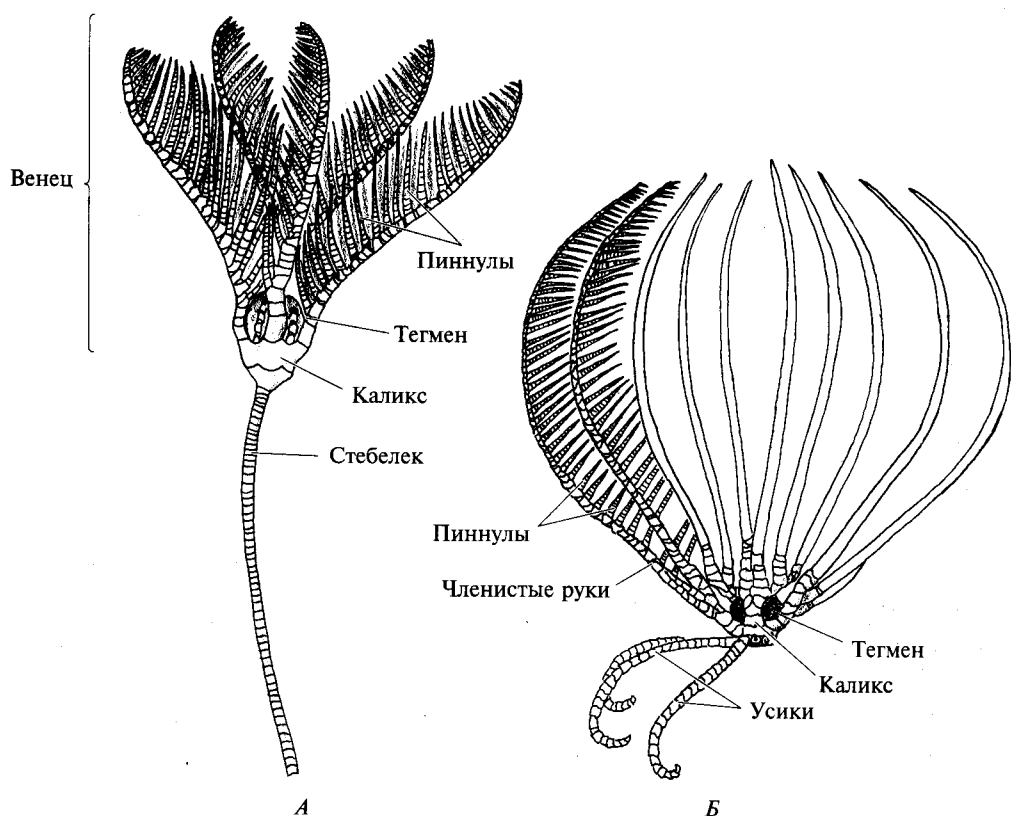


Рис. 28.54. Crinoidea, внешняя форма:

А — *Ptilocrinus pinnatus* — стебельчатая морская лилия с пятью руками; Б — филиппинская 30-рукая бесстебельчатая морская лилия *Neometra acanthaster* (показаны не все руки) (А, Б — по Clark из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York)

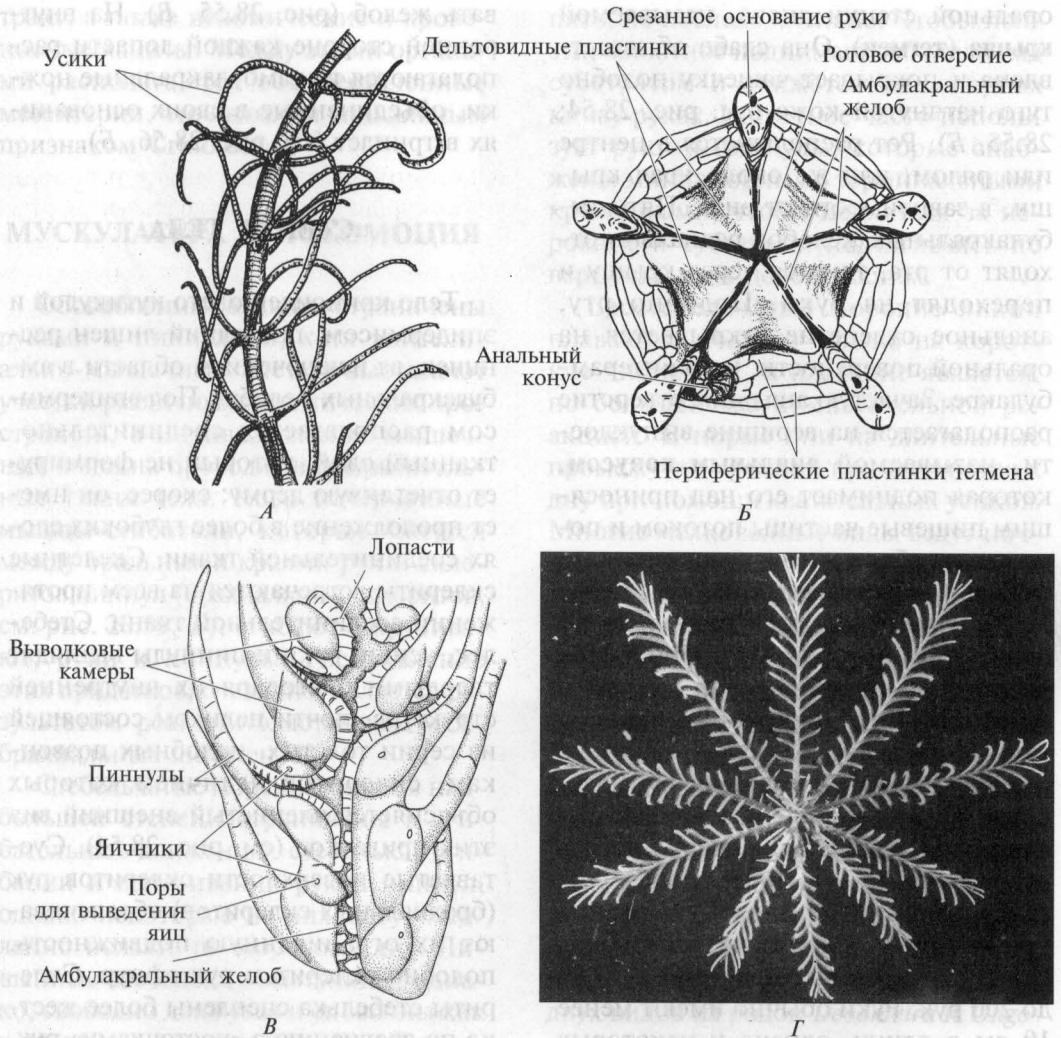


Рис. 28.55. Crinoidea, внешняя форма:

А — часть стебелька морской лилии *Cenocrinus asteria* из Вести-Индии, демонстрирующая завитые усики; Б — тегмен стебельчатой лилии *Hyocrinus*; В — часть руки бесстебельчатой морской лилии *Notoocrinus virile*, представителя коматулид. Амбулакальные ножки не показаны; Г — фотография ныне живущей бесстебельчатой морской лилии *Comactinia echinoptera* с 10 руками; Д, Е — вид с оральной стороны (А и Б — по Carpenter из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения; В — с изменениями из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York. Перепечатывается с разрешения)

кожих и подобен таковому у морских звезд и офиур. Стебелек прикрепляется к аборальной поверхности диска, а оральная поверхность морских лилий обращена вверх, в противоположность другим нынеживущим иглоко-

жим, у которых оральная сторона часто обращена к субстрату. Диск криноидей состоит из двух частей — аборальной сильно обызвествленной собственно **чашечки (каликс)**, которая вмещает внутренности, и перепончатой

оральной стенки диска, называемой **крыша (тегмен)**. Она слабо обызвествлена и покрывает чашечку подобно туго натянутой коже (см. рис. 28.54; 28.55, *Б*). Рот располагается в центре или рядом, или же около края крыши, в зависимости от вида. Пять амбулакрных желобов радиально отходят от рта, тянутся через крышу и переходят на руки. Подобно рту, анальное отверстие открывается на оральной поверхности, но в интерамбулакре. Зачастую анальное отверстие располагается на вершине выпуклости, называемой **анальным конусом**, которая поднимает его над приносящим пищевые частицы потоком и позволяет избежать загрязнения пищи фекальными массами (рис. 28.55, *Б*).

Руки располагаются радиально по периметру диска и характеризуются членистым строением, так же как и стебелек. Хотя некоторые примитивные виды имеют только пять рук (см. рис. 28.54, *А*), основания рук большинства криноидей раздваиваются, формируя, в общей сложности, десять рук (рис. 28.55, *Г*). Последующее разветвление может давать дополнительные руки, как у некоторых видов коматулид, которые могут иметь от 80 до 200 рук. Руки обычно имеют менее 10 см в длину, однако у некоторых видов могут достигать почти 35 см.

Каждая рука несет билатеральный ряд перисто-расположенных суставчатых придатков, называемых **пиннулами** (см. рис. 28.54; 28.55, *В*). Рука и пиннулы напоминают перо, чем и объясняется английское название бесстебельчатых морских лилий *«feather star»* — перистые звезды. Пять амбулакрных желобов на крыше раздваиваются и тянутся по оральной поверхности рук и пиннул. Края желобов несут подвижные щитки-лопасти, которые могут выдаваться или прикрывать

желоб (рис. 28.55, *В*). На внутренней стороне каждой лопасти располагаются три амбулакральные ножки, объединенные в своих основаниях в триплет (см. рис. 28.56, *Б*).

СТЕНКА ТЕЛА

Тело криноидей одето кутикулой и эпидермисом; последний лишен ресничек, за исключением области в амбулакрных желобах. Под эпидермисом располагается соединительнотканый слой, который не формирует отчетливую дерму; скорее, он имеет продолжение в более глубоких слоях соединительной ткани. Скелетные склериты встречаются на всем протяжении соединительной ткани. Стебелек, усики, руки и пиннулы выглядят твердыми благодаря их внутренней структуре, почти целиком состоящей из серии толстых, подобных позвонкам, склеритов наличием которых объясняется членистый внешний вид этих придатков (см. рис. 28.54). Суставчатые поверхности склеритов рук (брахиальных склеритов) обеспечивают их ограниченную подвижность, подобно склеритам рук офиур. Склериты стебелька сцеплены более жестко по сравнению с «косточками» рук, однако и здесь возможно некоторое изгибание. Склериты стебелька, усики и рук связаны вместе коллагеновыми волокнами — **лигаментами**, которые пронизывают пористое скелетное вещество. Как и у других иглокожих, эти лигаменты могут быстро менять свою консистенцию от эластичного к жесткому, позволяя животному свертывать руки, используя мышцы-сгибатели, или фиксировать их в развернутом для питания положении.

Внутренняя область диска морских лилий вмещает пищеварительный

тракт, а также целомические и кровеносные каналы. Между этими органами располагаются обызвествленные мезентерии, что является уникальным признаком Crinoidea.

МУСКУЛАТУРА И ЛОКОМОЦИЯ

Обособленные мышцы ограничены руками и пиннулами, хотя эпителиально-мышечные клетки выстилают участки различных целомических пространств, а индивидуальные мышечные волокна проходят в соединительные ткани тела. Косо исчерченные **мышцы-сгибатели**, которые тянутся между оральными краями рук и склеритов пиннул (брахиальных склеритов, см. рис. 28.59, Б), сгибают (скручивают) руки и пиннулы. Расправление этих придатков, очевидно, является результатом реакции эластичных межбрахиальных лигаментов.

Стебельчатые морские лилии в наибольшей степени ограничены в сгибательных движениях стебелька, сгибании и вытягивании рук и пиннул, однако некоторые из них могут медленно ползать по морскому дну. Лишенные стебелька коматулиды, однако, свободно движутся и способны как к плаванию, так и к ползанию. Во время движения оральная поверхность всегда направлена вверх до тех пор, пока животное случайно не опрокинется. Выпрямляющий рефлекс, очевидно, контролируется тигмотаксисом усиков (их реакцией на соприкосновение с субстратом. — *Примеч. ред.*).

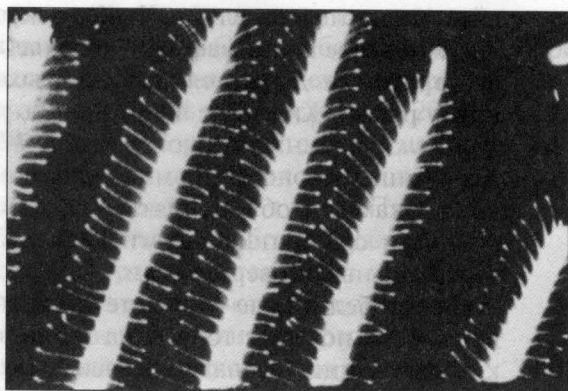
Бесстебельчатые морские лилии плавают, поочередно поднимая и опуская руки. У 10-руких видов каждая вторая рука опускается вниз, в то время как оставшиеся руки движутся вверх. Виды с более чем 10 руками. руки плавно движутся группами по

пять, но последовательно. Чтобы ползти, животное поднимает свое тело над субстратом и движется на загнутых книзу руках. Животное часто использует руки и пиннулы, которые снабжены миниатюрными терминальными крючочками, чтобы цепляться за неровности субстрата, подтягиваясь по вертикальным поверхностям.

Бесстебельчатые морские лилии плавают и ползают только на короткие дистанции, и плавание является, по большей части, спасительной реакцией. В норме они на длительные промежутки времени прицепляются к дну при помощи хватательных усиков. Многие мелководные виды ведут ночной образ жизни. Три вида из родов *Lamprometra*, *Capillaster* и *Comissia* с коралловых рифов Красного моря в течение дня прячутся в расщелинах кораллов, оставляя свои руки плотно скрученными (см. рис. 28.57, А). При снижении интенсивности света во время захода солнца они выползают из уголков, где прятались до этого, навстречу, занимая позиции на возвышении, где их руки расправляются для обеспечения питания. Виды, населяющие более глубокие воды, могут быть неподвижными. Многие экземпляры двух видов из родов *Decametra* и *Oligometra* сохраняли одно и то же положение на горгониевом коралле на глубине около 30 м в течение нескольких месяцев. Они лишь скручивали свои руки в ответ на дневное освещение.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

Криноидеи представляют собой пассивных потребителей взвешенной в толще воды пищи. Они полагаются на окружающие потоки воды, доставляющие им планктон и частицы дет-



А

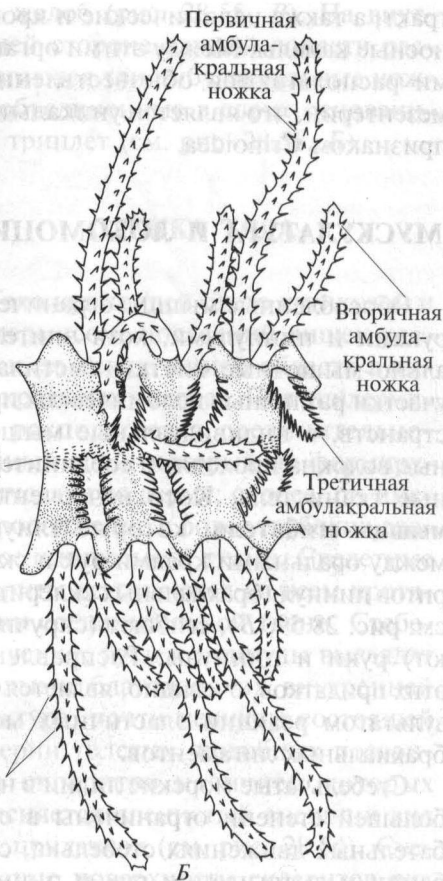
Рис. 28.56. Crinoidea, функциональная морфология амбулакальных ножек, используемых для питания взвешенной пищи:

А — вытянутое положение первичных амбулакальных ножек вдоль пиннул (папиллы не видны) у бесстебельчатой лилии *Florumetra serratissima*; Б — вид амбулакального желоба на участке пиннулы *Antedon bifida*. Одна амбулакральная ножка обскабливает ресничный тракт амбулакального желоба и третичную амбулакральную ножку (Б — из Lahaye M. C. and Jangoux M. 1985. Functional morphology of the podia and ambulacral grooves of the comatulid crinoid *Antedon bifida*.

Mar. Biol. 86: 307—318)

Ресничный тракт

Папиллы



Первичная амбулакральная ножка

Вторичная амбулакральная ножка

Третичная амбулакральная ножка

Б

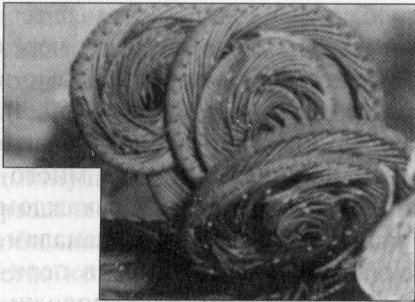
рита. Во время питания руки и пиннулы держатся распростертыми, а амбулакральные ножки выпрямлены. Лишенные присосок амбулакральные ножки напоминают крошечные щупальца и несут вдоль всей длины папиллы, секретирующие слизь (рис. 28.56). Только вдоль амбулакальных желобов амбулакральные ножки на пиннулах собраны в ряды триплетов. Первичная амбулакральная ножка каждого триплета длинная, хорошо заметная и расправленная, и объединенные вместе первичные амбулакральные ножки пиннулы формируют сеть для захвата пищи (рис. 28.56, А). Частицы пищи, приклеившиеся к амбулакальной ножке, смахиваются в вы-

сланный слизью амбулакальный желоб (рис. 28.56, Б). В зависимости от вида частичка может переноситься прямо по желобу, перебрасываться потоком воды на третичную амбулакральную ножку или мягко соскребываться лопастями (рис. 28.56, Б). Реснички транспортируют крупинки пищи вниз по желобу к ротовому отверстию. Лопасты функционируют по большей части как боковые стенки в глубоких амбулакальных желобах. Целиком длина амбулакальной поверхности, улавливающей частицы пищи, может быть огромной. У японской стебельчатой лилии *Metacrinus rotundus*, имеющей 56 рук с пиннулами (причем каждая достигает в длину

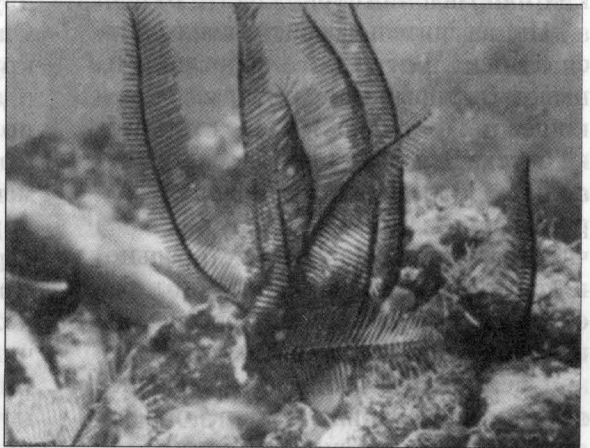
24 см), общая длина амбулакральных желобов достигает 80 м.

Питающиеся лилии держат руки в одной плоскости или в виде параболического веера, ориентируя их перпендикулярно к течению (рис. 28.57, В).

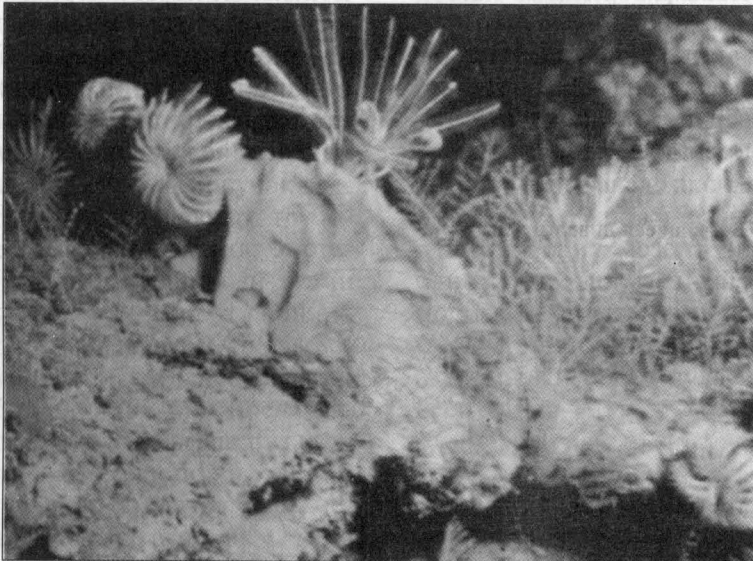
В таком положении соседние пиннулы и амбулакральные ножки формируют параболы, ориентируя их перпендикулярно к течению (рис. 28.57, В).



А



Б



В

Рис. 28.57. Crinoidea, положения рук у нынеживущих криноидей:

А — дневное (скрученное) положение рук у бесстебельчатой морской лилии *Heterometra*, в этом положении лилия не питается; Б — бесстебельчатая лилия *Commissia* из Красного моря, которая обитает в расщелинах на коралловых рифах, питающаяся при помощи выставленных рук; В — питающиеся криноидеи во Флоридском проливе на глубине от 600 до 700 м. Лилия на поверхности губки держит свои руки в форме вертикального веера. Три наклоненные морские лилии (*Diplocrinus*) формируют параболические веера, концы рук направлены по течению

рук относительно плотную сеть для улавливания взвешенной пищи. Мелководные коматулиды могут также оставаться в защитных расщелинах, а руки протягивать наружу в нескольких направлениях (рис. 28.57, Б).

Пищеварительная система находится в диске. Рот ведет в короткий пищевод, который затем открывается в кишечник (рис. 28.58). Кишечная трубка спускается от рта вниз и совершает полный оборот вокруг внутренней стороны стенки чашечки. Терминальная часть затем проходит вверх (орально) в короткую прямую кишку, которая открывается анальным отверстием на верхушке анального конуса.

Очень немногое известно о физиологии пищеварения, хотя предполагается наличие как внеклеточного, так и внутриклеточного пищеварения в кишечнике. Непереваренные остатки выводятся в виде крупных, плотных, сцементированных слизью катышков, которые выпадают из анального конуса на поверхность диска и затем окончательно скатываются с тела.

ВСС И ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

ВСС криноидей подобна таковой у других иглокожих, однако обладает двумя существенными отличиями. Одно из них заключается в том, что криноидеи лишены мадрепоровой пластинки. Вместо этого оральная поверхность несет многочисленные (зачастую сотни) индивидуальные **тегменальные поры**, которые ведут через короткие покровные каналы прямо в перивисцеральный целом (рис. 28.59, А). Другое отличие состоит в том, что кольцевой канал дает начало многочисленным (по несколько в каждом интеррадиусе) каменистым каналам, которые также открываются в перивисцеральный целом. Предположительно, морская вода поступает в тегменальные поры и перивисцеральный целом, а затем накачивается в ВСС каменистыми каналами. Такая организация напоминает клоакальные протоки, перивисцеральный целом и внутренние каменистые каналы Holo-

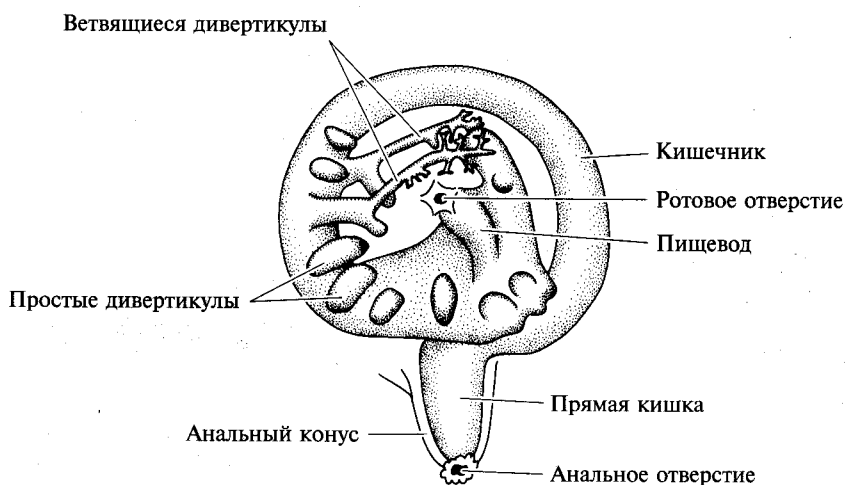


Рис. 28.58. Crinoidea, пищеварительный тракт бесстебельчатой лилии *Antedon bifida*, вид с оральной стороны (no Chadwick, из Hyman L. H. 1955. *The Invertebrates*. Vol. IV. McGraw-Hill Book Co., New York)

thuroidea. Отходя от кольцевого канала, каждый радиальный канал раздваивается, чтобы войти в каждую из 10 рук, и посылает по латеральному каналу в каждую пиннулу (рис. 28.59). Небольшое ответвление латерального канала снабжает каждую тройку амбулакральных ножек. Ампулы отсутствуют, и гидравлическое давление для распрямления амбулакральных ножек создается сокращением радиального канала, в котором имеются охватывающие его мышечные волокна.

Перивисцеральный целом занимает весь диск и простирается в руки и пиннулы (рис. 28.59). Он сложно подразделяется мезентериями на сеть сообщающихся пространств, большинство которых имеет специальные названия, основанные на анатомическом положении или связи со специфическим органом.

Внутри диска перивисцеральный целом окружает кишечник, а также уникальную структуру — аксиальный орган (рис. 28.59, А). **Аксиальный орган** представляет собой крупный кровеносный сосуд, вмещающий пучок слепо замкнутых эпителиальных трубочек неизвестного назначения. У стебельчатых лилий аксиальный орган проходит по центру стебелька и окружается пятью одинаковыми по размеру компартментами перивисцерального целома. Все вместе они носят название **пятикамерного органа**. С аксиальным органом связан покрытый подоцитами участок, **губчатое тело**, через который осуществляется ультрафильтрация. Он может быть гомологичен осевому кровеносному сосуду Eleutherozoa (аксиальная железа).

Ветви перивисцерального целома входят в руки и пиннулы. Каждая рука вмещает билатеральную пару оральных целомических полостей и непарную аборальную полость (рис. 28.59, Б).

В месте, где пиннула соединяется с рукой, она получает ветвь от одной из оральных полостей, а также от аборальной полости. Эти две полости объединяются каналами по длине пиннулы. Поток жидкости (его гонят реснички) направлен из полости диска в аборальную полость руки и к диску из оральных полостей. Скорость течения потока составляет 1 мм/с. Таким образом, перивисцеральный целом представляет собой основную циркуляторную систему в диске, руках и пиннулах криноидей.

Гипоневральный целом представлен гипоневральным кольцом и радиальными каналами, причем обе структуры тесно связаны с кольцевым и радиальным каналами ВСС, однако они плохо развиты и их функция неизвестна. Генитальный целом не полностью отделен от оральной и аборальной ветвей перивисцерального целома, он сопровождает гонады в каждой руке (см. «Размножение»; рис. 28.59, Б).

Центром кровеносной системы является оральное кровеносное кольцо, которое дает начало аксиальному органу — сетке кровеносных сосудов в целомических мезентериях, а также одному или двум радиальным кровеносным каналам для каждой руки. Сердце отсутствует, хотя считается, что аксиальный орган пульсирует. Кровь бесцветна.

ГАЗООБМЕН И ЭКСКРЕЦИЯ

Амбулакральные ножки являются основными органами газообмена, а разветвленные руки образуют поверхность огромной площади, благодаря чему отпадает нужда в каких-либо других специальных респираторных органах, которые имеются у большинства других иглокожих. Не известны у кри-

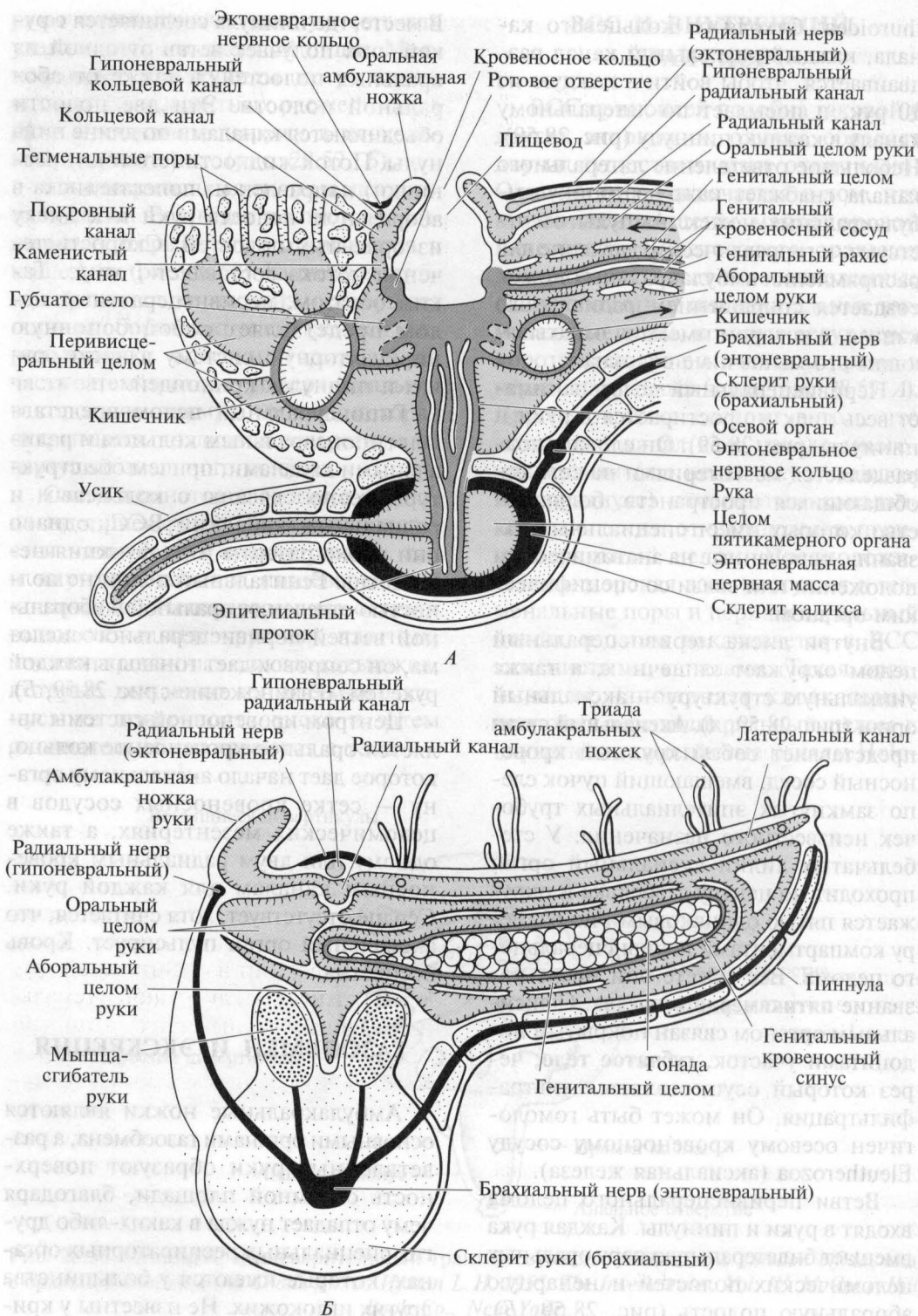


Рис. 28.59 Crinoidea (бесстебельчатые морские лилии), схема внутренней анатомии:

А — вертикальный срез диска, демонстрирующий основание одной из рук (справа) и один из усиков (слева); Б — поперечный срез руки и продольный срез одной из пиннул (укорочена) (основано на Lang A. 1894. *Lehrbuch der Vergleichenden. Anatomie der Wirbellosen Thiere*. Gustav Fischer Verlag, Jena. 1197 pp.)

ноидей и специализированные экскреторные органы. Вероятно, они являются аммонотелическими (т.е. выделяют продукты азотистого обмена в виде ионов аммония. — *Примеч. ред.*).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Сложная нервная система криноидей образована тремя взаимосвязанными отделами. Оральная **эктоневральная система**, являющаяся сенсорной, гомологична одноименной системе, обнаруживаемой у других иглокожих. Она состоит из внутриэпидермального нервного кольца вокруг рта и пяти радиальных нервов — по одному в каждой руке (см. рис. 28.59, А). Эктоневральная система иннервирует сенсорные клетки эпидермиса и амбулакральных ножек. Оставшиеся два отдела нервной системы — гипоневральная и энтоневральная — являются моторными по значению и обе могут быть гомологичными гипоневральной системе других иглокожих. Однако ни одна из них не располагается в гипоневральной целомической выстилке, а скорее — в соединительной ткани тела. Центром **гипоневральной системы** является оральное кольцо, от которого отходят радиальные нервы к рукам и пиннулам (см. рис. 28.59, Б). Эти нервы направляются к мускулатуре амбулакральных ножек и других структур. Главной моторной системой является **энтоневральная система**, центр которой представлен объемистой чашевидной массой на аборальном конце чашечки (см. рис. 28.59, А).

От этой массы пять **брахиальных нервов** тянутся к мышцам-сгибателям рук и пиннул (см. рис. 28.59, А, Б).

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

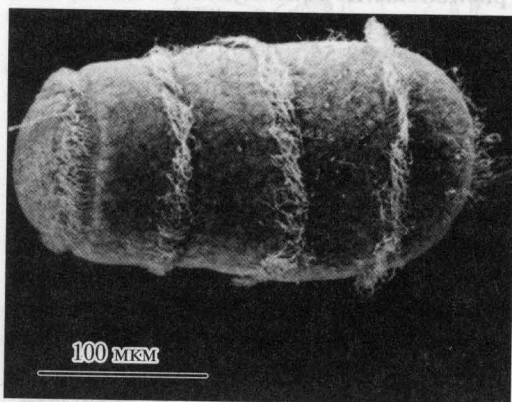
Криноидеи хорошо регенерируют и в этом отношении подобны астероидеям и офиуроидеям. Рука частично или целиком может быть отброшена, если ее схватили или же она подверглась неблагоприятному воздействию окружающей среды. Потерянная рука затем регенерирует. Набор внутренних органов в каликсе может регенерировать в течение нескольких недель; такая регенерация может быть важна для выживания рядом с хищными рыбами. Клональная репродукция у криноидей отсутствует.

Криноидеи раздельнополы, гонады расположены в пиннулах (обычно) или руках (в исключительных случаях) (см. рис. 28.55, В; 28.59, Б). Не все пиннулы являются репродуктивными, а лишь те, что располагаются вдоль проксимальной половины руки. Каждая гонада состоит из генитальной трубочки (рахиса), заключенной в гемальный (кровеносный) синус, который, в свою очередь, окружен генитальным целомом. Когда яйцеклетки или сперматозоиды созревают, их выведение осуществляется за счет разрыва стенок пиннулы, и яйцеклетки и сперматозоиды выбрасываются в морскую воду. У *Antedon* и других родов яйца прикрепляются к внешней поверхности пиннул, благодаря секреции клеток эпидермальных желез. Вылупление из

яйца осуществляется на личиночной стадии. Холодноводные криноидеи (многие антарктические формы) вынашивают яйца, как это делают и другие иглокожие. Выводковые камеры представляют собой мешковидные инвагинации стенок рук или пиннул по соседству с генитальными каналами, а яйца, вероятно, попадают в выводковую камеру за счет разрыва стенки канала (см. рис. 28.55, В).

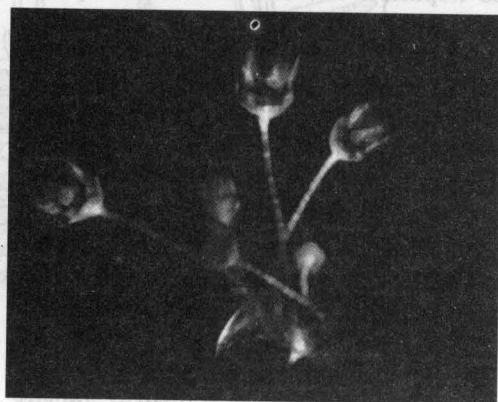
РАЗВИТИЕ

Гастрюляция подобна таковой у морских звезд и голотурий. Во время формирования целомических мешков зародыш удлинняется, а затем переходит в свободно плавающую личиночную стадию. Личинка криноидей — непитающаяся долиолярия, напоминающая долиолярию голотурий. Она имеет бочонковидную форму, обладает апикальным пучком ресничек на переднем конце, а также четыремя или пятью ресничными ободками (рис. 28.60, А).



А

По завершении свободноплавающего существования долиолярия оседает на дно и прикрепляется при помощи железистого срединно-вентрального углубления (прикрепительная ямка), расположенного около апикального пучка. Там же происходит выраженный метаморфоз, который приводит к формированию миниатюрной снабженной стебельком маленькой сидячей лилии. У коматулид метаморфоз также заканчивается стебельчатой сидячей стадией (**пентакриноид**), которая напоминает миниатюрную морскую лилию (рис. 28.60, Б). Пентракриноид у *Antedon* чуть превышает в длину 3 мм, когда у него появляются руки, и со времени прикрепления долиолярии до достижения этой стадии должно пройти около шести недель. Затем пентакриноид существует вплоть до нескольких месяцев, и в течение этого времени формируются усики, диск освобождается от стебелька и молодое животное начинает вести взрослое, свободноживущее существование.



Б

Рис. 28.60. Crinoidea, личинка и ювенили:

А — сканированная электронная микрофотография долиолярии бесстебельчатой лилии *Florometra serratissima*. Видны четыре ресничных кольца и апикальный пучок чувствительных ресничек (справа); Б — группа пентакриноидов, прикрепленная к усикам взрослой *Comactinia echinoptera*

РАЗНООБРАЗИЕ CRINOIDEA

Isocrinida⁰: Глубоководные, снабженные стебельком морские лилии с равномерно распределенными завитками вдоль стебелька пяти усиков; крупный диск несет около 50 рук; могут ползать по дну, используя усики и руки. *Diplocrinus*, *Metacrinus*.

Millericrinida⁰: Глубоководные животные со стебельком, лишенным усиков; имеют удлинённый конический диск с пятью руками. *Hyocrinus*.

Cyrtocrinida⁰: Глубоководные морские лилии с небольшим телом и коротким, неправильным стебельком, лишенным усиков; имеют 10 рук. Три вида *Holopus*.

Bourgueticrinida⁰: Обладают хрупким стебельком, который оканчивается в месте прикрепления к основанию и лишен усиков. *Conocrinus*.

Comatulida⁰: Обитают как в мелких водах, так и на очень больших глубинах. Стебелек присутствует только на стадии пентакриноида и отсутствует у взрослых, которые обладают ловчими усиками и могут плавать с помощью рук. Шестьсот видов, среди которых виды родов *Antedon*, *Comactinia* и *Florometra*.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ECHINODERMATA

В начале главы билатеральная симметрия вторичноротых, не относящихся к иглокожим, и личинок иглокожих противопоставлялась пятилучевой симметрии взрослых иглокожих. В качестве объяснения эволюции радиальной симметрии у взрослых иглокожих предложен исторический переход их к сидячему образу жизни и питанию взвешенной в толще воды пищей. По-видимо-

му, как только такое изменение симметрии было совершено и тело было реорганизовано по радиальному плану, обратный переход к билатеральной симметрии стал практически невозможным, несмотря на возвращение большинства ныне живущих иглокожих к подвижному образу жизни. До сих пор было представлено немного действительных свидетельств в поддержку такого развития событий, однако теперь мы можем рассмотреть данные, касающиеся ископаемых иглокожих, приняв во внимание два вопроса: 1) существуют ли ископаемые свидетельства существования подвижных иглокожих, которые еще не обладали пятилучевой симметрией, т.е. были билатеральными, и которые могли бы стать промежуточным звеном между *Echinodermata* и другими билатеральными вторичноротыми; 2) было ли время в отдаленном прошлом, когда большинство таксонов иглокожих были сидячими и обладали пятилучевой симметрией? Ископаемая летопись на оба вопроса отвечает «да».

Иглокожие встают в один ряд с моллюсками, брахиоподами и членистоногими в том, что среди всех групп животных их палеонтологическая летопись является одной из наиболее богатых и наиболее древних. Иглокожие впервые появились в раннем кембрийском периоде около 545 млн лет назад и были многочисленны в течение более поздних периодов палеозойской эры. Тогда несколько вымерших в настоящее время таксонов достигли своего зенита. Иглокожие палеозойских морей включали не только 5 современных таксонов, но и 15 других таксонов того же ранга (классы). Из этих 20 таксонов 15 также были потребителями взвешенной пищи или же питались как взвесями, так и осадками, и из них 11 обладали пятилучевой симметрией. Таким образом, питание взвешенной пищей и пятилу-

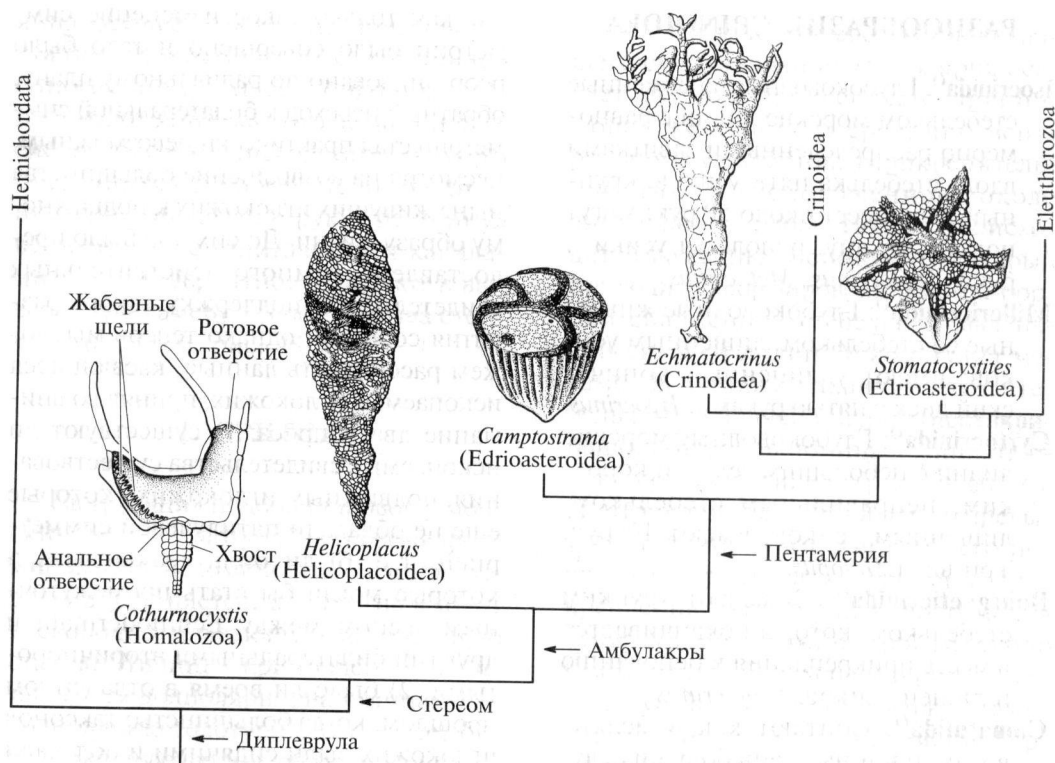


Рис. 28.61. Филогения иглокожих с изображениями вымерших таксонов.

Гомалозойное иглокожее *Cothurnocystis elizae* (от 1 до 2 см) из среднего кембрия — вид, который вместе с родственными формами (все представители Cornuta) был асимметричным и обладал серией отверстий в стенке тела, которые могли являться жаберными щелями. Скелет состоит из известковых стереометрических склеритов. Единственная рука, лишь часть которой показана здесь, могла служить локомоторным хвостом. Корнуты считаются обитателями мягких донных субстратов, по которым они двигались при помощи извитых или согнутых рук. Если *Cothurnocystis* действительно обладали жаберными щелями, то они могли представлять собой иглокожих еще до приобретения пятилучевой симметрии с глоткой, подобной таковой у хордовых. Это означало бы, что глотка с жаберными щелями является общей чертой (синапоморфией) полухордовых, иглокожих и хордовых — всех вторичноротых. Интерпретация этих отверстий у *Cothurnocystis* как жаберных щелей, однако, вызывает сомнения, как и функциональные интерпретации других анатомических черт. Нижнекембрийские *Helicoplacoidea* представляли собой веретеновидных роющих животных со скелетом, состоящим из маленьких, пластинковидных «косточек», которые по спирали окружали тело, что делало возможным его расширение и сокращение. Это позволяло животному сокращать тело, которое могло вертикально располагаться в песке. Рот находился на одном конце, имел единственный разветвленный амбулакр. Панцирь (от раннекембрийских до среднепенсильванских) эдριοастероидей (включая *Camptostroma*) был размером с монетку, шаровидный, дисковидный или булавовидный, с пентамерной симметрией. Рот располагался на верхней поверхности, в центре, где сходились пять изогнутых или прямых амбулакров; анальное отверстие находилось на периферии, на той же поверхности. Эдριοастероидеи прикреплялись к твердым поверхностям и, вероятно, питались взвешенной в толще воды пищей. Наиболее ранняя из известных криноидея *Echmatocrinus* из среднекембрийских сланцев была определена по двум несомненно примитивным признакам криноидей: неразветвленные руки и стебелек (суживающаяся к одному концу чашечка), состоящий из многочисленных пластинок вместо серии дисковидных «позвонков». Предположительно, ветвление рук и стебелек, построенный из ряда «позвонков», развились позже, в позднем кембрии (с изменениями из Ax P. 2001. *Das System der Metazoa. III. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin. 283 pp.*)

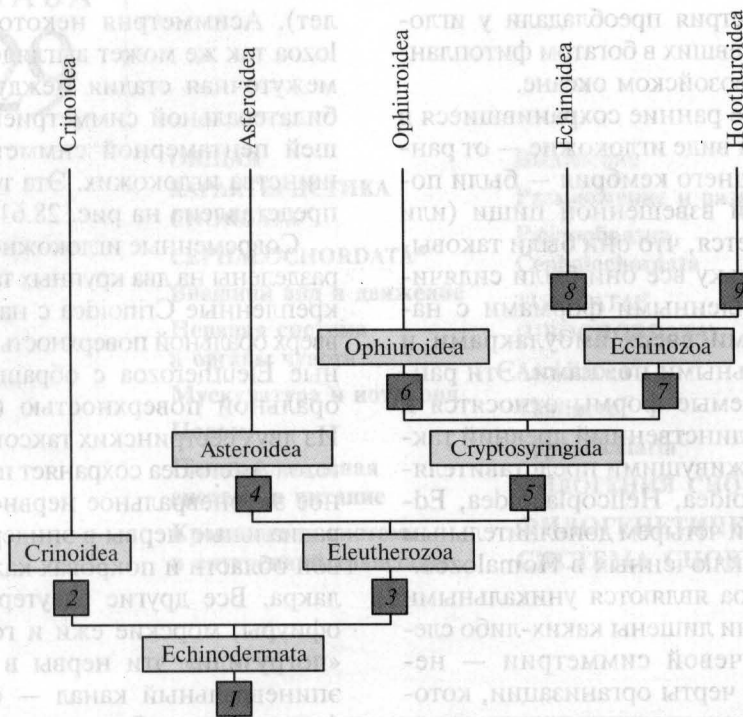


Рис. 28.62. Echinodermata, филогения представителей современных таксонов:

1 — **Echinodermata**: обладают пятилучевой симметрией, известковыми стереометрическими скелитами, меняющей свою консистенцию соединительной тканью, водно-сосудистой системой, функционально трансформированным «сердцем-почкой», личинкой-диплевролой; 2 — **Crinoidea**: тело разделено на диск с руками и стебель; руки снабжены пиннулами, кольцевой канал несет многочисленные каменные каналы, «сердце-почка» отсутствует; 3 — **Eleutherozoa**: подвижный образ жизни, оральная поверхность обращена к субстрату; имеются локомоторные амбулакральные ножки, madreporовая пластинка, полиевые пузыри на кольцевом канале, могут присутствовать тидеманновы органы на кольцевом канале, имеются подвижные иглы; 4 — **Asteroidea**: имеются глазное пятно на кончике каждой руки, парный пилорический отросток в каждой руке, желудочные кровеносные пучки, гонады в составе рук; личинкой является бипиннария; 5 — **Cryptosyringida**: радиальные нервы погружены внутрь эпинеурального канала; 6 — **Ophiuroidea**: руки резко отграничены от диска; имеются оральная madreporовая пластинка, позвонковые склериты в составе рук, склериты ручных пластинок; личинка — офиоплотеус; 7 — **Echinozoa**: оральная поверхность и амбулакры расширены аборально, покрывая большую часть тела, за исключением маленького аборального анального отверстия и перипрокта; склериты формируют кольцо вокруг глотки, имеются склериты в амбулакральных ножках, амбулакральные ножки снабжены присосками, кровеносная система хорошо развита, имеется «чудесная сеть»; 8 — **Echinoidea**: имеется панцирь из склеритов, слившихся в пять парных амбулакральных и пять парных интерамбулакральных рядов, по две скелетные поры (пара пор) на каждую амбулакральную ножку, перипрокт снабжен 10 склеритами (апикальная система: пять окулярных пластинок по концам амбулакральных областей, пять генитальных пластинок по концам интерамбулакральных областей), Аристотелев фонарь; полиевые пузыри утрачены; личинка — эхиноплотеус; 9 — **Holothuroidea**: имеются миниатюрные склериты в толстой дерме, мускулатура стенки тела представлена пятью продольными лентами, глоточный скелет включает пять радиальных и пять интеррадиальных склеритов, имеются околоротовые щупальца, используемые для питания мельчайшими частичками, ленты продольных мышц прикрепляются к скелету глотки и вытягивают бужкальные подии, имеются респираторные деревья, «сердце-почка» отсутствует (основано главным образом на Ax, 2001)

чаявая симметрия преобладали у иглокожих, обитавших в богатом фитопланктонном палеозойском океане.

Наиболее ранние сохранившиеся в ископаемом виде иглокожие — от раннего до среднего кембрия — были потребителями взвешенной пищи (или предполагается, что они были таковыми), поскольку все они были сидячими прикрепленными формами с направленными вверх амбулакрами и амбулакральными ножками. Эти ранние ископаемые формы относятся к Crinoidea (единственный древний таксон с ныне живущими представителями), Eocrinoidea, Helicoplacoidea, Edrioasteroidea и четырем дополнительным таксонам, включенных в Homalozoa.

Homalozoa являются уникальными в том, что они лишены каких-либо следов пятилучевой симметрии — неотъемлемой черты организации, которая ставит их отдельно от всех других взрослых иглокожих. Различные виды Homalozoa также были билатерально симметричными или асимметричными и, предположительно, подвижными: ползающими по морскому дну или даже плавающими над ним. Также в отличие от других иглокожих Homalozoa могли утрачивать амбулакры и поглощать пищу непосредственно через рот. Если это верно, тогда единственным атрибутом иглокожих, имеющимся у Homalozoa, были их стереометрические склериты. Интригующей чертой одного из таксонов Homalozoa (Cornuta), в который входит *Cothurnocystis* (рис. 28.61), был ряд пор, возможно, жаберных щелей по одну сторону от срединной линии на верхней поверхности тела. Если это на самом деле были жаберные щели, то Homalozoa могли быть ветвью иглокожих, сохранившей предковую черту вторичноротых (жаберные щели) и развившей новый признак (пространственный ске-

лет). Асимметрия некоторых Homalozoa так же может выглядеть как промежуточная стадия между предковой билатеральной симметрией и возникшей пентамерной симметрией большинства иглокожих. Эта точка зрения представлена на рис. 28.61.

Современные иглокожие могут быть разделены на два крупных таксона: прикрепленные Crinoidea с направленной вверх оральной поверхностью и подвижные Eleutherozoa с обращенной вниз оральной поверхностью (рис. 28.62). Из двух сестринских таксонов Eleutherozoa Asteroidea сохраняет плезиоморфное эктонеуральное нервное кольцо и радиальные нервы в эпидермисе ротовой области и покровах каждого амбулакра. Все другие элеутерозойные — офиуры, морские ежи и голотурии — «погрузили» эти нервы в замкнутый эпинеуральный канал — синапоморфия, которая объединяет эти три таксона в монофилетическую группу Cryptosyringida. Среди Cryptosyringida морские ежи и голотурии разделяют такие признаки, как известковое кольцо вокруг глотки, аборальное разрастание орального пространства и амбулакров, общее удлинение тела вдоль орально-аборальной оси и наличие склеритов в амбулакральных ножках. Такие синапоморфии оправдывают введение таксона Echinozoa для морских ежей и голотурий.

Филогенетическая система современных Echinodermata

```

Echinodermata
  Crinoidea
  Eleutherozoa
    Asteroidea
    Cryptosyringida
      Ophiuroidea
      Echinozoa
        Echinoidea
        Holothuroidea
  
```

**ОБЩАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА
CHORDATA^P**

CERHALOCHORDATA^{SP}

Внешний вид и движение

**Нервная система
и органы чувств**

Мускулатура и нотохорд

Целом

**Пищеварительная
система и питание**

**Кровеносная система
и внутренний транспорт**

Выделение

Размножение и развитие

**Разнообразие
Cephalochordata**

**TUNICATA^{SP}
(UROCHORDATA)**

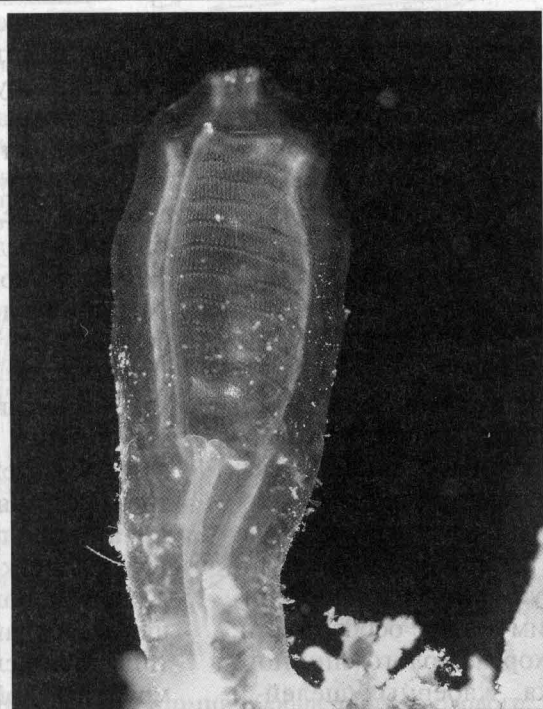
Ascidacea^C

Thaliacea^C

Appendicularia^C

ФИЛОГЕНИЯ CHORDATA

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СИСТЕМА CHORDATA**



Хордовые, насчитывающие свыше 50 000 видов, которые населяют все среды, являются самым большим и успешным таксоном вторичноротых. Наибольшее разнообразие и адаптивные радиации присущи позвоночным животным — Vertebrata (рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) — главному таксону хордовых, который не рассматривается в этой книге. В настоящей главе рассматриваются два других таксона хордовых — Cephalochordata (ланцетники) и Tunicata (= Urochordata, асцидии, сальпы и прочие). Представители этих таксонов — беспозвоночные и морские организмы. Названные таксоны хордовых насчитывают приблизительно 2180 видов. Поскольку позвоночные в данной главе не рассматриваются, на первом месте стоит проблема основного плана строения хордовых и его эволюции у беспозвоночных хордовых.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА CHORDATA

Предок хордовых напоминал головоастика или рыбу, плавал благодаря латеральным волнообразным движениям своего мускулистого тела и хвоста и питался за счет фильтрации через глотку. Из всех признаков, связанных с такой функциональной организацией, отметим четыре особенности: наличие нотохорда, полого спинного нервного тяжа, жаберных щелей и продолжение тела за анальным отверстием, называющееся **постанальным хвостом** (рис. 29.1). **Нотохорд** пред-

ставляет собой гибкий, но несжимаемый удлинённый осевой стержень, благодаря которому тело изгибается, а не укорачивается при сокращении продольной мускулатуры. Попеременные право- и левосторонние сокращения поперечно-полосатой продольной мускулатуры обеспечивают рыбоподобные плавательные движения тела. Этим движениям способствует мускулатура постанального хвоста, а также рулевидные выросты тела, которые называются срединными **плавниками**. Прямо над нотохордом, соприкасаясь с ним, проходит **полый спинной нервный тяж**, который тянется от переднего мозга в хвост.

Нервный тяж развивается как продольный среднедорсальный эпидермальный желоб, который сворачивается в трубку, погружаясь под покровы зародыша (рис. 29.2). Желоб остается открытым на переднем конце нервной трубки, образуя **нейропор**, который соединяет нервный канал с внешней средой (см. рис. 29.1, А; 29.2). Нейропор сохраняется в течение всей жизни у беспозвоночных хордовых, но закрывается в ходе развития у позвоночных.

Обеспечивающая фильтрационный тип питания глотка с жаберными щелями, унаследованная от вторичноротого предка, является главным органом питания и газообмена у хордовых. Глотка предкового хордового нагнетала воду, используя реснички жаберных щелей, и улавливала взвешенные частицы пищи слизистой сетью, выделяемой глоточной выстилкой. Эта сеть продуцируется **эндостилем** (рис. 29.1, Б), секреторным желобком, который проходит по средней линии глотки.

В дополнение к этим признакам хордовые унаследовали ряд черт вторичноротых как часть общего плана строения. Среди них — парный целом, выстланный однослойным мезотелием, который формирует мускулатуру тела, метанефридиальная система, радиальное дробление (вероятно, являющееся апоморфией многоклеточных животных) и энтероцельный способ формирования целома. Хордовые унаследовали кровеносную систему, однако кровообращение у них имеет обратное направление по сравнению

с таковым у полухордовых и первичноротых. У хордовых кровь движется вперед по спинному сосуду, затем через жабры на спинную сторону и назад по спинному сосуду (см. рис. 29.1, А).

СЕРHALOCHORDATA^{SP}

Известно около 30 видов головохордовых (другое распространенное в русскоязычной литературе название этой группы *Ascania*, т.е. бесчерепные. — *Примеч. ред.*). Головохордо-

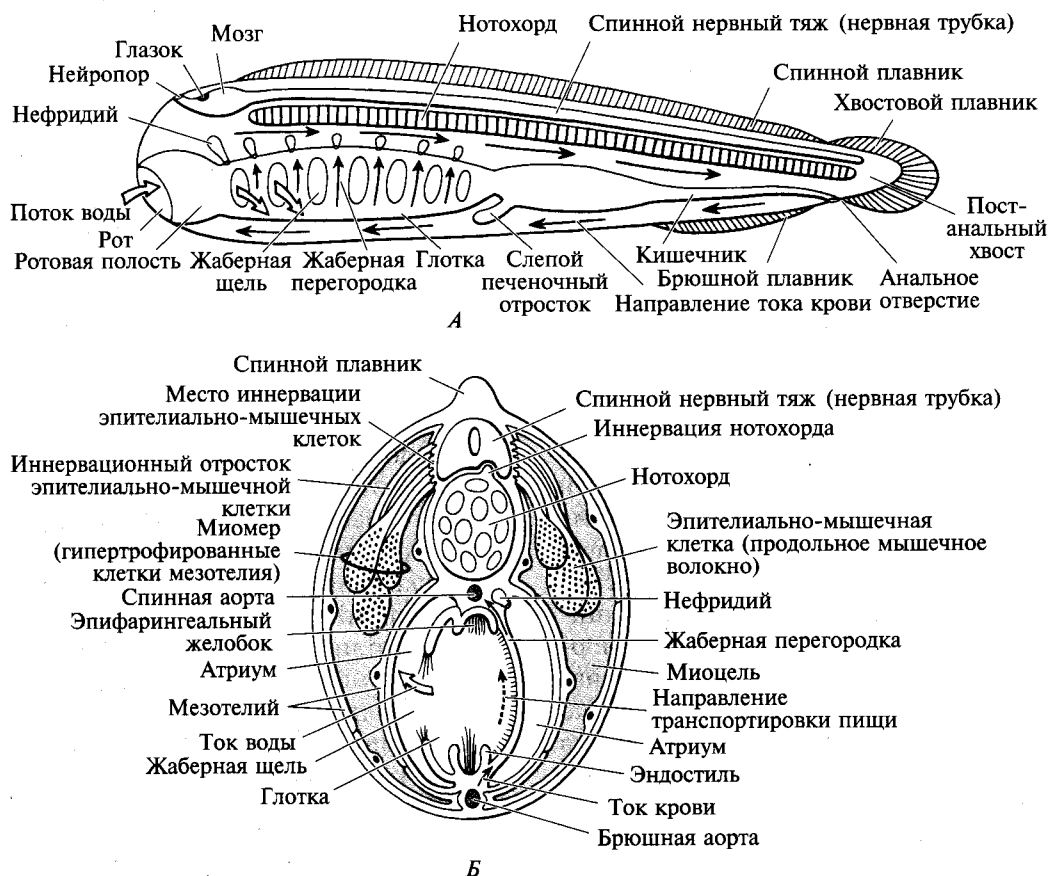


Рис. 29.1. Chordata, анатомия обобщенного хордового:

А — вид сбоку; направление течения крови указано стрелками; Б — поперечное сечение на уровне глотки. С левой стороны показаны жаберные щели, с правой стороны — жаберные перегородки.

Половая система не изображена

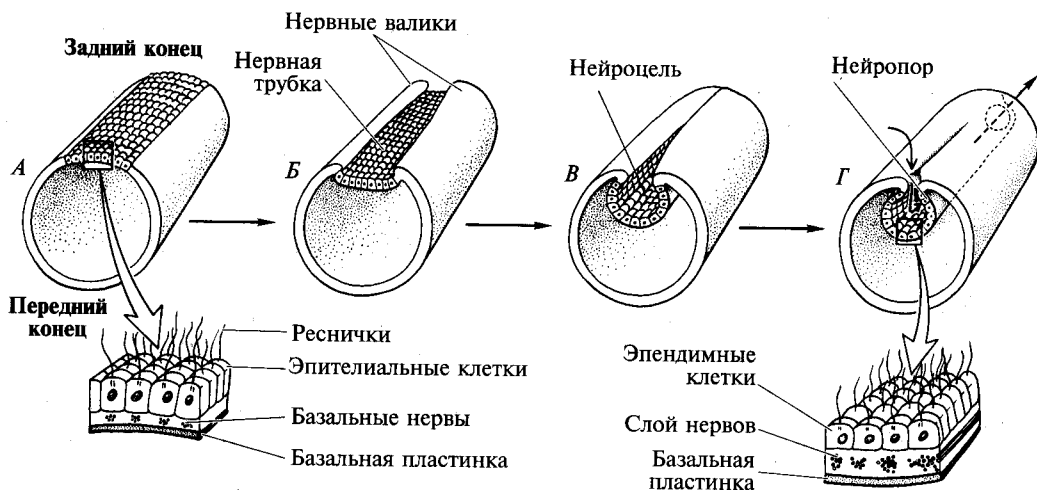


Рис. 29.2. Chordata, нейруляция:

А — Г — клетки нервной пластинки погружаются по средней линии спинной стороны, сворачиваются в трубку и прикрываются снаружи нервными валиками. Исходно ресничный эпидермис предка хордовых (показанный в увеличенном виде под фигурой А) сохраняется в виде ресничной выстилки (эпителиальные клетки) нервной трубки, тогда как интраэпидермальные нервы сохраняются в виде нервного слоя в стенке нервной трубки (показано в увеличенном виде под фигурой Г). У позвоночных нейропор представляет собой структуру, существующую некоторое время в ходе развития, однако среди беспозвоночных хордовых он сохраняется на протяжении всей жизни животного

вые — это небольшие веретенообразные организмы, напоминающие по внешнему виду крошечных угрей. Они способны ползать в песке и быстро плавать в воде. Обычное название для этих организмов — ланцетники. Эти маленькие рыбоподобные хордовые встречаются по всему миру в тропических или умеренных океанических водах. Однако в отличие от большинства рыб ланцетники обитают в норках в пористом песке приливно-отливной зоны или на мелководье и редко плавают в открытой воде. Находясь в норке, они выставляют рот в воду на уровне поверхности осадка и отфильтровывают взвешенные пищевые частицы. Несмотря на повсеместное распространение, их расселение зависит от пригодности осадка и обилия планктонной пищи. Когда эти условия выполняются, плотность популяций

ланцетника может быть впечатляющей. К примеру, плотность *Branchiostoma caribaeum*, встречающегося в песках бухты Дискавери на о. Ямайка, может достигать до 5 тыс. особей на 1 м².

В некоторых частях юго-восточной Азии головохордовые играют важную роль в питании человека. Несмотря на свои скромные размеры, ланцетник — высокопитательное животное, не имеющее, в отличие от рыбы, костей. Ланцетников можно готовить сразу после поимки или высушивать. Ныне исчезнувший промысел ланцетника на юге Китая когда-то давал годовой улов в 35 т, что означает добычу примерно 1 млрд ланцетников (*Branchiostoma belcheri*) с участка в 1 милю шириной и 6 миль длиной. В некоторых районах Бразилии на морские отмели выгоняют цыплят, чтобы они кормились ланцетниками.

ВНЕШНИЙ ВИД И ДВИЖЕНИЕ

Маленькое тело ланцетника во взрослом состоянии имеет длину от 4 до 8 см, оно сжато с боков и постепенно сужается к головному и хвостовому концам в точку (рис. 29.3, А, Б). Прежнее латинское название ланцетника *Amphioxus* означает «обоюдо-острый» (см. рис. 29.3, А, Б). При жизни многие внутренние органы ланцетника видны через полупрозрачную и переливающуюся розоватую стенку тела.

Тело ланцетника разделяется на слабо развитую голову, длинное туловище и короткий хвост (см. рис. 29.3, Б). Голова спереди оканчивается коротким тупым **рострумом**, который помогает животному расталкивать песок при рытье норки. Нейропор представляет собой крошечную ямку с левой стороны в основании рострума (см. рис. 29.5, Б). Сразу за рострумом голова несет расположенный вентрально рот, окруженный пальцевидными выростами — **ротовыми щупальцами (циррами)** (рис. 29.3, Б). Используемое в настоящее время родовое название ланцетника *Branchiostoma*, означающее «жаборотый», было дано из-за того, что эти щупальца рассматривали как жабры. **Ротовой капюшон** обрамляет рот и ротовую полость и образует своего рода «щеки» с обеих сторон головы.

Голова плавно переходит в туловище, которое содержит кишку и гонады (см. рис. 29.3; рис. 29.6). Внутри туловища подразделяется на бранхиогенитальный отдел, занятый глоткой и гонадами, и кишечный отдел, содержащий желудок и кишечник. Большой средневентральный **атриопор**, предназначенный для выхода отработанного потока воды, из которого отфильтрованы пищевые частицы,

открывается на вентральной средней линии на расстоянии трех четвертей общей длины тела от головного конца (см. рис. 29.3, Б). Вентрально расположенное анальное отверстие находится чуть спереди от **хвостового плавника**. Короткий **брюшной плавник** располагается между анальным отверстием и атриопором, а длинный **спинной плавник** тянется от головы до хвоста. Туловище в поперечном сечении имеет вид треугольника, в нижних углах которого вентролатерально расположены два похожих на плавники гребня — **метаплевральные складки** (см. рис. 29.3, Б).

У головохордовых отсутствует кутикула или туника и эпидермис не многослойный, как у позвоночных, а представлен однослойным безресничным железистым эпителием (рис. 29.3, Г). Эпидермис подстилает базальная пластинка, под которой лежит толстая **дерма** из неклоточного матрикса. Дерма пронизана коллагеновыми волокнами, огибающими тело по спирали. Они поддерживают и укрепляют стенку тела и ответственны за его переливающуюся окраску.

Несмотря на то что головохордовые большую часть времени сидят в своих норках, они могут покидать их и плыть короткими рывками за счет быстрых латеральных волнообразных движений тела, как у угрей. При этом они одинаково хорошо плавают вперед как головой, так и хвостом (рис. 29.4, В, Г). Такие же плавательные движения используются при рытье норок в песке. Живых представителей головохордовых, содержащихся в аквариуме, практически невозможно поймать руками или пинцетом из-за их обтекаемой формы, быстроты и скользких покровов, так что вместо этого их приходится вылавливать сачком как мелкую рыбу.

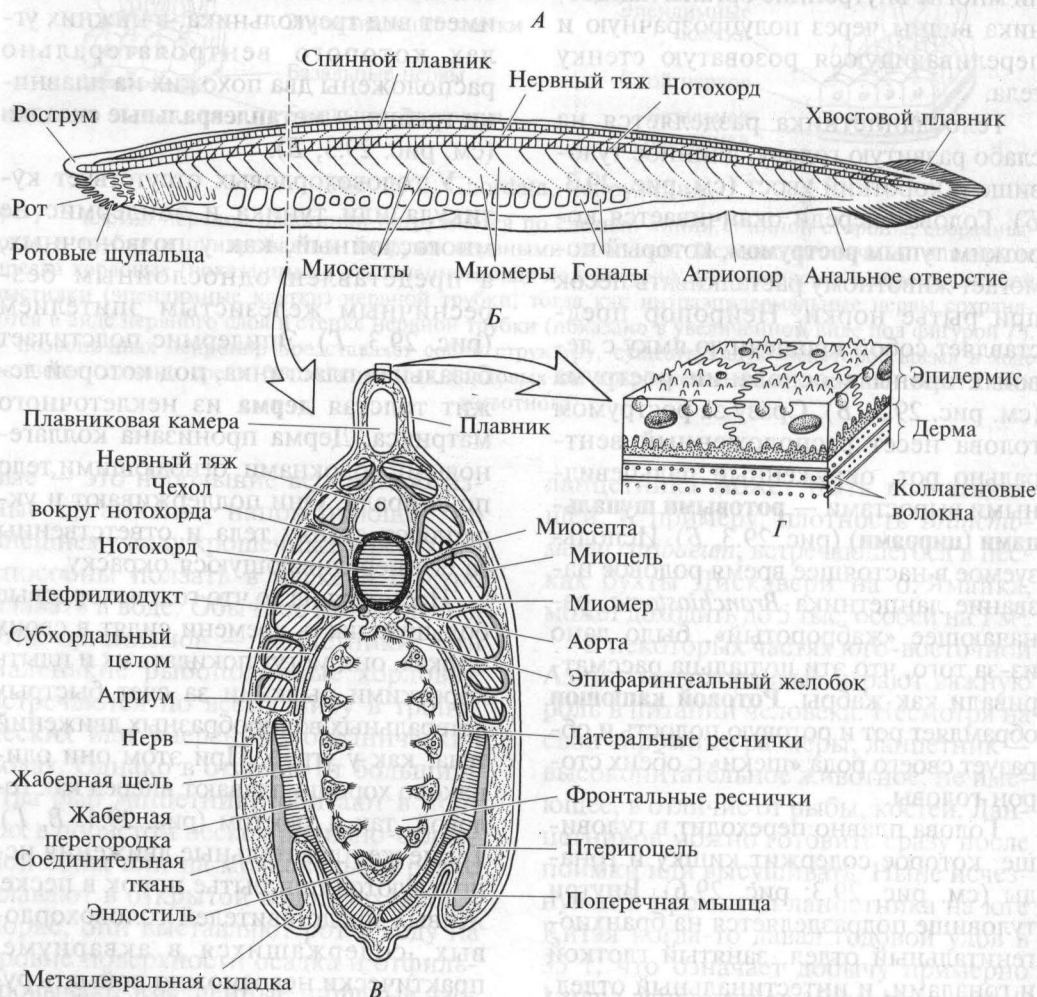
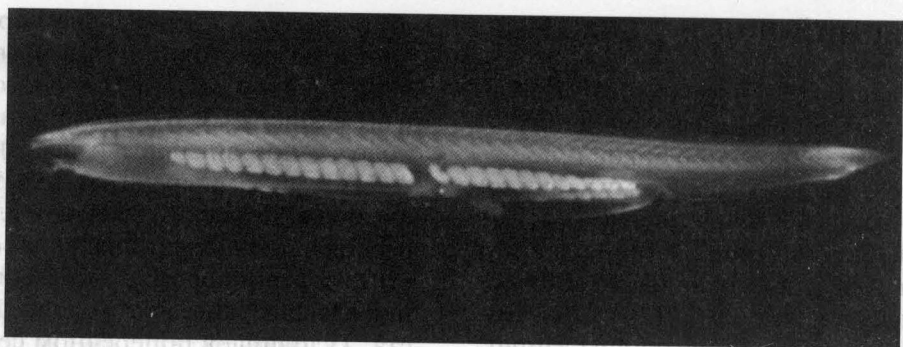


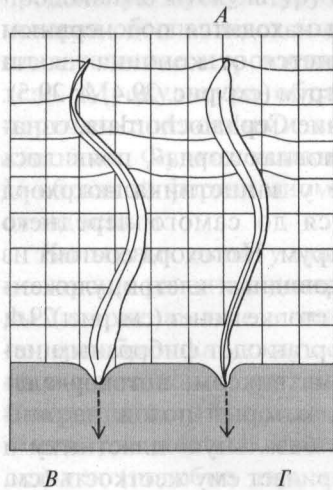
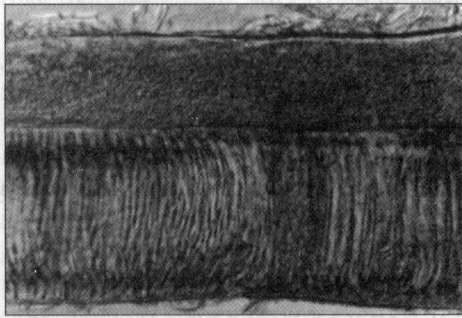
Рис. 29.3. Cephalochordata, анатомия:

А — фотография живого ланцетника *Branchiostoma virginiae*; **Б** — внешний вид ланцетника; **В** — поперечное сечение через глотку ланцетника; гонады не показаны; **Г** — увеличенный фрагмент стенки тела, показывающий отсутствие кутикулы, но наличие хорошо развитой фиброзной дермы; **А, Б** — вид слева

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

ЦНС ланцетника состоит из зачаточного мозга, полого спинного нервного тяжа и сегментарных сенсорных (и немногочисленных моторных) нервных волокон, отходящих от спинного нервного тяжа и иннервирующих роострум, ротовые щупальца, велум, хвост и другие органы (рис. 29.5, Б).

Нервный ствол тянется от основания роострума почти до кончика хвоста. Спереди от мозга нервный канал открывается наружу постоянным ресничным нейропором (ямка Келлиера; рис. 29.5, Б). Реснички нейропора создают ток воды, которая входит в отверстие нейропора на небольшую глубину и затем выходит обратно через то же отверстие. Эта вода омывает чувствительные реснички,



Иннервационный отросток

Сократимые филаменты

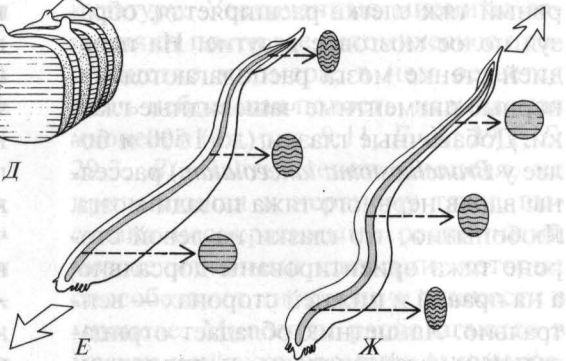


Рис. 29.4. Cephalochordata, нервный тяж, нотохорд и рытье норки:

А — фотография нервного тяжа (сверху) и нотохорда (снизу), отпрепарированных на живом ланцетнике (вид сбоку). На срезе можно видеть тонкие пластинчатые мышечные клетки нотохорда; Б — направленная головой вверх инвертированная поза питания ланцетника. Рытье норки головой (В) и хвостом (Г) вперед у ланцетника; Д — четыре мышечные пластинки из нотохорда. Миофиламенты внутри пластинок направлены поперечно. Дорсальный выступ на каждой из пластинок — иннервирующий отросток, осуществляющий контакт со спинным нервным тяжом; Е и Ж — гипотетические изменения в профиле поперечного сечения нотохорда во время плавания вперед (Е) и назад (Ж). Во время плавания вперед сокращаются мышцы в задней части нотохорда. Передняя часть нотохорда, наоборот, сокращается, когда животное плавает назад (Ж)

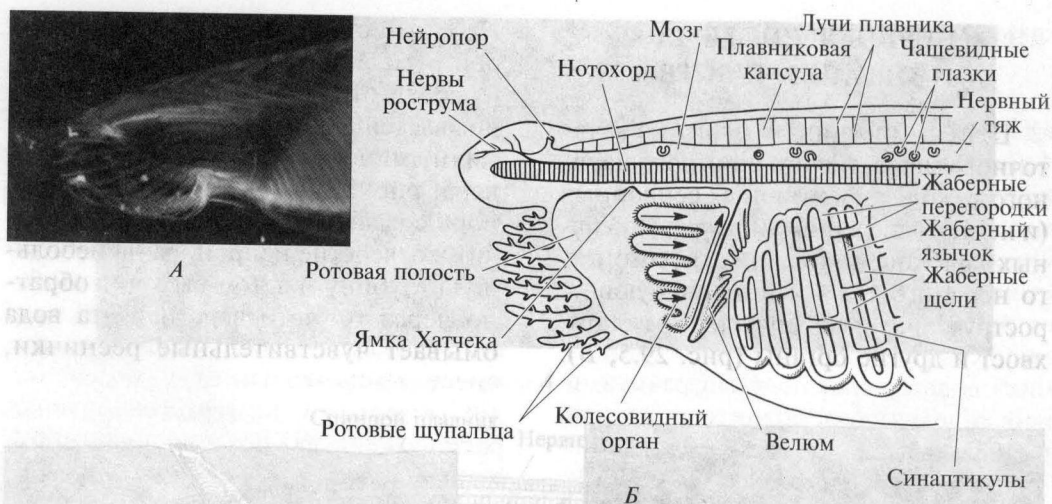


Рис. 29.5. Cephalochordata, голова и область рта.

Головной конец *Branchiostoma caribaeum* (А) и схема его строения (Б); показаны ротовые щупальца, колесовидный орган, велюм и передняя часть глотки с жаберными щелями; А, Б — вид слева

выстилающие переднюю часть нервной трубки.

Несколько позади нейропора нервный тяж слегка расширяется, образуя полое мозговое вздутие. На передней стенке мозга располагаются непарные пигментные чашевидные глазки. Добавочные глазки (до 1500 и более у *Branchiostoma lanceolatum*) рассеяны вдоль нервного тяжа позади мозга. Любопытно, что глазки на левой стороне тяжа ориентированы дорсально, а на правой и нижней сторонах — вентрально. Ланцетник обладает отрицательным фототаксисом, и продолжительное освещение заставляет его замирать и оставаться в норке. Однако внезапная вспышка света может заставить этих привыкших к темноте животных покинуть норки и начать плавать. Нервный тяж оканчивается небольшим вздутием в кончике хвоста. Многие клетки, выстилающие нервную трубку, несут подвижные жгутики, направленные в просвете канала по направлению к заднему концу тела.

МУСКУЛАТУРА И НОТОХОРД

Нотохорд находится под нервным тяжом и тянется от кончика хвоста вперед в роострум (см. рис. 29.4, А; 29.5). Само название Cephalochordata, означающее «головная хорда», появилось потому, что у ланцетника нотохорд продолжается до самого переднего конца в роострум. Нотохорд состоит из череды дисковидных клеток, уложенных подобно стопке монет (см. рис. 29.4, А, Д). Весь орган одет фиброзным неклеточным матриксом, **нотохордальным чехлом**, который похож на эпидермальную базальную пластинку и дерму, что придает ему жесткость (см. рис. 29.3, В, Г). Нотохорд состоит из специализированных эпителиально-мышечных клеток, в которых сократительные филаменты проходят поперечно слева направо. Таким образом, нотохорд ланцетника является мышечным органом, который специализирован для выполнения скелетной функции. Местное сокращение дис-

ковидных мышечных клеток может локально регулировать жесткость нотохорда для достижения оптимального результата во время плавания вперед или назад, в воде или в песке (см. рис. 29.4, *Е, Ж*). Клетки нотохорда иннервируются за счет коротких тонких отростков, которые отходят от самих мышечных клеток и контактируют с нижележащим нервным тяжом (см. рис. 29.4, *Д*).

Головохордовые — сегментированные целомические животные, как аннелиды и позвоночные. Сегментация ланцетника проявляется в строении плавательных мышц, которые состоят из 50—75 U-образных **миомеров** (= мускульных сегментов). Миомеры, расположение которых не совпадает на противоположных сторонах тела, отделены друг от друга **миосептами** (см. рис. 29.3, *Б, В*). Миомеры образуют продольную мускулатуру стенки тела, которая обеспечивает волнообразные плавательные и роющие движения тела. Мускулатура образована поперечно-полосатыми мышечными клетками. Функциональное значение U-образной формы миомеров остается не ясным.

Кольцевых мышц у ланцетника нет, но хорошо развитые **поперечные мышцы** (птеригиальные мышцы) тянутся поперек брюшка между метаплевральными складками (см. рис. 29.3, *В*). Сокращение этих мышц стягивает вместе две жесткие метаплевральные складки (подобно двум створкам раковины моллюска). При этом атриум и глотка сдавливаются и вода резко выталкивается через рот (так называемый «кашлевый рефлекс»). Сдавливание глотки вызывает смыкание жаберных щелей (и, вероятно, прекращает нагнетание воды ресничками) из-за того, что свободная вентральная сторона глотки сдвигается назад.

ЦЕЛОМ

Сегментация ланцетника более схожа с таковой у аннелид, чем кажется при поверхностном изучении. Каждый миомер ланцетника в действительности представляет собой сегментарную целомическую полость, выстланную однослойным мезотелием. Мезотелиальные клетки, контактирующие с нервным тяжом, являются сильно увеличенными эпителиально-мышечными клетками, которые выпячиваются в целомическую полость и формируют плавательные мышцы (см. рис. 9.11, *Е, Ж*; 29.1, *Б*). Поскольку мышечные клетки миомеров прилегают непосредственно к наружной стенке нервного тяжа, они сами образуют иннервационные контакты с нервами. Это контрастирует с тем, что имеет место у позвоночных животных, у которых аксоны моторных нейронов выходят из нервного тяжа и иннервируют мускулатуру. Увеличенные миоциты заполняют почти все целомическое пространство миомера, в нем остается лишь небольшая полость, называемая **миоцелом** (см. рис. 9.11, *Е, Ж*; 29.1, *Б*; 29.3, *В*). Часть стенки миоцеля, не прилегающая к нервному тяжу, выстлана несократимыми ресничными мезотелиальными клетками, которые способствуют циркуляции жидкости в миоцеле. Миосепты располагаются в местах контакта соседних миомеров. Так же как и септы аннелид, они имеют структуру сэндвича — неклоточный матрикс между двумя слоями мезотелия.

Плавники, спинной и брюшной, но не хвостовой, поддерживаются продольными рядами маленьких непарных целомических **плавниковых камер** (рис. 29.5, *Б*). Число плавниковых камер в спинном плавнике нередко превышает 200 (это не соответствует ко-

личеству миомеров). Септы между плавниковыми камерами формируют **плавниковые лучи**.

Парный несегментированный **перивисцеральный целом** окружает кишку от глотки до анального отверстия, но объем его невелик. В области глотки перивисцеральный целом образует систему мелких взаимосвязанных полостей. Одна из них — **целом эндостия** — окружает сократимую брюшную аорту (артерию эндостия, или «сердце») и является по существу перикардальной полостью. Другой отдел перивисцерального целома — **субхордальный целом** — окружает внешнюю стенку глотки над жаберными щелями и связан с органами выделения (см. рис. 29.3, В).

Особый отдел целома — **птеригоцель** — находится во внутреннем пространстве метаплевральных складок (см. рис. 29.3, В). Целомическая жидкость птеригоцеля вязкая и способствует поддержанию жесткости складок.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

Пищеварительная система ланцетника поразительно схожа с таковой у питающихся за счет фильтрации кишечнодышащих, оболочников и примитивных позвоночных. Как и представители всех этих групп, ланцетник заглатывает множество частиц, из которых извлекает органический материал, удаляет избыточную воду через жаберные щели, а минеральные частицы — через анальное отверстие (см. рис. 29.3, В). Вода, поступающая в глотку, проходит через жаберные щели в окологлоточную полость — **атриум**, который открывается наружу в задней части тела средневентраль-

ным атриопором и тянется дальше к анальному отверстию в виде слепо оканчивающегося **постатриопорного атриума** (рис. 29.6). Вода, проходящая через глотку и атриум, не только освобождается от пищевых частиц, но и вентилирует внутренние органы, участвуя в газообмене. За создание потока воды отвечают главным образом латеральные реснички жаберных щелей, но реснички имеются также и на выстилке атриума.

Большой рот, функционирующий как дыхательный сифон, окружен ротовыми щупальцами, образующими заслон для крупных частиц и предотвращающими их попадание внутрь. Чувствительные клетки каждого щупальца дают животному информацию о качестве воды. Ротовая полость (преддверие), ограниченная ротовым капюшоном, — это короткий отдел передней кишки, в который поступает вода изо рта (рис. 29.5, Б). Ее внутренняя ресничная поверхность несет две специализированные структуры. **Колесовидный орган** представляет собой систему реснитчатых желобков в выстилке ротовой полости. Желобки улавливают мелкие частицы, склеивают их слизью, после чего они направляются в глотку (см. рис. 29.5, Б). **Ямка Хатчека** — это неглубокий карман в среднедорсальной стенке ротовой полости. Современные исследования с применением иммуноцитохимических технологий показывают, что ямка Хатчека содержит эндокринные клетки, которые, видимо, секретируют в кровь гормоны, сходные с питуитарными гормонами гипофиза позвоночных.

Ротовую полость от глотки отделяет радужная мышечная перегородка, называемая **велюм** (см. рис. 29.5, Б; 29.6). Отверстие в велюме снабжено кольцом чувствительных небных щупалец. Функция велюма состоит в том, что-

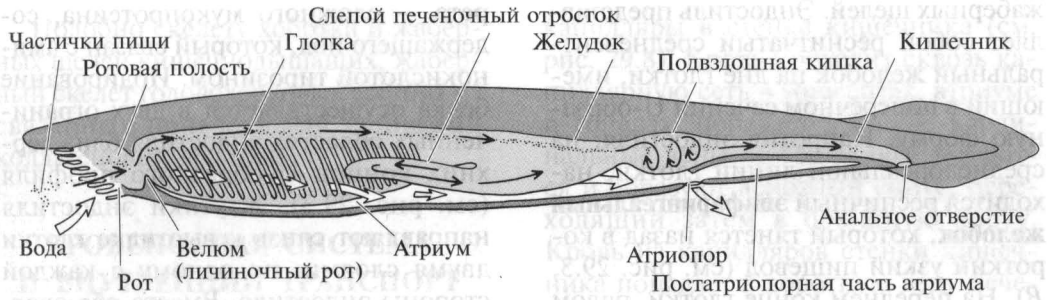


Рис. 29.6. Cephalochordata, функциональная организация пищеварительной системы.

Белыми стрелками указано движение воды, черные стрелки показывают путь пищевых частиц и пищеварительных ферментов. Слепой печеночный отросток изображен с левой стороны тела, хотя на самом деле он располагается справа

бы осуществлять так называемый **кашлевой рефлекс** — резкое и быстрое сокращение атриума, которое выбрасывает воду из глотки через рот.

Глотка — длинная объемистая трубка, пронизанная 180 и более парами узких жаберных щелей, окружена атриумом. На ранних стадиях развития жаберные щели располагаются посегментно и их число соответствует количеству миомеров, однако позднее

число жаберных щелей (бранхиомеров) превосходит число миомеров. Каждая жаберная щель начинает развиваться как округлое или овальное отверстие в стенке глотки, но вскоре удлиняется в вертикальном направлении и делится на две настоящие **жаберные щели** нисходящим выростом, **язычковой перегородкой** (рис. 29.7; см. рис. 29.5). **Жаберные перегородки** окружают и поддерживают каждую пару

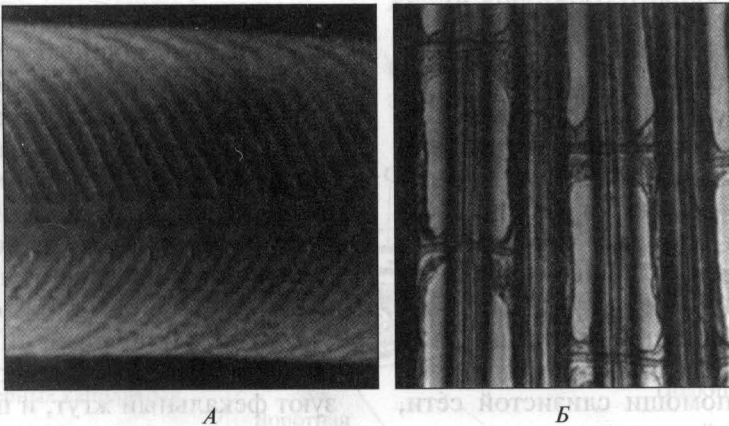


Рис. 29.7. Cephalochordata, жаберные щели и жаберный скелет:

А — вид снизу на внешнюю стенку глотки живого ланцетника, показывающий удлиненные U-образные жаберные щели и узкие жаберные язычки. Темная зигзагообразная полоса вдоль вентральной средней линии — вероятно, кровеносный сосуд; **Б** — вид на часть четырех жаберных щелей под большим увеличением, показывающий поперечные перегородки — синаптикулы, которые поддерживают жаберные язычки

жаберных щелей. Эндостиль представляет собой реснитчатый срединно-вентральный желобок на дне глотки, имеющий в поперечном сечении U-образную форму. Напротив эндостилиа, на срединно-дорсальной линии глотки, находится реснитчатый **эпифарингеальный желобок**, который тянется назад в короткий узкий пищевод (см. рис. 29.3, В). На переднем конце глотки, рядом с вѐлюмом, две покрытые ресничками ветви U-образного эндостилиа расходятся и окружают глотку, образуя **перифарингеальные реснитчатые ленты**, которые соединяются с эпифарингеальным желобком дорсально сразу позади вѐлюма.

Пищевод соединен со слегка расширенным желудком. Одиночный неветвящийся дивертикул — слепой **печеночный отросток** — отходит от желудка и направляется вперед в атриум вдоль правой стороны глотки (см. рис. 29.6). За желудком следует слегка расширенный отдел кишечника — **илиоколон (подвздошная кишка)**. Он соединяется с лежащей позади задней кишкой, которая открывается наружу вентральным анальным отверстием, расположенным между брюшным и хвостовым плавниками.

По типу питания ланцетники — фильтраторы. Латеральные реснички на стенках жаберных щелей проталкивают воду из глотки через жаберные щели в атриум и наружу через атриопор. Мелкие взвешенные частицы улавливаются колесовидным органом, но большинство их отделяется от воды в глотке. Глотка улавливает частицы при помощи слизистой сети, секретируемой эндостилем.

Эндостиль, являющийся эволюционным предшественником щитовидной железы позвоночных, представляет собой главный центр выработки специализированного слизистого сек-

рета — сложного мукопротеина, содержащего йод, который связан с аминокислотой тирозином. Йодирование белка осуществляется в двух ограниченных областях эндостилиа близ верхних концов U-образного профиля (см. рис. 29.3). Жгутики эндостилиа направляют слизь к выстилке глотки двумя слоями, по одному с каждой стороны эндостилиа. Вместе оба слоя, которые под микроскопом напоминают сетку от комаров, составляют **слизистую сеть**. Слизистая сеть медленно транспортируется от эндостилиа (на вентральной стороне) на противоположную сторону глотки (дорсальную) с помощью фронтальных ресничек выстилки глотки (см. рис. 29.15, Г). По мере того как сеть движется через щели, сквозь них проходит вода, и частицы пищи улавливаются. Когда несущая пищу сеть достигает дорсальной срединной линии выстилки глотки, она скатывается в единый шнур при помощи эпифарингеального желобка (см. рис. 29.6).

Реснички эпифарингеального желобка направляют пищевой шнур в пищевод, затем пища поступает в желудок и подвздошную кишку. Хорошо развитые реснички подвздошной кишки поворачивают пищевой шнур, пока пищеварительные ферменты печеночного отростка проникают в пищу. Внеклеточное пищеварение протекает в желудке и подвздошной кишке, а всасывание осуществляется преимущественно в печеночном отростке. Непереваренные остатки проходят в заднюю кишку, где образуют фекальный жгут, и после удаляются через анальное отверстие. Ланцетники отфильтровывают частицы (фитопланктон, бактерий и даже взвешенные коллоидные частицы — белковые молекулы) размером от 0,06 до 100 мкм.

Подобно скелету хоботка и жаберных щелей кишечнодышащих, жаберный скелет головохордовых состоит из связанных поперечными сшивками коллагеновых волокон.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Кровеносная система хорошо развита, состоит из артерий, вен и более мелких сосудов, однако типичного компактного сердца нет (рис. 29.8). Брюшной кровеносный сосуд состоит из венозного синуса и **брюшной аорты** (артерии эндостилиа). Венозный синус способен сокращаться и выполняет функцию сердца. Сокращение брюшной аорты проталкивает кровь сквозь жаберные капилляры в две спинные аорты, которые объединяются в заглотовочной области тела, формируя непарную **спинную аорту** — она переносит кровь по направлению к задней части тела. Спинная аорта дает начало трем основным ветвям: сегментным артериям, ведущим к капиллярам миосепта, сегментным артериям, ведущим к капиллярам атриума и гонад, и кишечным артериям, распадающимся на

капилляры в стенке кишечника (см. рис. 29.8). Кровь проходит сквозь капиллярную сеть в миосептах, атриуме и гонадах, попадает в общие кардинальные вены, которые объединяются и образуют венозный синус, переходящий затем в брюшную аорту. Кровь из капилляров стенки кишечника попадает в воротную вену печени и проходит сквозь капиллярную сеть в стенке печеночного отростка, собирается в печеночную вену, которая впадает в венозный синус и брюшную аорту.

Кровь бесцветная, содержит мало клеток, и непохоже, чтобы она играла заметную роль в транспорте газов. Вода, протекающая через атриум, в том числе и постатриопорный атриум, вентилирует ткани тела вместо крови. Нотохорд и мышцы содержат гемоглобин, который может способствовать диффузии кислорода или, накапливая его, увеличивать период активной работы этих тканей. Несмотря на эти запасы, ланцетник способен активно плавать лишь на протяжении короткого отрезка времени.

Кровеносные сосуды ланцетника не имеют эндотелия, типичного для позвоночных, и выстланы лишь базаль-

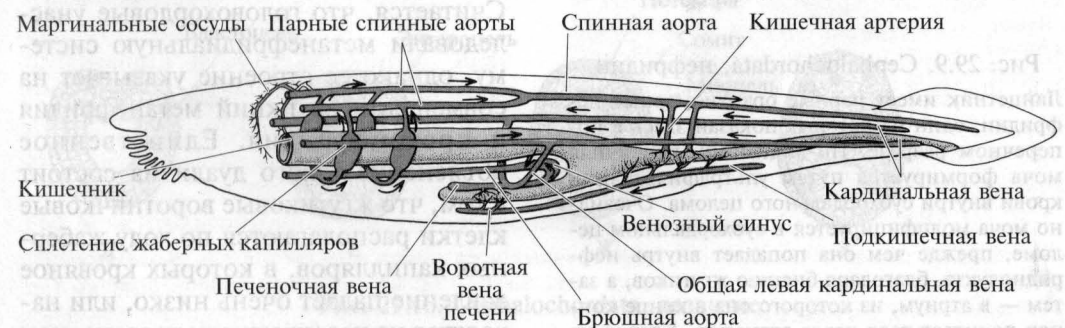


Рис. 29.8. Cephalochordata, упрощенная анатомия циркуляторной системы (с изменениями перепечатано из Rähr H. 1979. *The circulatory system of amphioxus* (Branchiostoma lanceolatum Pallas). A light-microscopic investigation based on intravascular injection technique. *Acta Zool.* 60: 1—18)

ной пластинкой, подстилающей выше-лежащие слои клеток, либо представляют собой простые каналы в соединительной ткани. Таким образом, хотя в целом анатомия циркуляторной системы ланцетника похожа на таковую у позвоночных, гистологически она подобна кровеносной системе беспозвоночных.

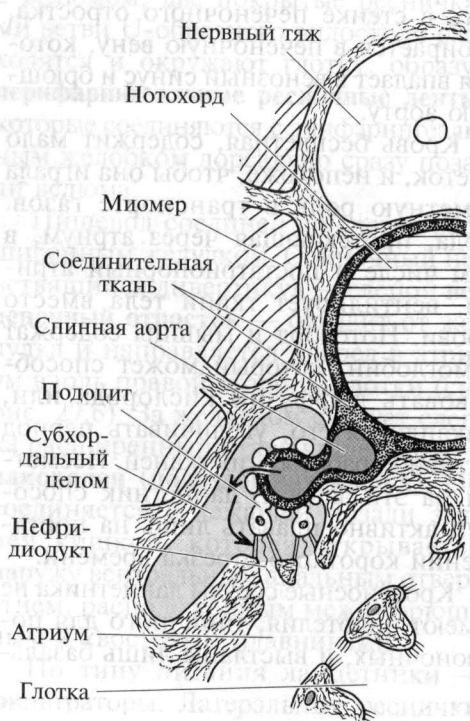


Рис. 29.9. Cephalochordata, нефридии.

Ланцетник имеет парные бранхиомерные нефридии, один из которых показан здесь в поперечном разрезе. По-видимому, первичная моча формируется путем ультрафильтрации крови внутри субхордального целома. Очевидно моча модифицируется в субхордальном целома, прежде чем она попадает внутрь нефридиодукта, благодаря биению жгутиков, а затем — в атриум, из которого она в конце концов покидает тело через атриопор. Клетки на стенке кровеносного сосуда, в участках, где происходит ультрафильтрация, по своему строению являются промежуточными между подоцитами и терминальными клетками протонефридиев

ВЫДЕЛЕНИЕ

Головохордовые, по-видимому, являются аммонотеличными животными. Они имеют парные нефридии, связанные с глоткой, и непарный головной нефридий, называемый **нефридием Хатчека**. Каждый из парных нефридиев имеет короткий, покрытый ресничками проток, который открывается в атриум. Проток нефридия Хатчека опорожняется в глотку, непосредственно позади вельюма. Из атриума моча покидает тело через атриопор, но моче-вая кислота — конечный продукт обмена пуринов — накапливается в тканях, ассоциированных с гонадами.

Парные нефридии располагаются в субхордальном целома рядом с дорсальной стороной каждой жаберной щели (рис. 29.9). Каждый нефридий состоит из скопления подоцитов на ветви спинной аорты. Однако апикальный конец каждого подоцита несет жгутик, окруженный воротничком из длинных микроворсинок, и этим напоминает протонефридий. Так же как в протонефридии, трубковидный воротничок подоцита погружен в выводной проток, так что моча сначала проходит через воротничок и только потом попадает в проток (см. рис. 29.9). Считается, что головохордовые унаследовали метанефридиальную систему, однако ее строение указывает на совмещение функций метанефридия и протонефридия. Единственное объяснение такого дуализма состоит в том, что жгутиковые воротничковые клетки располагаются по ходу жаберных капилляров, в которых кровяное давление падает очень низко, или находятся на несократимом кровеносном сосуде (ветвь спинной аорты). Возможно, жгутики подоцитов восполняют недостаток давления, необходимого для фильтрации.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Головохордовые — раздельнополые животные с наружным оплодотворением и сложным жизненным циклом, который включает бентосную взрослую стадию и планктонотрофную личинку. *Branchiostoma* обычно имеет в среднем 26 пар гонад (см. рис. 29.3, А, Б). Размножение у европейского вида *Branchiostoma lanceolatum* происходит в конце жизни, когда зрелые гаметы прорываются из гонад в атриум и выбрасываются наружу через атриопор. Зиготы подвергаются равномерному голобластическому радиальному дроблению с образованием целобластулы. Гастрюляция протекает путем инвагинации, а передние целомические полости, миомеры и нотохорд формируются энтероцельным путем (рис. 29.10).

Планктонотрофная личинка представляет собой крошечное, покрытое ресничками создание, похожее на головастика (рис. 29.11). Ротовые щупальца, капюшон, атриум, спинной и брюшной плавники отсутствуют, зато имеется хорошо развитый хвостовой плавник. Спереди тело проявляет поразительную асимметрию: крупный рот расположен на левой стороне головы, а первые жаберные щели — на правой. Эндостиль направлен вертикально по дорсовентральной оси на переднем конце глотки. Предротовая ямка, являющаяся предшественником колесовидного органа, и ямка Хатчека (нейропор) открываются на левой стороне головы. **Булавовидная железа** представляет собой железистый ресничный проток, который открывается наружу на левой стороне головы ниже рта и внутрь — в передней части

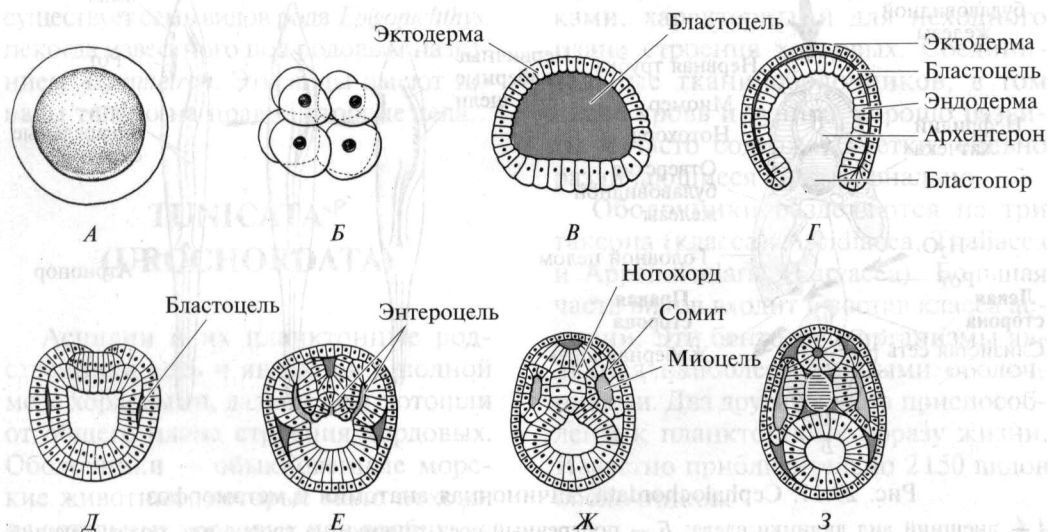


Рис. 29.10. Cephalochordata, развитие:

А — зигота; Б — стадия восьми клеток, показывающая расположение клеток, типичное для радиального дробления; В — бластула; Г — гастрюла; Д — начало нейруляции и образование сомитов; Е — начало нотохорда и поздняя стадия нейруляции и образования сомитов; Ж и З — завершение органогенеза (с изменениями перерисовано из Willey A. 1894. *Amphioxus and the Ancestry of Vertebrates*. MacMillan and Co., New York. 316 pp., and Conklin E.G. 1932. *Embryology of amphioxus*. J. Morphol. 54: 69—151)

глотки рядом с ее дорсальной средней линией. Ее функция неясна, но предполагают, что она участвует в питании личинки.

Используя реснички для передвижения, личинка принимает в планктоне ту же самую ориентацию — вверх головой и в слегка перевернутом положении, как делает это взрослая особь в своей норке (см. рис. 29.4, Б). Реснички жаберных щелей гонят воду в поперечном направлении, слева направо, через рот, глотку и жаберные щели (рис. 29.11, Б). Большой рот и жаберные щели образуют канал с низ-

ким сопротивлением, через который можно прокачивать существенный объем воды. Взвешенные частицы улавливаются слизистой сетью, выделяемой эндостилем и ориентируемой поперек потока воды (см. рис. 29.11, Б). Предротовая ямка, подобно колесовидному органу взрослого организма, принимает участие в захвате частиц. По мере постепенного развития личиночный рот преобразуется в велюм, развивается ротовой капюшон, в результате чего образуется ротовая полость и формируются рот взрослого организма и ротовые щупальца (взрос-

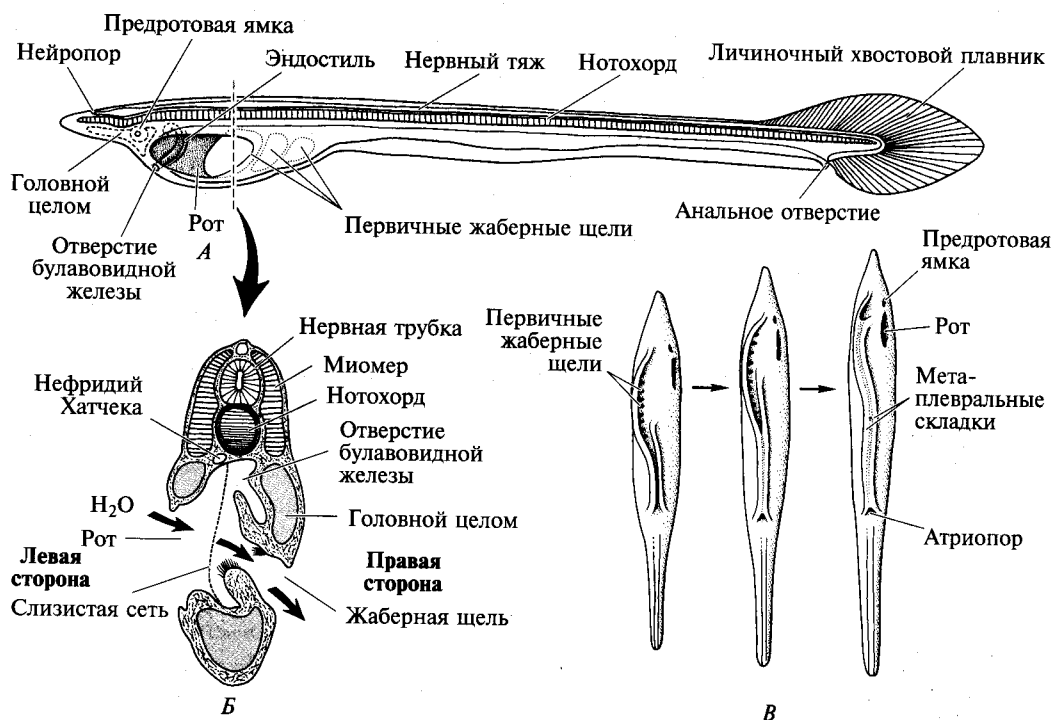


Рис. 29.11. Cephalochordata, личиночная анатомия и метаморфоз:

А — внешний вид личинки слева; Б — поперечный срез личинки на уровне рта, показывающий асимметрию, путь потока воды и слизистую сеть, обеспечивающую фильтрационное питание; В — последовательные стадии формирования атриума (вид с брюшной стороны), показано, как метаплевральные складки окружают жаберные щели. На более поздних стадиях рот и предротовая ямка мигрируют с левой стороны головы на брюшную сторону, где они погружаются в дефинитивную ротовую полость (которая на этой стадии еще не развита). Личиночный рот превращается в велюм взрослой особи, а предротовая ямка дифференцируется в ямку Хатчека и колесовидный орган (с изменениями перерисовано из Willey A. 1894. *Amphioxus and the Ancestry of Vertebrates*. MacMillan and Co., New York. 316 pp.)

лый рот и ротовая полость таким образом являются предротовыми структурами). Метаплевральные складки растут вентрально и медиально, отграничивая глотку и формируя атриум. Развивающиеся жаберные щели располагаются билатерально вдоль глотки (рис. 29.11, B).

РАЗНООБРАЗИЕ CERHALOCHORDATA

Большинство видов (23) головохордовых принадлежит к роду *Branchiostoma*, в том числе *B. lanceolatum* в Европе, *B. virginiae* на юго-восточном побережье Соединенных Штатов Америки, *B. floridae* в Мексиканском заливе и *B. californiense* на юго-западном побережье Соединенных Штатов Америки. Все эти виды имеют сходный внешний облик и образ жизни и изучаются под названием «ланцетник». Кроме того, существует семь видов рода *Epigonichthys*, некогда известного под родовым названием *Asymmetron*. Эти виды имеют гонады только на правой стороне тела.

TUNICATA^{sP} (UROCHORDATA)

Асцидии и их планктонные родственники хоть и являются в полной мере хордовыми, дальше всего отошли от общего плана строения хордовых. Оболочники — обыкновенные морские животные, которые мало похожи на остальных хордовых или вообще на каких-либо других животных. По большей части это сидячие прикрепленные организмы с телом, одетым сложной туникой, с помощью которой они еще и прикрепляются к субстрату. Многие виды оболочников яв-

ляются колониальными организмами, что является единственным примером колониальности среди хордовых. Глотка у оболочников хорошо развита, но нотохорд, дорсальный полый нервный тяж и постанальный хвост отсутствуют у взрослых особей, за исключением представителей одного таксона (Appendicularia). Не считая Appendicularia, упомянутые четыре главных признака хордовых присутствуют лишь у короткоживущей личиночной стадии, напоминающей **головастика**. Как головастик, так и взрослое животное лишены целома и метанефридиальной системы, а кишка в хвосте отсутствует. Вместо этого U-образный кишечник располагается только в голове и укороченном туловище. Выделительные органы, когда они есть, относятся к особому типу, присущему исключительно оболочникам. Мускулатура оболочников составлена миоцитами, а не эпителиально-мышечными клетками, характерными для исходного плана строения хордовых. Соединительные ткани оболочников, в том числе кровь и туника, хорошо развиты и часто содержат клетки, сильно различающиеся функционально.

Оболочники разделяются на три таксона (класса): Ascidiacea, Thaliacea и Appendicularia (Larvacea). Большая часть видов входит в состав класса асцидий. Эти бентосные организмы являются наиболее обычными оболочниками. Два других класса приспособлены к планктонному образу жизни. Известно приблизительно 2150 видов оболочников.

ASCIDIACEA^c

Асцидии (в англоязычной литературе их называют «sea squirts», т. е. морские спринцовки) — обычные сидя-

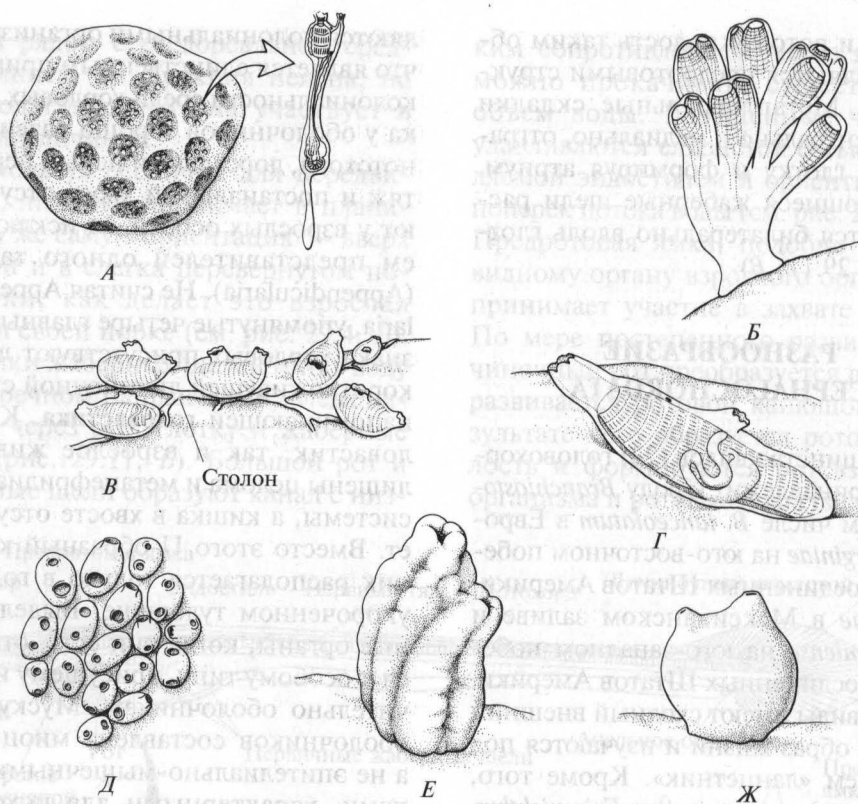


Рис. 29.12. Tunicata, разнообразие асцидий:

А — колониальные Aplousobranchia: сложная асцидия *Aplidium stellatum*; Б — *Clavelina oblonga*; В — столонная асцидия *Perophora viridis* (Phlebobranchia); Г — одиночная асцидия *Ascidia curvata* (Phlebobranchia); Д — колониальная асцидия *Symplegma rubra* (Stolidobranchia); Е — одиночные асцидии Stolidobranchia — *Styela plicata* (Ж) и *Molgula manhattensis* (Б).



Рис. 29.13. Tunicata, разнообразие асцидий.

Eudistoma hepaticum («морская печень») из Aplousobranchia, сложная асцидия, растущая плотными массивными колониями на поверхностях доков, пристаней и свай вдоль юго-западного побережья Соединенных Штатов Америки

чие морские беспозвоночные, распространенные по всему миру. Есть виды одиночные, но есть и колониальные, имеющие в составе колонии до нескольких тысяч крошечных зооидов (рис. 29.12). Большинство асцидий обитает в неглубоких водах, где они прикрепляются к камням, раковинам, сваям и днищам судов или иногда закрепляются на иле и песке при помощи корневых нитей или стебелька. Огромное количество видов населяет мелкие тропические моря, многие колониальные виды занимают щели в старых коралловых постройках и в нижних частях коралловых рифов. Другие образуют большие скопления на горгониевых кораллах и мангровых корнях или толстые резиноподобные маты на камнях, сваях и плавучих доках (рис. 29.13). Некоторые асцидии выглядят как комки бурых тонов, многие другие ярко окрашены. Одиночные виды могут быть цвета вишни, лимона или персика, а колонии — кро-

ваво-красными, зелеными, как киви, или узорчатыми, как персидский ковер. С их поразительными цветами и формами могут соперничать лишь кораллы и губки — две другие большие группы эпибентосных беспозвоночных. Из примерно 2000 видов асцидий лишь около 100 были найдены на глубинах более 200 м (рис. 29.14), несколько видов ведут интерстициальный образ жизни в песчаных грунтах.

ОДИНОЧНЫЕ ФОРМЫ

Одиночные асцидии, такие, как *Styela*, *Ascidia* и *Molgula*, называются **простыми**, или одиночными, **асцидиями** (см. рис. 29.12, Г, Е, Ж) в отличие от колониальных асцидий (см. рис. 29.12, А—В, Д). Размер и форма одиночных видов могут напоминать семена растений, виноград, персик или картофелину, а у некоторых видов форма тела непостоянна. *Halo-*

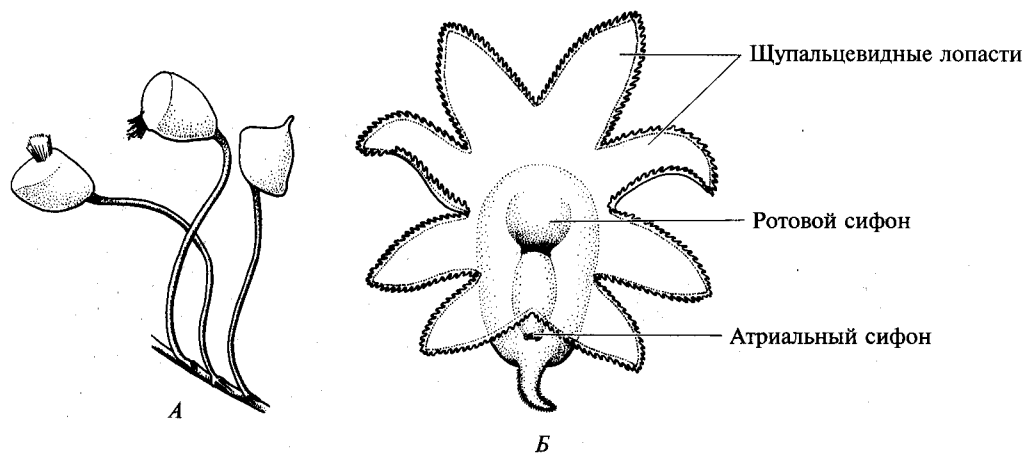


Рис. 29.14. Tunicata, глубоководные асцидии.

Большинство живет на мягких субстратах, в отличие от видов, населяющих мелководья и обитающих преимущественно на твердых поверхностях. Заметен длинный узкий стебелек, или корневидный отросток, благодаря которому они закрепляются на мягком субстрате. А — *Coleolus suhmi*; Б — *Ostonemus ingolfi*. Последний вид в отличие от большинства других оболочников, вероятно, является хищником. Жертва захватывается посредством крупных шупальцеподобных лопастей ротового сифона (перепечатано с фотографий Monniot и Monniot, 1975)

cynthia pyriformis с северо-восточного побережья США и *H. aurantium* с Тихоокеанского побережья известны как морские персики, благодаря своим размерам, форме и цвету. Повсеместно распространенная (у побережья США. — Примеч. ред.) *Molgula manhatensis* похожа на виноград и часто растет гроздевидными скоплениями. Одна из самых крупных одиночных асцидий — *Pyura pachydermatina* из южного полушария имеет в высоту 1 м.

Однако самые большие асцидии — это колониальные формы, чьи размеры часто могут превышать 1 м.

Подосва у асцидий прикреплена к субстрату, а на противоположной стороне имеются два отверстия, причем каждое расположено на трубчатом выпячивании. Это — **буккальный (вводной) и атриальный (выводной) сифоны**, через которые входит и выходит поток воды при фильтрации (рис. 29.15, А).

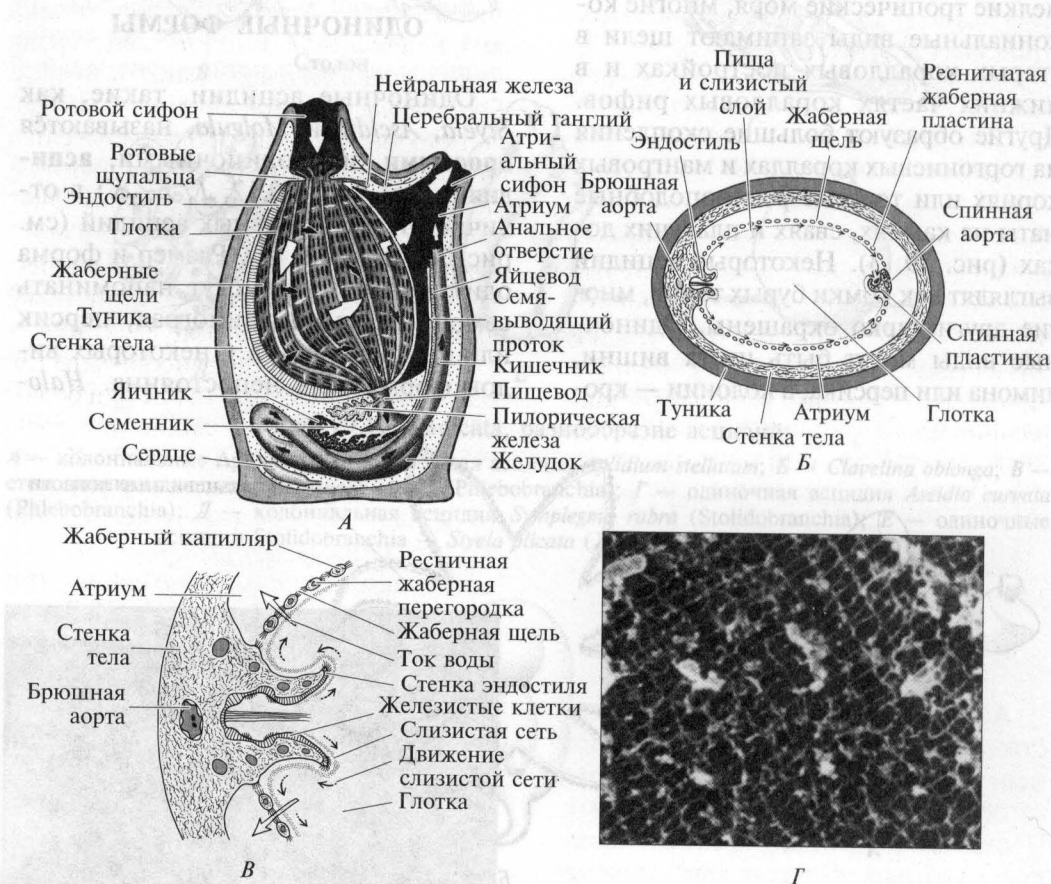


Рис. 29.15. Tunicata, функциональная анатомия глотки и кишечника:

А — схематичный разрез через одиночную асцидию, показывающий внутренние органы. Большие стрелки показывают направление токов воды, маленькие стрелки — движение слизистой сети; Б — поперечный срез глотки; В — увеличенное изображение области эндостилия, показывающее транспорт слизистой сети и ток воды через жаберные щели; Г — сканирующая электронная фотография слизистой сети *Ciona intestinalis* (Г — из Flood P.R. u Fiala-Medioni A. 1979. Filter characteristics of ascidian food trapping mucous films. Acta Zool. 60: 271)

В отличие от мелководных асцидий, 95 % которых живет, прикрепившись к твердым поверхностям, большинство глубоководных видов заякориваются в мягком дне, выставляя сифоны вверх. Большинство глубоководных видов — мелкие сферические организмы, заякоривающиеся при помощи фибрилл, но есть и немногие крупные стебельковые формы. Несколько прозрачных видов с неправильной формой тела плавают, привязанные своими нитями к субстрату, подобно обрывкам тряпки на ниточке.

КОЛОНИАЛЬНЫЕ ФОРМЫ

Колониальная форма тела у Ascidia-сеа развивалась в эволюции независимо несколько раз. Имеются разные типы колоний; в одних зооиды практически независимы друг от друга, а в других уровень интеграции зооидов очень высок. Обычно зооиды, составляющие колонию, невелики, а зачастую — имеют микроскопические размеры. Однако иногда их число в со-

ставе колонии бывает так велико, что размеры самой колонии могут быть огромными. Такие колонии часто образуют толстые маты на камнях, плавающих доках, обшивке кораблей и сваях (см. рис. 29.13).

В наиболее простых колониях зооиды разделены пространственно, но связаны воедино столонами. Например, у *Perophora* колония похожа на стелющуюся ветвь с прикрепленными к ней глобулярными зооидами (см. рис. 29.12, В). У других видов, таких, как *Ecteinascidia turbinata*, столоны короткие и зооиды собраны в пучки. У *Clavelina* объединены не только за счет столонов, но также благодаря слиянию нижних половин зооидных туник (см. рис. 29.12, Б). В наиболее специализированных колониях, у **сложных асцидий**, все зооиды, за исключением их сифональных отверстий, полностью погружены в общую тунику.

Сложные асцидии разнообразны по размерам и форме: маленькие или большие, корковидные и тонкие или толстые и массивные (см. рис. 29.12, А; 29.13). Внутри туники у сложных ви-

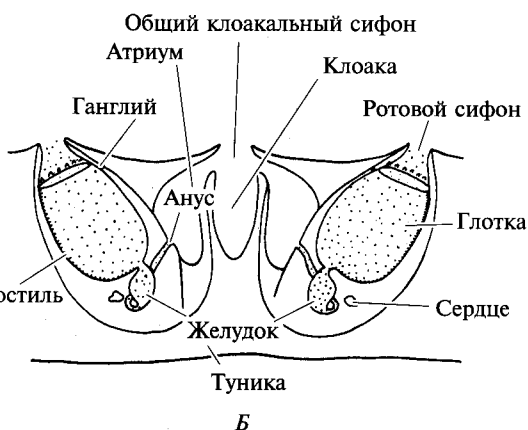
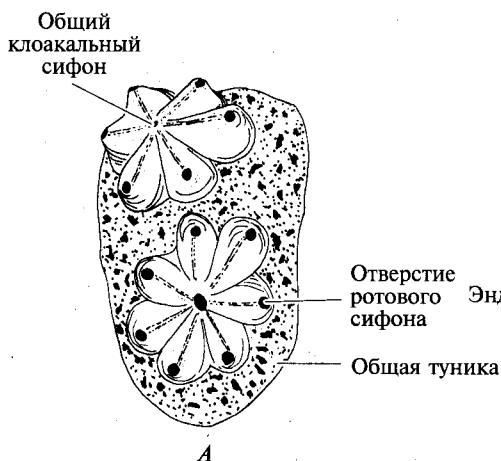


Рис. 29.16. Tunicata, интеграция зооидов у колониальных асцидий:

А — сложная асцидия *Botryllus schlosseri*, показаны две звездчатые системы зооидов; Б — вертикальное сечение через центр одной системы (А — no Milne-Edwards из Yonge; Б — no Delage u Hérourard)

дов сифоны каждого зооида могут открываться независимо от таковых прочих зооидов либо атриальные сифоны соседних зооидов могут впадать в общую выводную камеру — клоаку. Такие высокоинтегрированные зооиды обычно образуют упорядоченные структуры — так называемые **системы**. Одна общая система представляет собой кольцо ротовых сифонов (и их зооидов) вокруг центральной клоаки. Большая колония может быть усеяна сотнями

или тысячами таких «систем», каждая выглядит как звездочка на поверхности туники (см. рис. 29.12, А). Этот звездчатый характер отражен в названиях нескольких видов, таких, как *Aplidium stellatum* и *A. constellatum* («stellata» — от лат. «звезда». — *Примеч. ред.*). Другой распространенный и красивый вид — *Botryllus schlosseri* (рис. 29.16, А). Вертикальный разрез через *Botryllus* показывает, каким образом атриальный сифон каждого зооида соединен с об-

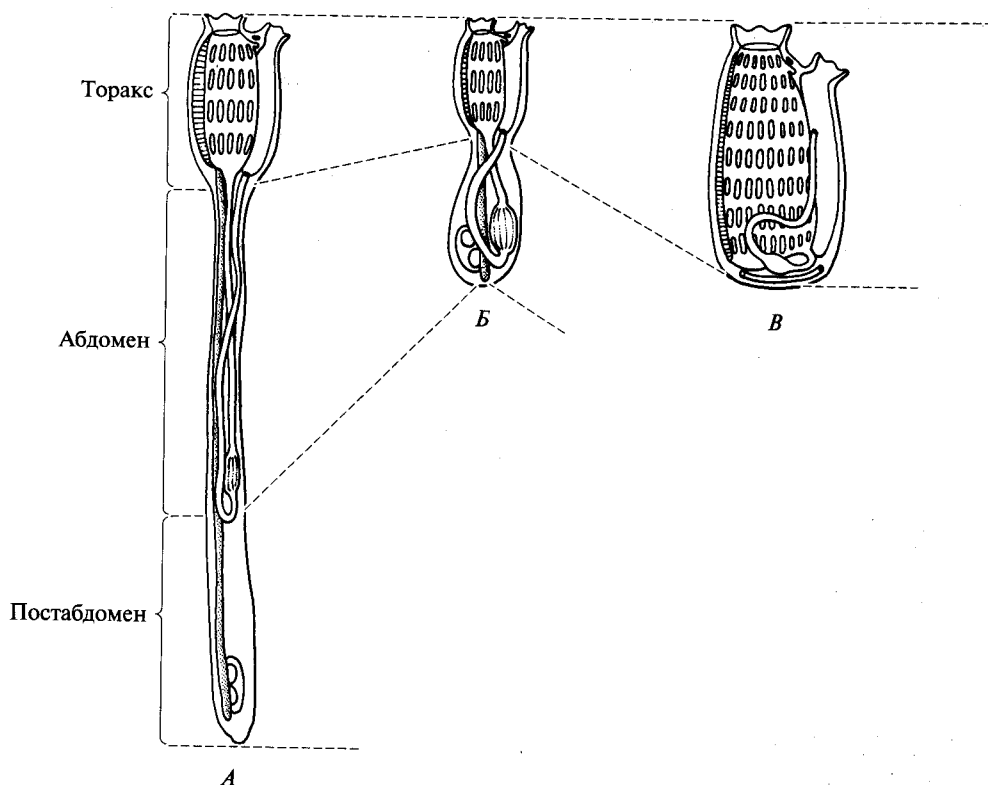


Рис. 29.17. Tunicata, отделы тела асцидий:

А — многие колонии Aplousobranchia состоят из зооидов, у которых имеется три отдела тела: торакс (глотка и атриум), абдомен (петля кишечника) и постабдомен (сердце и гонады); В — некоторые Phlebobranchia имеют торакс и абдомен, но не имеют постабдомена; В — большинство Phlebobranchia и все Stolidobranchia имеют всего один отдел тела — торакс. Тело молодых особей всех асцидий (оозоиды) представлено одним лишь тораксом. Развитие абдомена или постабдомена является следствием постметаморфозного роста и связано с толщиной туники. Зооиды Aplousobranchia, имеющие все три отдела тела, формируют сложные колонии с очень толстой общей туникой, как показано на рис. 29.13 (неперисовано с изменениями из Berrill N.J. 1935. *Studies in tunicate development. Part IV — Asexual reproduction*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 225: 327—379).

шей клоакой, которая открывается на поверхности колонии (рис. 29.16, Б). Зооиды *Botryllus* имеют в диаметре всего несколько миллиметров, но поскольку одна колония, как правило, состоит из большого числа звездчатых систем, размер всей колонии может достигать от 12 до 15 см.

ОТДЕЛЫ ТЕЛА

Внутри туники тело асцидии разделено на три отдела: передний (или дистальный) **торакальный отдел**, содержащий глотку, **абдоминальный отдел**, содержащий кишечник и связанные с ним структуры, и **постабдоминальный отдел** (рис. 29.17). Постабдомен (иногда он может быть длинным и нитевидным) является базальной (задней) частью тела и содержит сердце и репродуктивные органы. Три этих отдела выражены только у микроскопических зооидов некоторых колониальных видов (аплюзобранхиевых). Большинство асцидий лишены постабдомена, а многие виды с крупными одиночными зооидами (*Ascidia*, *Styela*, *Molgula*, *Microcosmos*) не имеют даже абдомена. С утратой постабдомена, абдомена либо и того, и другого внутренности переходят в переднюю часть. К примеру, у видов, имеющих лишь торакс, в этом отделе помещаются сердце, гонады, кишечник и глотка (см. рис. 29.17).

ТУНИКА, СТЕНКА ТЕЛА И МУСКУЛАТУРА

Тело асцидиевых одето однослойным эпителием, поверх которого находится сложная **туника**, из-за которой оболочники (или Tunicata) получили свое название. Обычно туника

бывает довольно толстой, но консистенция ее варьирует от мягкой и нежной до плотной хрящевидной. Туника *Aplidium stellatum* (американцы называют ее «морским поросенком») напоминает слой затвердевшего жира. Одеты прозрачной студнеобразной туникой колонии *Diplosoma* напоминают лягушачью икру.

Как и большинство кутикул и экзоскелетов, туника составлена разнообразными белками и углеводами, однако имеет несколько характерных только для оболочников черт (рис. 29.18). Одна из них — наличие волокон **туницина** — одной из разновидностей целлюлозы. Эти параллельно ориентированные волокна в типичном случае располагаются последовательными тонкими слоями, волокна каждого из которых подобно слоям фанеры расположены под углом к волокнам в предыдущем слое. Такое расположение волокон, сходное с таковым у членистоногих (важно помнить, что у членистоногих такое расположение имеют волокна другого вещества — хитина. — *Примеч. ред.*), придает тунике жесткость и прочность. Другая поразительная особенность — наличие в тунике кровяных клеток (гемоцитов), а у некоторых видов — **сосудов туники**, которые развиваются как трубчатые выросты кровеносной системы и стенки тела. Стенка сосудов туники состоит из эпидермиса и эпидермальной базальной пластинки, что выглядит уникальной чертой Tunicata. Присутствие гемоцитов в тунике означает, что она близка к соединительной ткани. Третья особенность заключается в том, что асцидии *не линяют*, по мере того как растут *внутри* толстого экзоскелета. Это означает, что туника должна увеличиваться, чтобы не препятствовать росту асцидии. Увеличение размеров туники обеспечивается

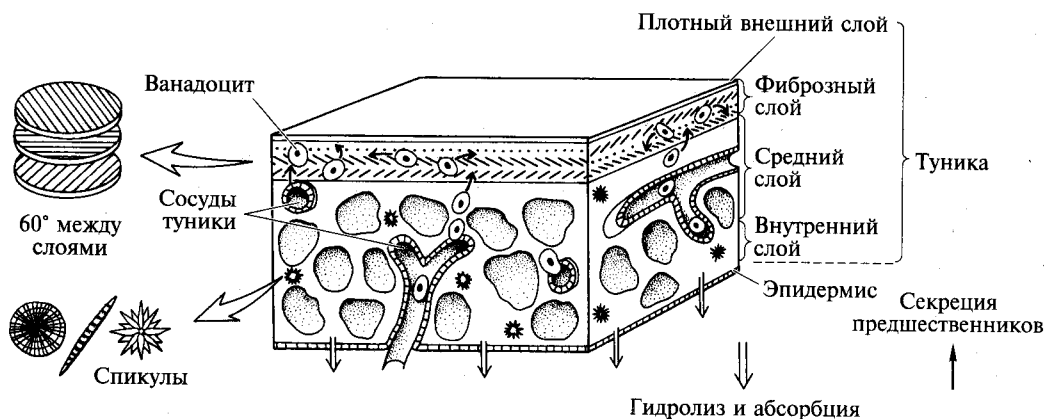


Рис. 29.18. Tunicata, обобщенная схема строения туники асцидий. Экстрацеллюлярная туника асцидий представляет собой динамический скелет, толщина которого увеличивается по мере роста тела без линьки. Хотя процесс роста туники до конца еще не выяснен, предшественники туники транспортируются в тунику кровью (у видов, имеющих сосудистую тунику) и высвобождаются во внешний слой туники. Выделение материала туники и его удаление также может осуществляться эпидермисом

деятельностью и эпидермиса, и находящихся в толще туники гемоцитов.

Туника выполняет функции скелетной и защитной структуры, которая у некоторых видов усилена наличием дополнительных жестких элементов. Асцидии *Didemnidae* и *Pyuridae* выделяют известковые спикулы или пластинки, внедряющиеся в тунику (см. рис. 29.18). Некоторые виды, такие, как *Eudistoma carolinense*, встраивают в тунику песчинки, так что их тела приобретают твердость камня.

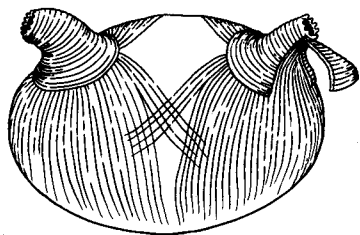


Рис. 29.19. Tunicata, мускулатура асцидии. Мускулатура асцидии *Pyura ostreophila* из *Stolidobranchia* (изменено и переписано из Kott P., 1989. *Form and function in the Ascidiacea*. *Bull. Mar. Sci.* 45: 253—276)

Другие, например *Didemnum psammathodes*, чьи колонии распластаны на камнях подобно расплавленному шоколаду, включают в тунику свои коричневые испражнения для маскировки или для увеличения жесткости. Асцидии прикрепляются к субстрату туникой. В месте прикрепления она часто бывает утолщена. Для обеспечения закоривания основание асцидии может образовывать корнеподобные столоны, которые тоже покрыты туникой.

Под эпидермисом находятся базальная пластинка и толстая студенистая соединительная ткань. Мышцы, нервы, кровеносные сосуды и амебодные клетки находятся в этом соединительно-тканном слое. Мускулатура состоит из четко выраженных наружных кольцевых и внутренних продольных лент гладких мышц. Продольные волокна тянутся к сифонам, при их сокращении сифоны втягиваются (рис. 29.19). Кольцевые мышцы выполняют роль сфинктеров в сифонах, они регулируют размер отверстий.

Периодически мускулатура стенки тела сокращается, вызывая выброс воды и замыкание сифонов. **Периодическое выбрасывание** воды из сифонов — отличительная черта всех асцидий. Нередко это происходит в ответ на присутствие нежелательных веществ в воде или другие неблагоприятные факторы. Способность асцидий резко выбрасывать воду в виде сильной струи отражена в английском названии этих организмов — морские спринцовки («sea squirt»).

ГЛОТКА И АТРИУМ

Передний ротовой сифон открывается внутрь в объемистую глотку. В месте соединения сифона и глотки рот окружен кольцом **ротовых щупалец**. Щупальца предотвращают проникновение нежелательных крупных частиц внутрь сифона (см. рис. 29.15, А).

Стенки глотки пронизаны мелкими ресничными жаберными щелями (стигмами), которые позволяют воде проходить из глотки в окружающий атриум. Латеральные реснички выставлены внутрь жаберных щелей, а фронтальные реснички покрывают внутреннюю поверхность глотки. На вентральной стороне глотки — стороне, противоположной атриальному сифону, — расположен эндостиль, который тянется по всей длине глотки (см. рис. 29.15, А—В). Спереди, в месте соединения глотки и ротового сифона, эндостиль разделяется на две ресничные полосы, которые окружают ротовое отверстие. Они сходятся на дорсальной стороне, формируя имеющийся у представителей некоторых таксонов ресничный гребень — **спинную пластинку** (см. рис. 29.15, В). У других форм имеется ряд **язычков**, которые тянутся назад к пищеводу.

Глотка со всех сторон окружена водоносным атриумом, кроме участка на вентральной (эндостильной) стороне, где она прикреплена к стенке тела. В других местах глотку поддерживают шнуровидные мезентерии, тянущиеся между стенкой атриума и стенкой глотки. Атриум открывается наружу атриальным сифоном на дорсальной стороне. Полость внутри атриального сифона иногда называют клоакой, поскольку она получает и фекалии из анального отверстия, и гаметы из половых протоков. Эпителий, выстилающий атриум и атриальный сифон, по своему происхождению эктодермальный. Традиционно глотку рассматривают как производное энтодермы, однако современные данные по развитию съедобной японской асцидии *Halocynthia roretzi* показывают, что глотка, как и атриум, развивается из эктодермы.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ПИТАНИЕ

По типу питания асцидии — фильтраторы. Они извлекают планктон из воды, которую прокачивают через глотку. Течение воды обеспечивается биением латеральных ресничек на краях жаберных щелей (см. рис. 29.15, В). Как и у большинства фильтраторов, для обеспечения достаточного количества пищи должны быть профильтрованы огромные количества воды. В среднем каждую секунду асцидия профильтровывает объем воды, равный объему тела животного. *Ascidia nigra*, имеющая всего несколько сантиметров в длину, за 24 ч прокачивает через глотку 173 л воды (рис. 29.20, А).

По мере того как вода прокачивается через глотку, взвешенные в ней пищевые частицы улавливаются сек-

ретируемой эндостилем слизистой сетью в глотке. Фронтальные реснички глоточной выстилки медленно транспортируют постоянно выделяемую слизистую сеть (с прилипшими к ней пищевыми частицами. — *Примеч. ред.*) с вентральной стороны глотки на дорсальную (см. рис. 29.15, Г). Когда эта сеть достигает средней линии на дорсальной стороне глотки, она скатывается в нитевидный шнур ресничками спинной пластинки или спинных язычков и переправляется в пищевод.

Как и у головохордовых, слизь, выделяемая эндостилем, содержит

сложный йодопротеин. Электронно-микроскопические исследования показали, что слизистая сеть представляет собой правильную ячеистую структуру с отверстиями приблизительно 0,5 мкм (см. рис. 29.15, Г). Такой фильтр легко извлекает из воды мельчайшие планктонные организмы, в том числе бактерии. Асцидии могут прекращать питание, закрывая ротовой сифон, прерывая биение ресничек или же останавливая истечение слизи из эндостилиа.

Ниже глотки пищеварительный тракт делает U-образную петлю (см.

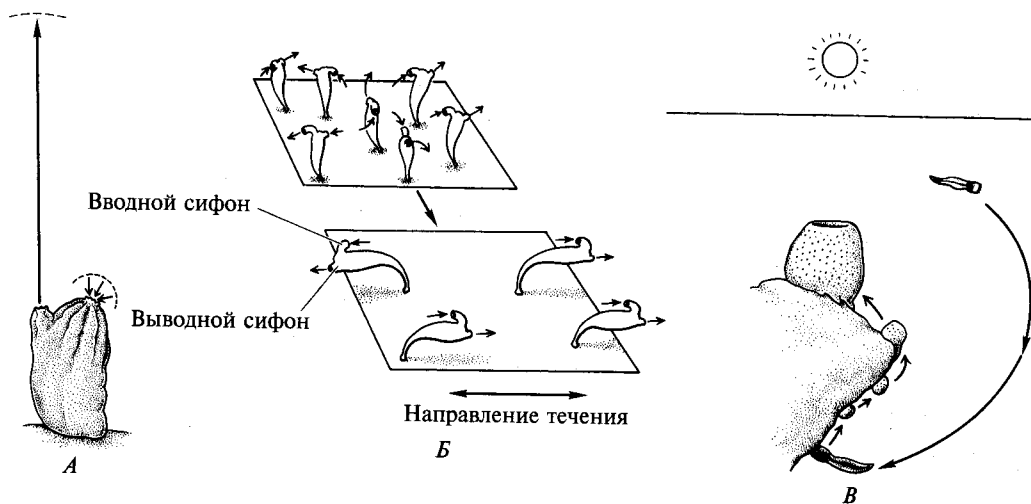


Рис. 29.20. Tunicata: адаптивные особенности в прокачивании воды и ориентации тела у асцидий:

А — прокачивание воды тропической *Ascidia nigra*. Мощный поток из атриального сифона уносит загрязненную воду за пределы зоны, из которой вода поступает в ротовой сифон; Б — сифоны недавно метаморфизировавших особей *Styela montereyensis* ориентируются случайным образом относительно двунаправленного течения воды (стрелки), но из-за избирательной смертности остаются только те молодые особи, чьи сифоны ориентированы таким образом, чтобы обеспечить наиболее эффективное прокачивание воды; В — движение и световая адаптация тропической сложной асцидии *Didemnum molle*. Этот вид содержит фотосинтезирующего симбионта — зеленую бактерию *Prochloron*. Личинки оседают, и прозрачная молодая колония развивается на затененной нижней стороне кораллового рифа, но по мере роста колония медленно мигрирует на освещенную часть субстрата. Эта миграция, для завершения которой может потребоваться месяц и более, происходит вместе с развитием у асцидии маскирующего пигмента и известковых спикул, благодаря которым регулируется интенсивность света, падающего на симбиотические водоросли (А — *переприсовано* из Berrill N.J. 1950. *The Tunicata*. Quaritch, Ltd. London. 354 pp.; Б — *изменено и переприсовано* из Young C.M. и Braithwaite L.F. 1980. *Orientation and current-induced flow in the stalked ascidian Styela montereyensis*. *Biol. Bull.* 159: 428—440; В — *переприсовано* по Olson R.R. 1983. *Ascidian — Prochloron symbiosis: The role of larval photoadaptations in midday larval release and settlement*. *Biol. Bull.* 165: 221—240)

рис. 29.15, А). Нисходящая ветвь пищеварительного тракта представляет собой пищевод. Он соединяется с желудком, который находится в месте поворота U-образного пищеварительного тракта. Желудок выстлан секреторными клетками и является местом внеклеточного пищеварения. Восходящая ветвь пищеварительного тракта — тонкая кишка, на терминальном конце она переходит в прямую кишку, открывающуюся анальным отверстием. Кишечник является местом всасывания (см. рис. 29.15, А). Анальное отверстие выбрасывает фекальные нити, или пеллеты, в атриум, они выносятся наружу через атриальный сифон.

У всех оболочников имеется сеть трубочек — **пилорическая железа**, расположенная на внешней стенке передней части кишечника (см. рис. 29.15, А). Пилорическая железа открывается в кишечник рядом с местом его прикрепления к желудку одним или несколькими отверстиями. Продукты секреции клеток пилорической железы — это пищеварительные ферменты и вещества, участвующие в регуляции рН в кишечнике. Пилорическая железа также накапливает гликоген и участвует в удалении переносимых кровью токсинов.

Асцидии, обитающие на мягком грунте, питаются осадочным материалом на поверхности окружающих осадков. Замечательно, что некоторые глубоководные виды стали плотоядными. Они питаются мелкими животными, такими, как нематоды и маленькие эпибентосные ракообразные (см. рис. 29.14, Б), и ловят добычу мускулистыми лопастями вокруг ротового сифона. У них маленькая слизистая глотка, имеющая всего несколько жаберных щелей.

Некоторые тропические виды колониального семейства *Didemnidae*

содержат в тунике и атриальной выстилке симбиотические водоросли. Один из этих симбионтов — *Prochloron*, найден лишь у асцидий. *Prochloron* является прокариотом, однако его фотосинтетические пигменты типичны для эукариотических зеленых водорослей (*Prochloron* имеет хлорофиллы *a* и *b*, которые характерны для пластид зеленых водорослей и высших растений. Поэтому, согласно взглядам некоторых сторонников симбиогенетической концепции происхождения эукариотной клетки, бактерии, близкие к *Prochloron*, были предками пластид зеленых водорослей и высших растений. — *Примеч. ред.*). Асцидии могут также иметь симбиотических цианобактерий, внедряющихся в тунику. Избыток продуктов фотосинтеза, продуцируемых симбионтами, предположительно используется оболочниками в качестве вспомогательного пищевого ресурса. По крайней мере один из видов *Didemnum* в процессе роста мигрирует по субстрату для того, чтобы обеспечить наилучшие условия освещенности для своего симбионта *Prochloron* (рис. 29.20).

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ И ГАЗООБМЕН

Асцидии имеют хорошо развитую кровеносную систему, которая включает сердце, сосуды и мелкие кровеносные синусы. Кровь содержит разнообразные по строению гемоциты, однако дыхательный пигмент отсутствует.

Сердце представляет собой короткий изогнутый, или U-образный, цилиндр в основании пищеварительной петли (рис. 29.21, А; см. рис. 29.15, А). При более подробном рассмотрении видно, что оно организовано так, что

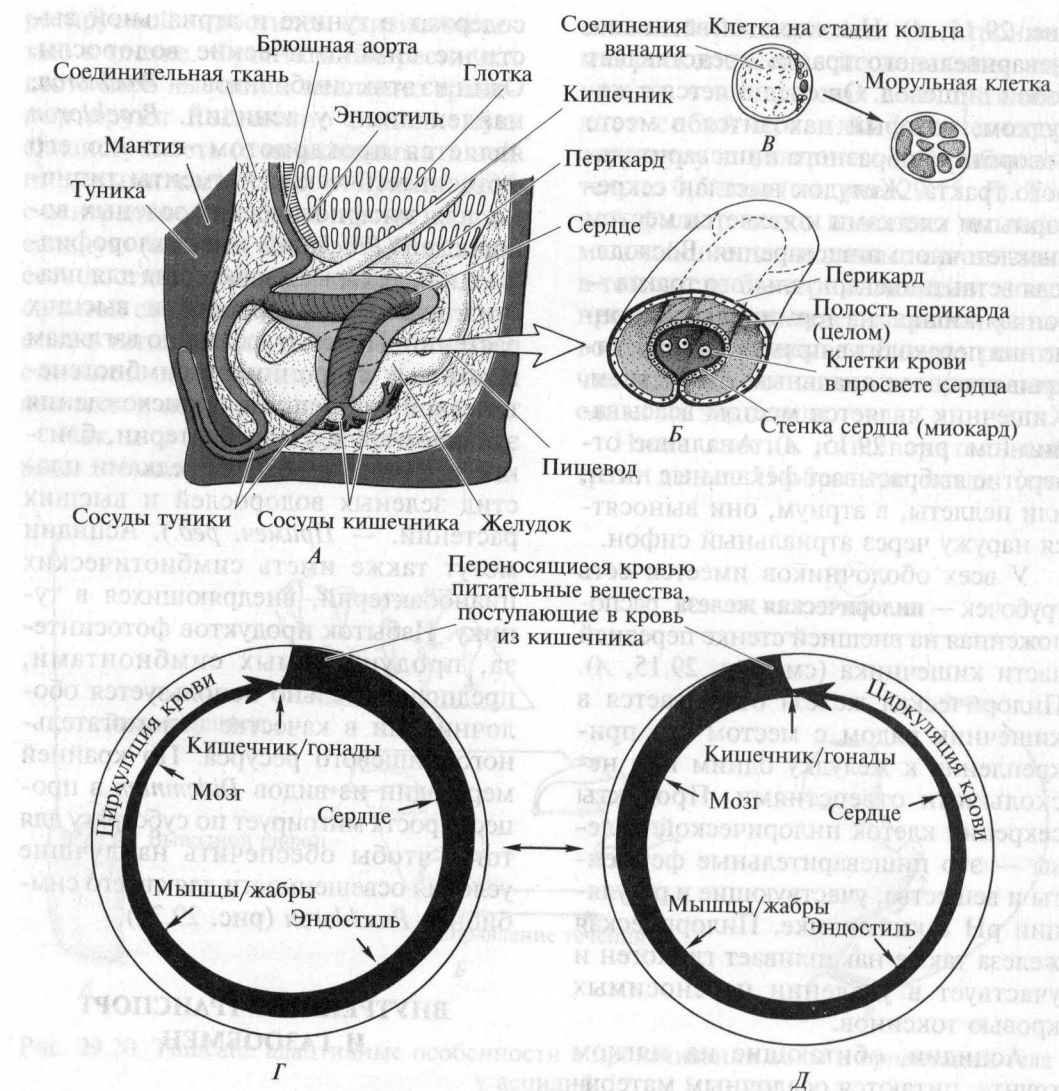


Рис. 29.21. Tunicata, кровеносная система асцидий:

А — сердце и главные сосуды *Ciona*; Б — разрез через стенку сердца; В — незрелые и зрелые ванадоциты (морульные клетки) *Ascidia*; Г и Д — схема последовательности омывания кровью органов при прямой (Г) и обратной (Д) циркуляции крови. Темные стрелки показывают уменьшение концентрации переносимых кровью веществ в ходе прямой и обратной циркуляции. Смена направления циркуляции крови обеспечивает усреднение концентрации кислорода и питательных веществ в органах и тканях (А — *неперисовано с изменениями из Berrill N.J. 1936. Studies in tunicate development. Part VI — The evolution and classification of ascidians. Phil Trans. Roy. Soc. Lond. B 226: 43—70; Б — неперисовано с изменениями из Oliphant L.W. and Cloney R.A. 1972. The ascidian myocardium: Sarcoplasmic reticulum and excitation-contraction coupling. Z. Zellforsch. 129: 395—412; В — неперисовано из an electron micrograph in Pirie B.J.S. and Bell M.V. 1984. The localization of inorganic elements, particularly vanadium and sulfur, in haemolymph from the ascidians *Ascidia mentula* (Muller) and *Ascidella aspersa* (Muller). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 74: 187—194; Г и Д — основано на a discussion of thaliacean circulatory system in Heron A.C. 1975. Advantages of heart reversal in pelagic tunicates. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 55: 959—963, and unpublished data of L. Corley)*

стенка цилиндра завернута внутрь и получается трубка в трубке (рис. 29.21, Б). Внешняя трубка ограничивает перикардальную полость, которая заполнена целомической жидкостью, а внутренняя трубка представляет собой заполненное кровью сердце. Стенка сердца (внутренняя трубка), образованная впяченной мышечной стенкой перикарда, может рассматриваться как миокард; стенка внешней трубки — собственно перикард. Сократимые филаменты миокарда организованы в две пересекающиеся спирали с углом 60°. Их сокращение вызывает «скручивающий» эффект: сокращения проходят от одного конца сердца до другого, толкая кровь вперед и предотвращая ее ток назад.

Кровеносные сосуды лишены эндотелия и представляют собой простые каналы в соединительной ткани. Несмотря на то что кровь обычно пигментирована (часто она бледно-зеленого цвета), ни один из обнаруженных в ней пигментов не является по природе дыхательным, и газы переносятся в растворенном виде в плазме крови. Обширная поверхность области глотки, большой объем прокачиваемой воды и низкая метаболическая активность — все это, вероятно, может являться причиной отсутствия дыхательного белка (имеется в виду, что поступление кислорода в плазму крови через такую большую дыхательную поверхность столь велико, что нет необходимости в специальных пигментах для переноса кислорода. — *Примеч. ред.*). Гемоциты имеют разнообразные функции, включая синтез туники, внутреннюю защиту (т.е. иммунитет. — *Примеч. ред.*) и даже защиту против хищников и конкурентов.

Не для всех асцидий в точности установлено, в каком направлении движется кровь, но это можно понять,

исходя из расположения крупных сосудов. Из сердца кровь попадает в большую брюшную аорту (сосуд эндостилия), которая лежит ниже эндостилия и глотки (рис. 29.21, А; см. рис. 29.15, Б, В). Брюшная аорта несет кровь к жаберным капиллярам глотки (см. рис. 29.15, В). Капилляры соединяются со среднедорсальным сосудом — спинной аортой, несущей кровь назад, к кишечнику и другим внутренностям (см. рис. 29.15, Б). От внутренних органов кровь в конечном итоге возвращается в сердце. У асцидий, обладающих системой циркуляции крови в тунике, таких, как *Ciona* и *Ascidia*, сосуды туники начинаются на обоих концах сердца (рис. 29.21, А).

Имеются доказательства (основанные главным образом на анатомии Thaliacea), что органы и ткани оболочников — кишечник, гонады, глотка и отделы нервной системы — расположены по движению крови скорее последовательно, чем параллельно. Такое необычное расположение может быть объяснено тем, что у асцидий происходит периодическое изменение направления движения потока крови (это явление известно еще лишь у некоторых членистоногих). **Обращение пульсации сердца** происходит каждые несколько минут, при этом биение сердца на короткое время прекращается и затем возобновляется в обратном направлении. Поскольку ткани тела, снабжаемые кровью, расположены последовательно, одна за другой, первые по порядку получают более высокие концентрации переносимых кровью питательных веществ и кислорода, в то время как расположенные последними получают эти вещества в низких концентрациях. Когда пульсация сердца и ток крови осуществляются в обратном направлении, ткани, ранее находившиеся в конце очереди,

теперь оказываются вначале, где они могут получать эти вещества в высоких концентрациях. Таким образом, периодическое обращение пульсации сердца может быть приспособлением, усредняющем доставку метаболитов к тканям (см. рис. 29.15, Б; 29.21, Г, Д).

Пульсация сердца миогенна (это означает, что периодические импульсы возникают в самих мышечных клетках сердца. — *Примеч. ред.*) и пейсмейкеры на двух концах сердца имеют альтернативное доминирование и иницируют противоположные направления пульсации. Утомление клеток-пейсмейкеров или падение давления крови могут создавать стимул для возбуждения обратной пульсации.

Кровь оболочников содержит несколько типов гемоцитов, которые могут быть сгруппированы в три категории: тотипотентные **лимфоциты** (гемобласты), которые образуются в соединительной ткани и дают все прочие типы клеток; **амебоциты**, в том числе макрофаги-фагоциты; и **вакуолизированные клетки**, в том числе так называемые морульные клетки и нефроциты (см. подразд. «Выделение»).

Морульные клетки накапливают тяжелые металлы во внутриклеточных скоплениях пузырьков (рис. 29.21, В). Виды семейства Pyuridae концентрируют железо, другие виды асцидий — ниобий или тантал, а виды семейств Ascidiidae и Perophoridae накапливают в своих желтовато-зеленых морульных клетках (называемых **ванадоцитами**) высокие концентрации ванадия. Содержимое ванадия в морской воде составляет приблизительно 5×10^{-8} М, в то время как в ванадоцитах она достигает 1 М (т.е. увеличивается в 100 млн раз). Единственным другим организмом, в котором концентрация ванадия превышает его общий низкий

уровень в окружающей среде, является мухомор *Amanita muscaria*.

Сам ванадий является сильным ингибитором многих ферментов, в том числе тех, которые отвечают за работу натрий-калиевого насоса, подвижность ресничек и мышечное сокращение. Это также мощный восстановитель. У асцидий ванадий присутствует в трехвалентных положительных ионах, которые стабильны лишь при рН ниже 2, а в клеточных пузырьках, содержащих ванадий, найдена концентрированная серная кислота. В типичном случае ванадоциты попадают в тунику из кровеносных сосудов. Там эти клетки (они называются пузырьковыми клетками) могут располагаться непосредственно под внешней поверхностью туники (см. рис. 29.18). В конечном итоге ванадоциты разрушаются в тунике, высвобождая свое содержимое. Если туника повреждается вследствие каких-либо внешних воздействий, ванадий и серная кислота выходят наружу.

Ванадий у оболочников, вероятно, выполняет по меньшей мере две функции. Восстановительные свойства ванадия (и железа) используются в полимеризации филаментов туницина и, следовательно, в синтезе туники. Предполагают, что токсичность ванадия и серной кислоты могут служить для отпугивания хищников и предотвращает обрастание туники асцидий другими организмами.

ЭКСКРЕЦИЯ

Оболочники, включая асцидий, — это единственные вторичноротые, не имеющие обычных нефридиев. По большей части они совсем лишены выделительных органов и полагаются на диффузию аммиака через глотку

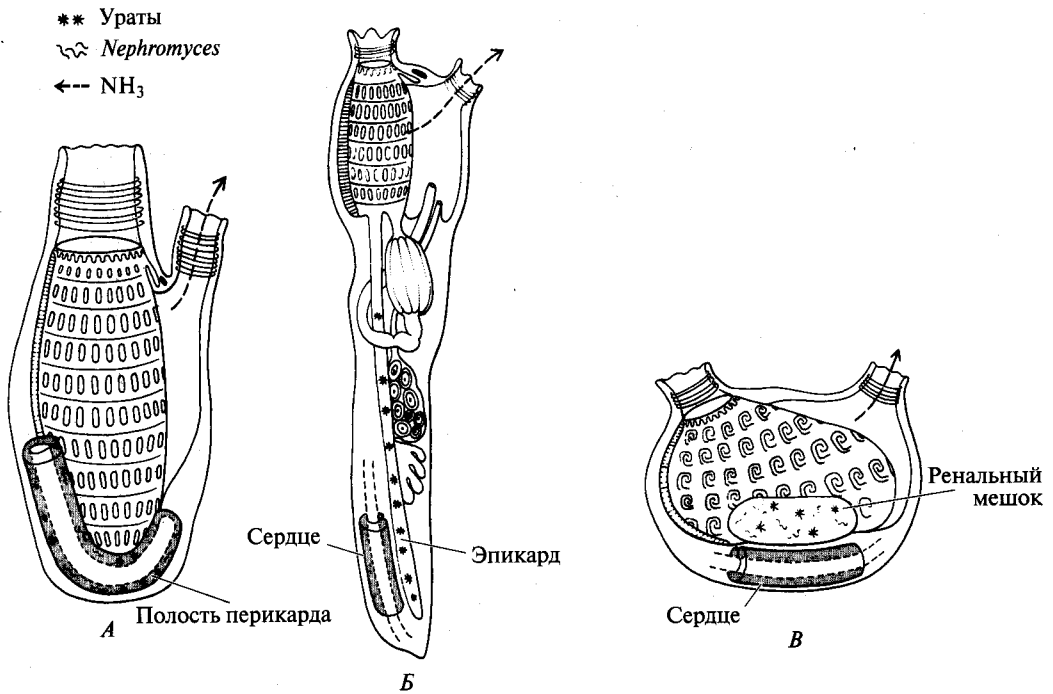


Рис. 29.22. Tunicata, накопление экскретов у асцидий:

А — у *Ascidia* кристаллические продукты выделения (ураты) накапливаются в полости перикарда благодаря деятельности симбиотического грибка *Nephromyces*; Б — у некоторых Aplousobranchia функцию накопления берут на себя один или два дивертикула глотки, называемые эпикардами, выстилка которых выделяет ураты в полость эпикарда. Полость эпикарда остается открытой в глотку у Aplousobranchia, но у представителя Stolidobranchia — *Molgula* (Б) и близких видов эпикард полностью отделяется от глотки во время развития и образует замкнутую почечную сумку. Почечная сумка содержит ураты и грибок *Nephromyces*, который участвует в разложении накопленных кристаллов уратов

и другие ткани, освобождаясь таким образом от избытков азота. Прочие побочные продукты обмена, такие, как мочевая кислота и оксалат кальция (ураты), накапливаются внутри тела и высвобождаются лишь со смертью животного. Этот феномен известен как **накопительное выделение**. Ураты могут накапливаться в особых клетках — **нефроцитах**, которые скапливаются в разных частях организма, в том числе в стенке тела, пищеварительной петле или гонадах. Ураты также могут выделяться эпителием во внеклеточные полости, такие, как перикардальная полость (как у *Ascidia*;

рис. 29.22, А) или две другие специализированные структуры.

Одной из этих структур является **эпикард**, который имеется у многих Aplousobranchia и некоторых Phlebobranchia (например, *Ciona*). Он состоит из одного (иногда двух) длинных слепо оканчивающихся глоточных дивертикулов, тянущихся назад и лежащих рядом с сердцем. Кристаллы уратов, секретируемые, по-видимому, стенками эпикарда, накапливаются в эпикарде, который открыт в полость глотки (рис. 29.22, Б).

У представителя Stolidobranchia — асцидии *Molgula* специализирован-

ный эпикард, называющийся **ренальным мешком**, расположен на передней (верхней) поверхности сердца (рис. 29.22, В). Это замкнутый орган бобовидной формы, не имеющий никаких отверстий наружу или внутрь. Ураты секретируются в сумку, где формируют хорошо заметную беловатую или желтоватую массу.

Одноклеточные грибки из рода *Nephromyces* обитают в ренальных мешках сумках Molgulidae и в перикарде *Ascidia*. Грибки *Nephromyces*, в свою очередь, содержат бактериальных симбионтов, функциональная роль их не определена, но предполагают, что в сотрудничестве с бактериями они обладают способностью разлагать накопленные ураты.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Взрослые асцидии лишены полой спинной нервной трубки и их ЦНС таким образом уклоняется от общего плана строения хордовых. Видоизмененными остатками нервной трубки являются церебральный ганглий («мозг») и орган, называемый нейральной железой.

Церебральный ганглий представляет собой полый цилиндрический или сферический ганглий, расположенный в соединительной ткани между двумя сифонами (рис. 29.23; см. рис. 29.15, А). Нервы, отходящие от переднего конца ганглия, иннервируют ротовой сифон и мускулатуру; те, что отходят от заднего конца, иннервируют большую часть тела — атриальный сифон, мускулатуру стенки тела, глотку (в которой они контролируют деятельность ресничек) и внутренние органы.

У некоторых, возможно, даже всех колониальных асцидий сосуды туники передают нервные импульсы и

отвечают за инициирование сокращения сосудов и координированное стягивание зооидов. Эти кровеносные сосуды выстланы эпидермисом (см. рис. 29.18), который не имеет в своем составе нейронов, но, несмотря на это, проводит импульсы по эпителиальным клеткам. Предполагают, что эпителиальная ткань оболочников в целом и в сердце, в частности, может генерировать ритмические электрические импульсы и обладать способностью к их проведению.

Под церебральным ганглием лежит полый слепой мешок, называемый **нейральной железой** (см. рис. 29.23; 29.15, А), которая, как и церебральный ганглий, происходит от зародышевой нервной трубки. Вопреки названию от нейральной железы не отходят нервы, да и наличие в ней железистых клеток находится под вопросом. **Ресничный проток** — также остаток нервной трубки — тянется от переднего конца нейральной железы и открывается в глотку. Это отверстие (видоизмененный нейропор) представляет собой крупную часто сложно изогнутую, покрытую ресничками воронку, которая называется **дорсальным бугорком**. Реснички протока создают входящий поток воды, который попадает в железу, проходит сквозь ее стенку и попадает в жаберные кровеносные сосуды. Реснички дорсального бугорка предотвращают попадание в проток крупных частиц, таких, как песчинки, в то время как фагоциты, выстилающие железу, удаляют бактерии и прочие частицы из воды. Дорсальный бугорок, ресничный проток и нейральная железа вместе восстанавливают и поддерживают объем жидкой крови и таким образом функционально сходны с мадрепоритом, каменистым каналом и тидеманновыми тельцами некоторых иглокожих. Предполагают, что ней-

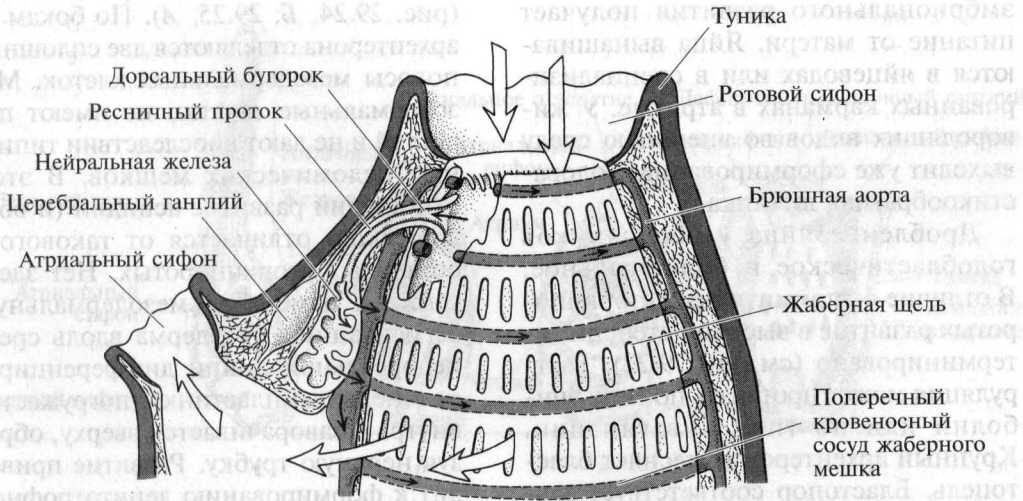


Рис. 29.23. Tunicata, нейральная железа асцидий и регуляция объема крови.

Нейральная железа и связанные с ней ресничный проток и дорсальный бугорок (ресничная воронка) нагнетают морскую воду в кровь и таким образом помогают регулировать объем жидкости в крови. Дорсальный бугорок предотвращает попадание внутрь крупных частиц, а железа путем фагоцитоза удаляет мелкие частицы (перерисовано с изменениями из Ruppert E.E. 1990. *Structure, ultrastructure and function of the neural gland complex of Ascidia interrupta (Chordata, Ascidiacea): Clarification of hypotheses regarding the evolution of the vertebrate anterior pituitary*. *Acta Zool.* 71: 135—149).

ральная железа, подобно ямке Хатчека у ланцетника, является эволюционным предшественником передней доли гипофиза позвоночных и есть сведения о гормонах в ткани этой железы, похожих на гипофизарные.

Органы чувств у взрослых асцидий отсутствуют, но чувствительные клетки обильны на внутренней и наружной поверхностях сифонов, ротовых щупальцах и в атриуме. Вероятно, они контролируют качество и скорость течения воды, проходящей через глотку.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

За немногими исключениями оболочники — гермафродиты, для них типично перекрестное оплодотворение, но у некоторых видов возможно самооплодотворение. Как одиночный

семенник, так и яичник (иногда объединенные в общую гонаду) располагаются в изгибе кишечника (см. рис. 29.15, А) или гонады (одна или много) находятся в соединительной ткани стенки тела. Раздельные яйцевод и семяпровод идут параллельно в направлении кишечника и открываются в атриум рядом с анальным отверстием.

Одиночные асцидии выметывают мелкие яйца с относительно небольшим количеством желтка. Яйца выходят из атриального сифона, их оплодотворение происходит в морской воде. Часто яйца окружены особыми мембранами, что способствует их плавучести. Большинство колониальных асцидий живородящие, их яйца богаты желтком. И у одиночных, и у колониальных видов развитие лецитотрофное. У некоторых живородящих видов, однако, зародыш в процессе

эмбрионального развития получает питание от матери. Яйца вынашиваются в яйцеводах или в специализированных карманах в атриуме. У живородящих видов во внешнюю среду выходит уже сформированная головастикиобразная личинка.

Дробление яйца у оболочников голобластическое и билатеральное. В отличие от примитивных вторичноротых развитие в высокой степени детерминировано (см. рис. 9.22). Гастрюляция может протекать по типу эпиболлии или по типу инвагинации. Крупный архантерон вытесняет blastocoel. Бластопор соответствует заднему концу зародыша и закрывается, когда зародыш удлиняется вдоль переднезадней оси. На дорсальной стороне архантерон дает начало нотохорду

(рис. 29.24, Б; 29.25, А). По бокам от архантерона отделяются две сплошные полосы мезодермальных клеток. Мезодермальные зачатки не имеют полостей и не дают впоследствии типичных целомических мешков. В этом отношении развитие асцидий (и оболочников) отличается от такового у остальных вторичноротых. Нет здесь также и намека на мезодермальную сегментацию. Эктодерма вдоль среднедорсальной линии дифференцирует в нервную пластинку, погружается внутрь и заворачивается вверх, образуя нервную трубку. Развитие приводит к формированию лецитотрофной головастикиобразной личинки, описанной далее (рис. 29.24; 29.25). Так как личинка лецитотрофна, ее личиночная жизнь коротка, обычно не более 36 ч,

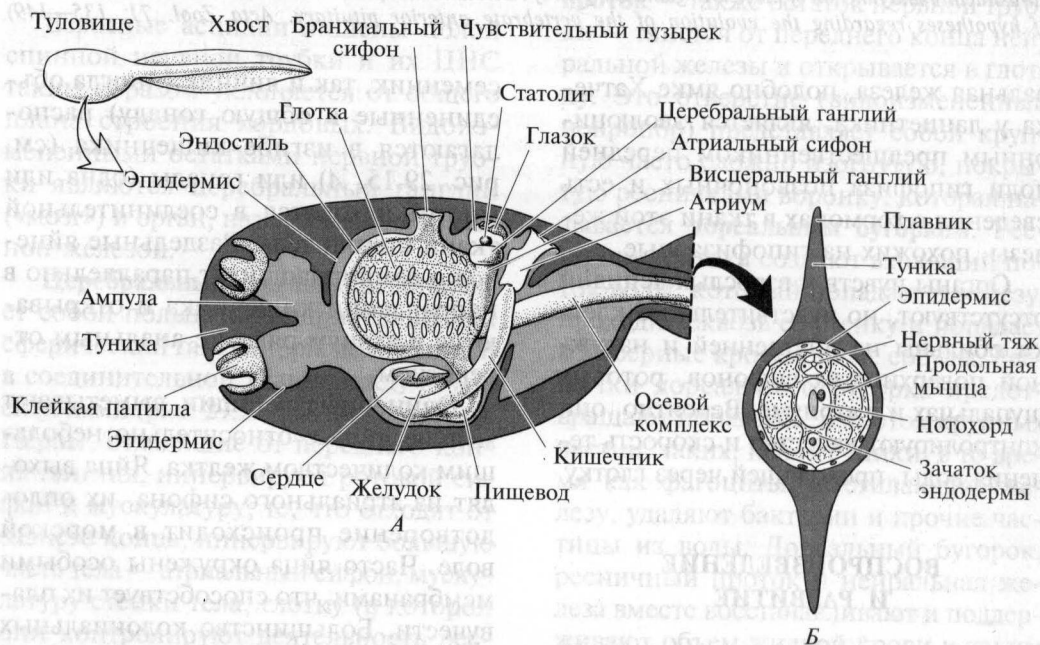


Рис. 29.24. Tunicata, строение головастикиобразной личинки асцидий:

А — вид слева на туловище, показаны ювенильные зачатки, «осевой комплекс» — нервный таз и нотохорд; Б — поперечный срез хвоста. Эндодерма представлена полоской клеток, которая, возможно, гомологична некогда существовавшему здесь кишечнику (А — перерисовано с изменениями из a laboratory handout of Richard A. Cloney)

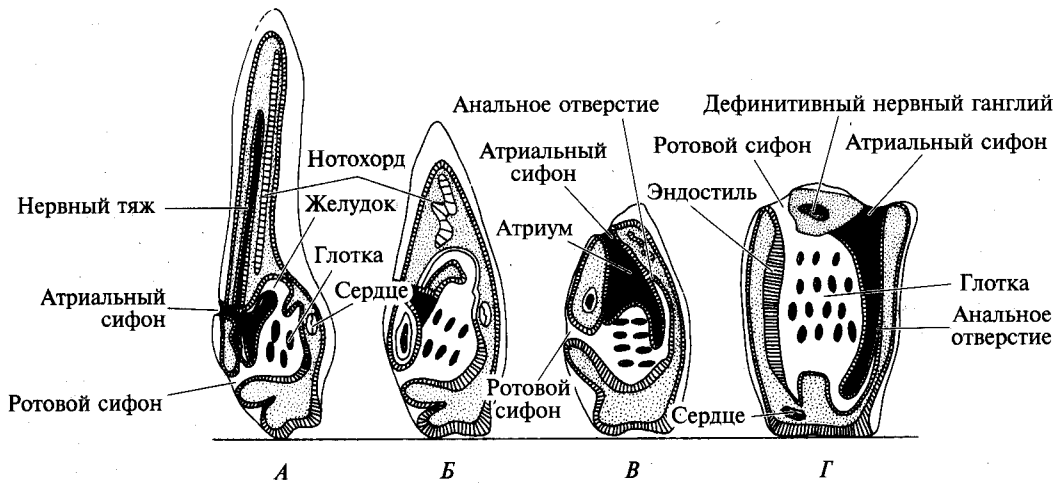


Рис. 29.25. Tunicata, метаморфоз личинки асцидий:

А — вид сбоку на головастикообразную личинку асцидии, только что прикрепившуюся к субстрату передним концом; Б и В — метаморфоз; Г — молодой оозоид сразу после метаморфоза (*перерисовано с изменениями из Seeliger*)

а порой короче нескольких минут. За этот период времени личинка должна отыскать субстрат, подходящий для прикрепления и метаморфоза.

ГОЛОВАСТИКОВАЯ ЛИЧИНКА И МЕТАМОРФОЗ

В отличие от взрослого организма личинка асцидий демонстрирует все характерные черты хордовых, отличающаяся от предка хордовых тем, что не питается. Из-за этого личиночный кишечник и связанные с ним структуры не функционируют и не дифференцированы, либо, наоборот, преждевременно дифференцированы с образованием структур, которые будут функционировать лишь после метаморфоза. Таким образом, строение головастика асцидий имеет два набора признаков: оно отражает организацию предка хордовых и в то же время демонстрирует ювенильные зачатки органов, уникальных для асцидий.

Тело головастика делится на туловище, содержащее внутренние органы, и двигательный хвост (рис. 29.24). Эти отделы, однако, могут не совпадать с одноименными отделами тела головохордовых и позвоночных. Туловище несет мозговой пузырек и внутренние органы и является зачатком ювенильной асцидии. Двигательный хвост, исчезающий в процессе метаморфоза, содержит плавательную мускулатуру, нотохорд, спинную нервную трубку и эндодермальный зачаток (см. рис. 29.24). Нотохорд представляет собой полую трубку, внутри которой имеется наполненная жидкостью внеклеточная полость. Хвост несет протяженные спинной и хвостовой плавники, образующиеся как складки личиночной туники. Любопытно, что хвост у некоторых колониальных асцидий во время развития повернут на 90° влево, так что плавник хвоста занимает скорее горизонтальное, чем вертикальное положение (как у аппендикулярий, о чем говорится далее). Личиноч-

ный мозговой пузырек, который позднее дает начало церебральному ганглию взрослого, содержит глазок истатоцист внутри расширенного переднего конца нервной трубки. Сифоны, глотка и пищеварительная система напоминают таковые у молодой особи после метаморфоза, но они не функционируют у личинки. Ни ротовой, ни атриальный сифоны не открываются наружу, поскольку они покрыты личиночной кутикулой (см. рис. 29.24, А). Зачатки эндодермы в хвосте представлены сплошной полосой эндодермальных клеток, расположенных там, где находился бы личиночный кишечник, если бы он имелся у головастикообразной личинки (см. рис. 29.24).

По завершении свободноплавающей стадии личинка оседает на дно и прикрепляется тремя находящимися спереди **клеякими сосочками** (см. рис. 29.24, А). Затем следует радикальный метаморфоз, во время которого нотохорд теряет упругость, хвост втягивается и абсорбируется (рис. 29.25). Втягивание хвоста сопровождается дегенерацией нотохорда, спинного полого нервного тяжа, плавательной мускулатуры и эндодермального зачатка. В результате быстрого роста участка тела между клейкими сосочками и ротовым сифоном туловище поворачивается на 90°. Это направляет сифоны вверх, по направлению от субстрата. Атриум расширяется, окружая анальное отверстие и глотку. Число жаберных щелей быстро увеличивается. Личиночная кутикула сбрасывается, сифоны открываются, и молодая особь начинает питаться.

ПОЧКОВАНИЕ

Модульный рост колониальных асцидий осуществляется путем почкования, но область образования почек

сильно различается в зависимости от таксона. Зооид, развивающийся из головастика, называется **оозооидом**, а последующие почки известны как **бластозооиды**. Оозоид редко, если вообще когда-либо, достигает половой зрелости; половое размножение характерно для бластозооидов.

Столонные виды, как *Perophora*, отпочковывают бластозооиды от столона. У представителей других таксонов почки могут появляться из абдомена, постабдомена или даже ранее, на личиночной стадии, как у видов *Diplosoma* (= два тела), у которых туловище личинки содержит два зооида будущей колонии.

РАЗНООБРАЗИЕ ASCIDIACEA

Разнообразие асцидий проявляется в наличии одиночных и колониальных видов и в различии способов модульного роста. Однако это разнообразие имеет небольшое значение в систематике, так как колониальность, по-видимому, возникала в эволюции асцидий несколько раз независимо. Все признаки, используемые для таксономии, относятся к внутренней анатомии. Наиболее важными являются расположение гонад и строение глотки, равно как и признаки личинки. Различия в строении глотки заключаются в числе и форме жаберных щелей и степени складчатости глотки и расположении сосудов в глоточной стенке (рис. 29.26). Эти признаки коррелируют с размерами тела.

Enterogona⁰: Гонады располагаются внутри или около изгиба кишечника; нервная железа находится под церебральным ганглием.

Aplousobranchia^{so} (= простые жабры):

Колониальные виды (так называе-

мые «сложные асцидии»). Имеется эпикард и иногда постабдомен. Зооиды *Clavelina* не являются сложными, но они соединены друг с другом основаниями. Зооиды мелкие (кроме *Clavelina*). Выстилка глотки более или менее плоская, но поперечные кровеносные сосуды выступают и помогают поддерживать слизистую сеть (рис. 29.26, А). Немногочисленные жаберные щели обычно овальные, выстроены поперечными рядами. Хвост головастика горизонтальный, повернут на 90°. Ювенильные зачатки у головастика хорошо дифференцированы. Другие виды: *Aplidium* (см. рис. 29.12, А; *A. stellatum*), *Didemnum*, *Diplosoma*, *Distaplia* (*D. bermudensis*), *Eudistoma* (см. рис. 29.13) (*E. hepaticum*).

Phlebobranchia^{SO} (= венозные жабры):

Колониальные или одиночные,

эпикард имеется или отсутствует, постабдомена нет. Выстилка глотки флебобранхиевых плоская или же волнистая. Многочисленные папиллы на поперечных сосудах глотки поддерживают слизистую питательную сеть и направляют через нее поток воды. У представителей некоторых таксонов папиллы сливаются в продольные ряды, образуя продольные кровеносные сосуды, которые выпячивают стенку глотки, подобно варикозным венам (рис. 29.26, Б). Число жаберных щелей колеблется от нескольких до сотен. Хвост головастика вертикальный, за исключением *Perophoridae*, которые имеют горизонтальный хвост, повернутый на 90°. К одиночным формам относятся *Ascidia* (см. рис. 29.21, Г), хорошо известная *Ciona intestinalis* из европейских и холодных севе-

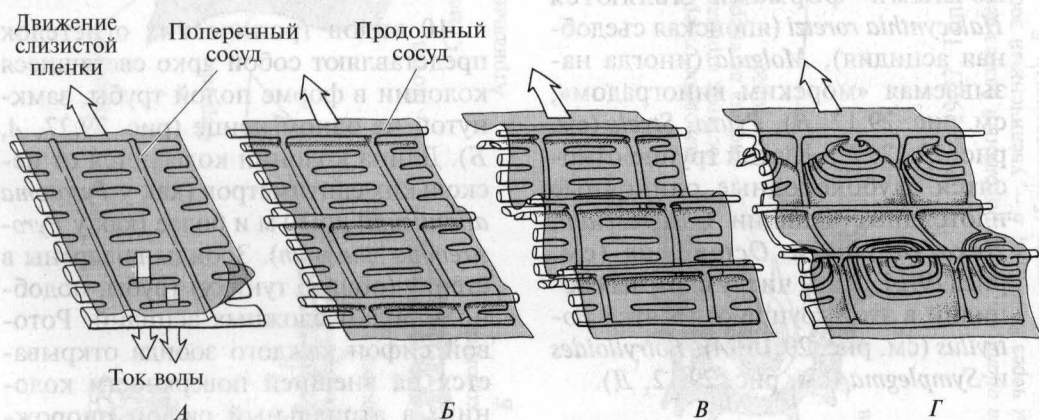


Рис. 29.26. Tunicata, строение стенки глотки у представителей оболочников в зависимости от размеров тела и систематического положения. Глотка асцидий проявляет тенденцию к увеличению площади глоточной выстилки, просвета жаберных щелей и обилия кровеносных сосудов:

А — плоская выстилка глотки у Aplousobranchia, таких, как *Aplidium* и *Eudistoma*, имеет только поперечные сосуды; Б — некоторые Phlebobranchia, например *Ciona*, имеют как поперечные, так и продольные сосуды. Новые продольные сосуды не только способствуют обеспечению глотки кровью, но также поддерживают и переносят слизистую сеть; В и Г — у Stolidobranchia имеются поперечные и продольные сосуды, а выстилка глотки складчатая, что увеличивает площадь ее поверхности; Г — у Molgulidae жаберные щели имеют вид спирали (перерисовано с изменениями из Kott P. 1989. Form and function in the Ascidacea. Bull Mar. Sci. 45: 253—276)

роамериканских вод, тропическая *Phallusia*. Колониальные формы включают *Diazona*, *Ecteinascidia*, *Perophora* (см. рис. 29.12, B; *P. viridis*).

Pleurogona⁰: Гонада или гонады расположены на внутренней поверхности стенки тела. Эпикарда нет, за исключением специализированного ренального мешка у *Molgulidae* (см. рис. 29.22, B).

Stolidobranchia^{so} (= одетые жабры): Одиночные или колониальные. Глоточная выстилка сильно складчатая, одновременно с поперечными и продольными сосудами (рис. 29.26, B, Г). Число жаберных щелей изменяется с размерами тела. *Molgulidae* имеют ренальные мешки и многочисленные спиральные жаберные щели (рис. 29.26, Г). Головастики имеют вертикальный хвост и недифференцированные ювенильные зачатки. Обычными одиночными формами являются *Halocynthia roretzi* (японская съедобная асцидия), *Molgula* (иногда называемая «морским виноградом», см. рис. 29.12, B), *Pyura*, *Styela* (см. рис. 29.12, E). К этой группе относятся глубоководные одиночные плотоядные асцидии *Gasterascidia*, *Hexacrobylus* и *Octonemus* (см. рис. 29.14, Б). К числу сложных асцидий в этой группе относятся *Botryllus* (см. рис. 29.16, A), *Botrylloides* и *Symplegma* (см. рис. 29.12, Д).

THALIACEA^c

Два таксона оболочников Thaliacea и Appendicularia адаптированы к планктонному образу жизни. Зооиды Thaliacea, к которым относятся светящиеся пирсомы, бочонковидные долиолиды и цепочкообразные сальпы, отличаются от большинства асцидий

тем, что ротовой и атриальный сифоны у них находятся на противоположных концах тела. Течение воды, таким образом, используется не только для питания и газообмена, но у большинства видов также и для реактивного движения. Как многие другие планктонные животные, Thaliacea прозрачны. И туника (которая может быть тонкой или толстой), и соединительная ткань у них студенистые, что облегчает плавание. Как и асцидии, Thaliacea питаются путем фильтрации, с помощью слизистой сети, извлекая из морской воды мелкую взвесь. Они широко распространены, но большинство видов населяет теплые воды. Приблизительно 75 видов Thaliacea распределены между тремя таксонами — Pyrosomida, Doliolida и Salpida.

PIROSOMIDA^o (= ОГНЕТЕЛКИ)

10 видов тропических огнетелок представляют собой ярко светящиеся колонии в форме полый трубы, замкнутой на одном конце (рис. 29.27, A, Б). Длина колонии колеблется от нескольких сантиметров (как у *Pyrosoma atlanticum*) до 20 м и более (как у *Pyrostremma spinosum*). Зооиды внедрены в стенку (общую тунику) трубы, подобно зооидам сложных асцидий. Ротовой сифон каждого зооида открывается на внешней поверхности колонии, а атриальный сифон опорожняется в общую внутреннюю клоаку (рис. 29.27, В). Удаление воды из клоаки происходит толчками и обеспечивает движение колонии в воде (рис. 29.27, Б). Диаметр клоаки у *P. spinosum* может достигать 2 м, он так велик, что аквалангист может свободно заплывать внутрь колонии. Реснички глотки обеспечивают токи воды, необходимые для питания и движения.

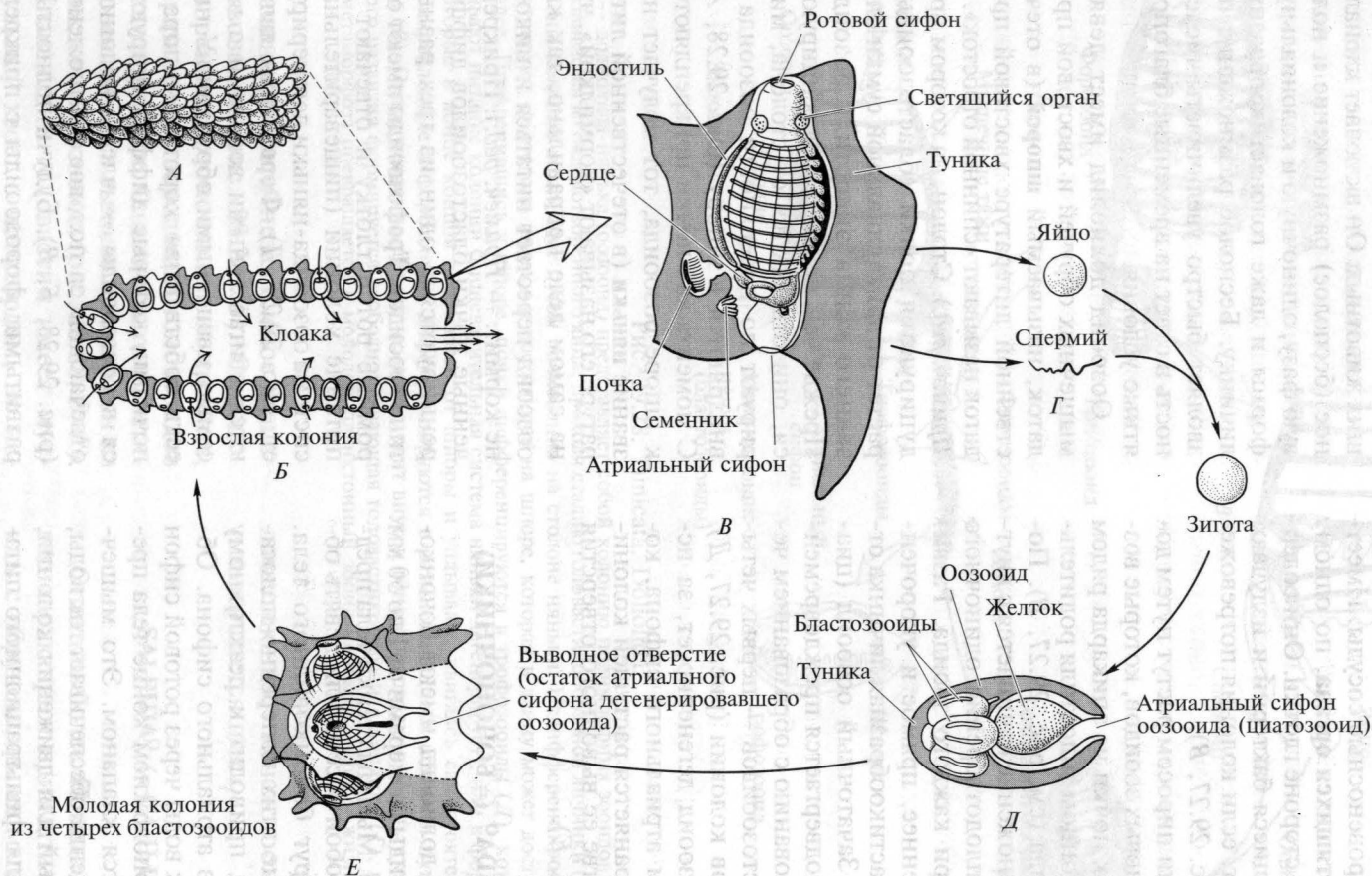


Рис. 29.27. Tunicata, Pyrosomida:

А — взрослая колония *Pyrosoma atlanticum*; Б — продольный разрез через колонию, изображены зоиды, общая клоака и выходное отверстие. Стрелки показывают путь воды через колонию; В — увеличенный зоид колонии; Г — слияние гамет; Д — лецитотрофный оозоид (циатозоид) и его четыре почки (бластозоиды); Е — молодая колония, состоящая из четырех зоидов

Глотка имеет несколько жаберных щелей и как поперечные, так и продольные кровеносные сосуды. Имеется два **светящихся органа**, по одному на каждой стороне глотки. Они содержат светящиеся бактерии и излучают яркий свет, если колония потревожена (см. рис. 29.27, В).

Колонии пирсом растут путем добавления новых зооидов, которые возникают как почки из эпикарда рядом с задним концом эндостия родительского зооида (см. рис. 29.27, В). Половое размножение начинается с внутреннего оплодотворения одиночного яйца внутри каждого зооида. Развитие внутреннее, прямое и укороченное. Головастикиобразная личинка отсутствует. Зачаточный оозоид (циатозоид) подвергается преждевременному почкованию с образованием четырех бластозооидов — первых четырех зооидов колонии (рис. 29.27, Д). Вскоре оозоид дегенерирует, за исключением атриального сифона, который сохраняется растущей колонией в качестве ее выводного отверстия (рис. 29.27, Е).

DOLIOLIDA° (= БОЧОНОЧНИКИ)

23 вида долиолид имеют бочонковидные зооиды размерами от 1 до 50 мм (рис. 29.28). Мышцы стенки тела представляют собой восемь или девять оброчей вокруг бочонковидного тела. Сокращение этих поперечно-полосатых мышц приводит к реактивному выбросу из атриального сифона. Обратный ток воды через ротовой сифон на противоположном конце тела предотвращается клапаном. Это мышечное сокращение обеспечивает ток воды, необходимый для движения колонии, ток воды для фильтрационного питания создается, как у асцидий и пирсом, ресничками жаберных щелей.

Жизненный цикл долиолид наиболее сложен среди всех свободноживущих животных. Он включает клональное (бесполое) размножение и половую фазу, одиночную и колониальную формы и даже головастикиобразную личинку. Бесполое размножение позволяет быстро увеличивать численность в ответ на временные благоприятные условия.

Оозоид долиолид имеет девять мышечных оброчей и хвостовой придаток, называемый **шпорой** (в отечественной литературе хвостовой придаток называют «спинной отросток». — *Примеч. ред.*). Столон, на котором продуцируются почки (бластозооиды), растет от эпикардальной сумки близ заднего конца эндостия оозоида. Прежде чем почки дифференцируются, они отделяются от столона, мигрируют по поверхности оозоида и внедряются в шпору (рис. 29.28, А). С момента как почки прикрепляются к шпоре оозоида, тот получает название **няньки** (в отечественной литературе его называют «кормилкой», что на самом деле неправильно, так как оозоид перестает питаться и никого не кормит. — *Примеч. ред.*). Прикрепленные почки бластозооидов дифференцируются в один из трех разных типов зооидов. **Трофозооиды** имеют огромные рот и глотку и отвечают за питание колонии (пищеварительная система оозоида-няньки дегенерирует; рис. 29.28, Д). **Форозооиды** являются двигательными зооидами с восемью мышечными оброчами. У них есть собственная короткая шпора с почками, которые дифференцируются в **гонозооиды** — члены колонии, отвечающие за половое размножение (рис. 29.28, Б, В). Будучи полностью развитыми, форозооиды с прикрепленными к ним гонозооидами отделяются от шпоры оозоида-няньки и

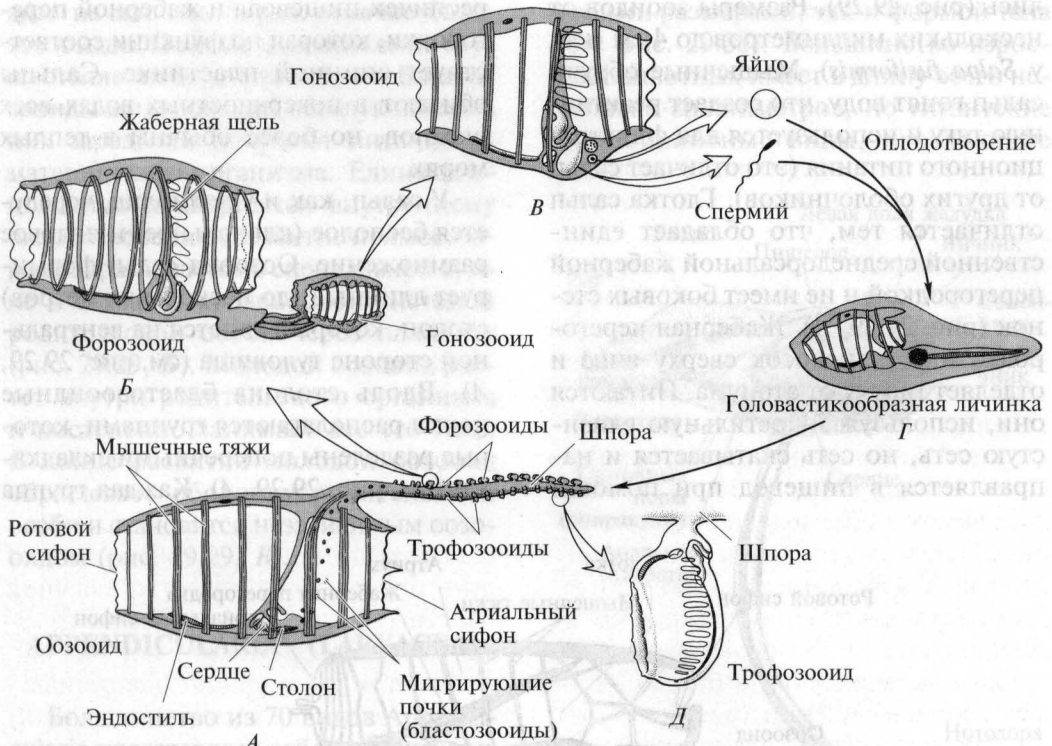


Рис. 29.28. Tunicata, Doliolida:

А — долиолида-нянька (оозоид) представляет собой колонию полиморфных зооидов. Сама нянька развивается из оплодотворенного яйца, проходя стадию головастикообразной личинки (Г), остальные члены колонии возникают путем почкования на столоне няньки. Недифференцированные почки мигрируют со столона няньки и поселяются на шпоре, которая в длину может достигать 50 см и более. Прикрепившись к шпоре, почки дифференцируются в трофозоиды (Д), которые обеспечивают питание колонии (пищеварительная система няньки дегенерирует), или в форозоиды (Б), которые в конце концов отделяются от шпоры и уплывают, двигаясь самостоятельно. Почки, прикрепленные к форозоиду, дифференцируются в размножающиеся половым путем гонозоиды (В). Оплодотворение, вероятно, происходит внутри гонозоидов, но в результате эмбрионального развития формируется свободноплавающая головастикообразная личинка (Г), которая после метаморфоза превращается в молодой планктонный зооид-няньку, завершая жизненный цикл.

начинают вести независимое существование (рис. 29.28, Б). Оплодотворение у бочоночников внутреннее, а развитие живородящих гонозоидов лецитотрофное. Одиночная головастиковая личинка выходит в планктон из каждого гонозоида (рис. 29.28, В, Г). Плавающий головастик имеет мускульный хвост с нотохордом, но нервной трубки нет, и мышечные сокращения миоэпигенны. Метаморфоз го-

ловастика дает начало оозоиду, чем и завершается цикл.

SALPIDA⁰ (= САЛПЫ)

Описано более 40 вида салпы. Для них характерны призматические зооиды с обручевидными мышцами, как у бочоночников, но некоторые смежные мышечные обручи частично сли-

лись (рис. 29.29). Размеры зооидов от нескольких миллиметров до 4 см (как у *Salpa fusiformis*). Мышечные обручи салпы гонят воду, что создает реактивную тягу и используется для фильтрационного питания (это отличает салпу от других оболочников). Глотка салпы отличается тем, что обладает единственной среднедорсальной жаберной перегородкой и не имеет боковых стенок (рис. 29.29, А). Жаберная перегородка идет наискосок сверху вниз и отделяет глотку от атриума. Питаются они, используя эндостильную слизистую сеть, но сеть скатывается и направляется в пищевод при помощи

ресничек пищевода и жаберной перегородки, которая по функции соответствует спинной пластинке. Сальпы обитают в поверхностных водах всех океанов, но более обычны в теплых морях.

У салпы, как и у долиолид, чередуются бесполое (клональное) и половое размножение. Оозоид салпы формирует длинный (до нескольких метров) столон, который тянется на вентральной стороне туловища (см. рис. 29.29, А). Вдоль столона blastozooidные почки располагаются группами, которые разделены поперечными складками (см. рис. 29.29, А). Каждая группа

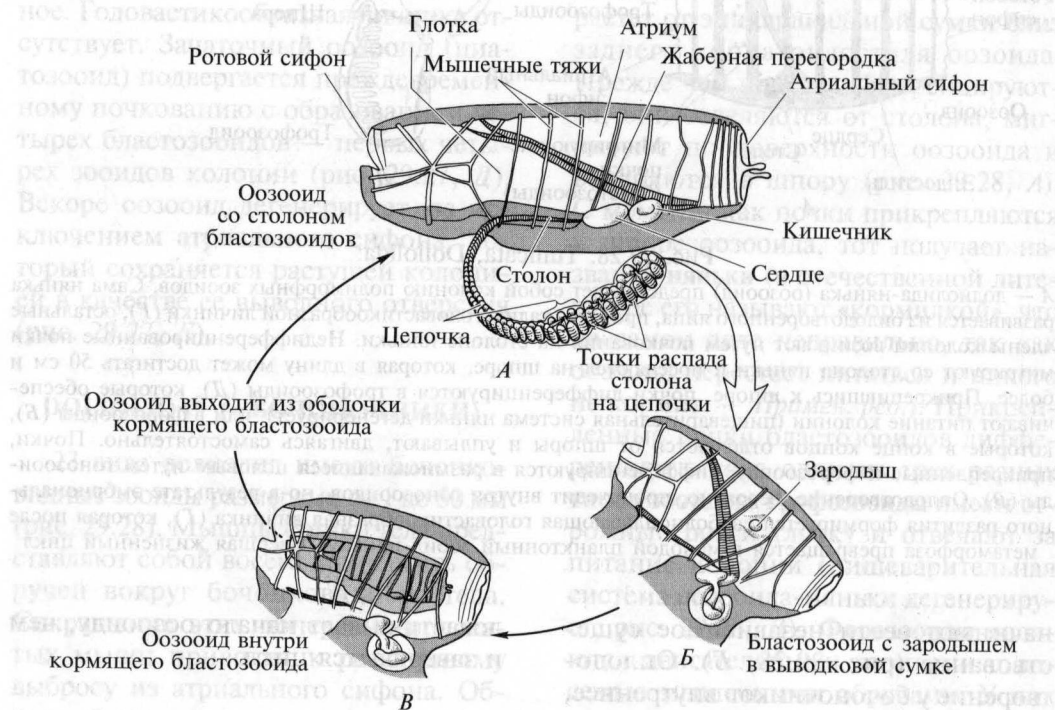


Рис. 29.29. Tunicata, Salpida. Организация и жизненный цикл салпы:

А — оозоид *Cyclosalpa* тянет за собой столон с дифференцирующимися почками и blastozoоидами. Столон распадается в заранее определенных точках, в результате чего образуются цепочки особей (blastozoоидов), которые уплывают от оозооида. Каждый blastozoоид (Б) несет единственное яйцо, оно подвергается внутреннему оплодотворению, эмбрион развивается в особой выводковой сумке, получая питание через плаценту из циркуляторной системы blastozoоида. Растущий зародыш в конце концов занимает весь объем тела кормящего blastozoоида (В), а затем выходит на свободу как молодой оозоид, замыкая таким образом жизненный цикл.

дает начало отдельной **цепочке** бластозооидов. Половое размножение осуществляется бластозооидами. Бластозооиды живородящи, образующиеся в них зародыши получают питание от материнского организма. Единственное яйцо подвергается внутреннему оплодотворению, развитие прямое, зародыш развивается в специальной сумке и связан с кровеносной системой родительской особи через плаценту (рис. 29.29, Б). Молодой оозооид растет внутри родительского организма и постепенно занимает все его тело. В конце развития молодой оозооид сбрасывает оболочку родительской особи и становится независимым оозооидом (рис. 29.29, В).

APPENDICULARIA^C (LARVACEA)

Большинство из 70 видов Appendicularia представляет собой крошечных головастикообразных организмов — фильтраторов, весьма обильных в планктоне поверхностных и более глубоких вод океанов мира. В благоприятных условиях их плотность может достигать гигантских величин: в прибрежных водах Британской Колумбии была зарегистрирована плотность *Oikopleura dioica* в 25620 особей на кубический метр. Название Appendicularia отражает такой признак, как наличие хвоста (от лат. appendix — придаток. — *Примеч. ред.*), который сохраняется в течение всей жизни животного. Другое название — Larvacea — указывает на их сходство с головастикообразной личинкой асцидий (рис. 29.30). Аппендикулярии — единственные оболочники, сохраняющие во взрослом состоянии все отличительные черты хордовых.

По внешнему виду аппендикулярии напоминают личинку асцидий, как

своими размерами, так и формой тела (см. рис. 29.30). Большинство взрослых животных имеет в длину всего несколько миллиметров, но гигантские космополитные виды, населяющие

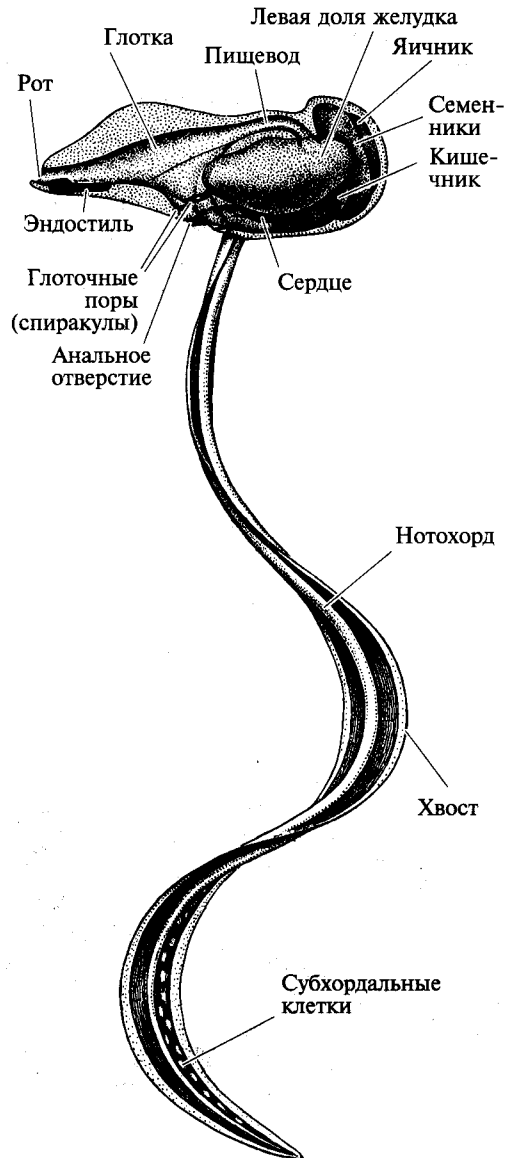


Рис. 29.30. Tunicata, анатомия аппендикулярий. *Oikopleura albicans*, вид сбоку (из Alldredge A. 1976. Appendicularians. Sci. Am. 235: 95—102)

толщю вод Мирового океана, — *Bathochordaeus charon* и *B. stygius* — достигают в длину от 80 до 90 мм. Хвост имеет спинной и брюшной плавники, но поскольку вся структура повернута на 90° влево, плавники занимают горизонтальное положение, а хвост волнообразно движется в вертикальной плоскости, как у личинок некоторых асцидий. Основание хвоста сдвинуто в вентральном направлении под туловище. Часто, как у *Oikopleura*, хвост загнут вперед и выступает перед ртом. Плавники представляют собой складки эпидермиса, а не выросты туники, как у головастиков асцидий. Аппендикулярии лишены целлюлозной туники. Рот находится на переднем конце тела, вентральное анальное отверстие открывается непосредственно во внешнюю среду. Глотка несет всего две круглые жаберные щели (по одной на каждой стороне), открывающиеся прямо наружу. Сифоны и атриум отсутствуют.

Все аппендикулярии секретируют временный слизистый «домик», кото-

рый они надувают, наполняя его водой при помощи хвоста (рис. 29.31). Сделав это, животное либо прикрепляется к домику ртом, либо забирается внутрь. *Fritillaria* прикрепляется к домику снаружи, а виды *Oikopleura*, чьи круглые или овальные домики имеют размеры горошины или грецкого ореха, живут внутри них. Гигантский *Bathochordaeus* строит домики, которые могут достигать 2 м в диаметре.

Домик выполняет функцию фильтра в питании аппендикулярий. Прокачивая с помощью хвоста воду через домик, животное может профильтровать значительно больше воды и уловить больше пищи, чем смогло бы сделать посредством одной крошечной глотки (см. рис. 29.31). Домик необходим для сбора пищи, которая используется для покрытия энергетических потребностей животного. Питание при помощи одной только глотки можно сравнить с питьем воды через узенькую трубочку с целью утолить жажду. Концентрация пищи в домике

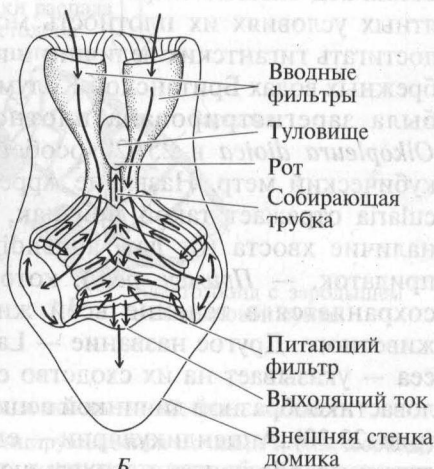


Рис. 29.31. Tunicata: домик аппендикулярий:

А — *Megalocercus* в своем домике; Б — схема домика *Megalocercus*. Длинные стрелки обозначают путь воды; короткие стрелки показывают путь фильтруемых частиц. Контур тела животного изображен в виде небольшого овала (Б — из Alldredge A. 1976. Appendicularians. Sci. Am. 235: 95 — 102)

аппендикулярий может быть в 900 раз больше, чем в окружающей морской воде. Таким образом, поглощая пищу из домика, аппендикулярии питаются высококонцентрированным бульоном.

Механизм постройки и функционирования домика аппендикулярий лучше всего известны для видов *Oikopleura*. Домик содержит два вводных отверстия для воды и непарное выводное отверстие (рис. 29.31, Б). Прикрепившись к домику ртом изнутри, животное волнообразными движениями хвоста создает поток воды, проходящий через домик. Два вводных отверстия покрыты слизистым экраном, который задерживает все, кроме мельчайшего планктона (от 0,1 до 8,0 мкм, в зависимости от вида аппендикулярий). Проходя через домик, вода процеживается второй раз, через два очень мелких фильтра, объединяющихся в пищевосборную трубку, к которой прикреплен рот животного. Затем концентрированный планктон переносится в рот непрерывным потоком в результате деятельности ресничных жаберных щелей. Пища, поступающая в глотку, улавливается секретлируемой эндостилем слизистой сетью. Эта слизистая сеть вместе с пищей объединяются в пищевой жгут и транспортируются в пищевод парой окологлоточных ресничных полосок. Питаются аппендикулярии главным образом мелким фитопланктоном и даже коллоидными органическими частицами, недоступными для многих других планктонных фильтраторов.

Домик периодически сбрасывается, например у *Oikopleurula dioica*, не чаще чем каждые 4 ч и удаляется. Постройка домика протекает в несколько стадий. Во-первых, домик секретруется специализированным эпидермисом — **ойкопластным эпителием**, состоящим из секреторных клеток разной приро-

ды. Замечательно, что характерный мозаичный рисунок этих эпителиальных клеток соотносится с расположением структур домика, как если бы эпителий был выкройкой, по которой делался домик. Как только старый домик покинут, зачаток нового домика увеличивается и накрывает оральный конец туловища, словно намордник. Затем аппендикулярия еще немного увеличивает свой домик, взад и вперед покачивая туловищем. Это позволяет хвосту проскользнуть внутрь домика, который надувается водой за счет биения хвоста. Чтобы надуть домик окончательно, требуется около 1 мин. Одно животное за день может изготовить от 4 до 16 домиков, в зависимости от температуры и доступности пищи, а в течение жизни одна особь способна секретировать до 46 домиков. Сброшенные домики представляют собой один из основных компонентов так называемого «морского снега» (это название появилось в отчетах наблюдателей глубоководных обитаемых аппаратов — батисфер и батискафов, которые через иллюминаторы видели в свете прожекторов белые хлопья органического материала, медленно падающие в глубину из верхних слоев воды. — *Примеч. ред.*). «Морской снег» является субстратом для микроорганизмов и участвует в круговороте питательных веществ в море. Постройка домиков прекращается во время размножения аппендикулярий.

Larvacea свойственно только половое воспроизведение. Все виды являются протандрическими гермафродитами (т. е. сначала функционируют как самцы, а позднее — как самки. — *Примеч. ред.*), за исключением раздельнополого вида *O. dioica*. Развитие у аппендикулярий прямое и протекает очень быстро. При 22 °C требуется все-

го 7 ч, чтобы у *O. dioica* из зиготы развилась самостоятельно питающаяся молодая особь. Вылупившиеся из яйца особи покрыты простой кутикулой и имеют задний хвост. Позже хвост переходит в вентральное положение, характерное для взрослых форм. Тело вылупившейся особи состоит из небольшого фиксированного числа клеток (эутелия). Рост происходит скорее путем увеличения клеток, чем за счет клеточного деления.

ФИЛОГЕНИЯ CHORDATA

Нельзя не удивляться эволюционной пластичности общего плана строения хордовых. Оставляя в стороне

позвоночных, одни только беспозвоночные хордовые представлены и губкоподобными асцидиями, и пелагическими Thaliacea, которые движутся реактивным способом, и роющими норки ланцетниками, и элегантными и трудолюбивыми аппендикуляриями, строящими свои слизистые домики. Реализуя такой широкий спектр функциональных решений, беспозвоночные хордовые видоизменили многие черты общих предков хордовых или утратили их совсем. В крайних случаях, как это имеет место у асцидий и Thaliacea, туловище животного становится просто придатком к огромной глотке. Впечатляющее разнообразие форм, размеров и жизненных циклов хордовых бросает вызов биологам-эво-

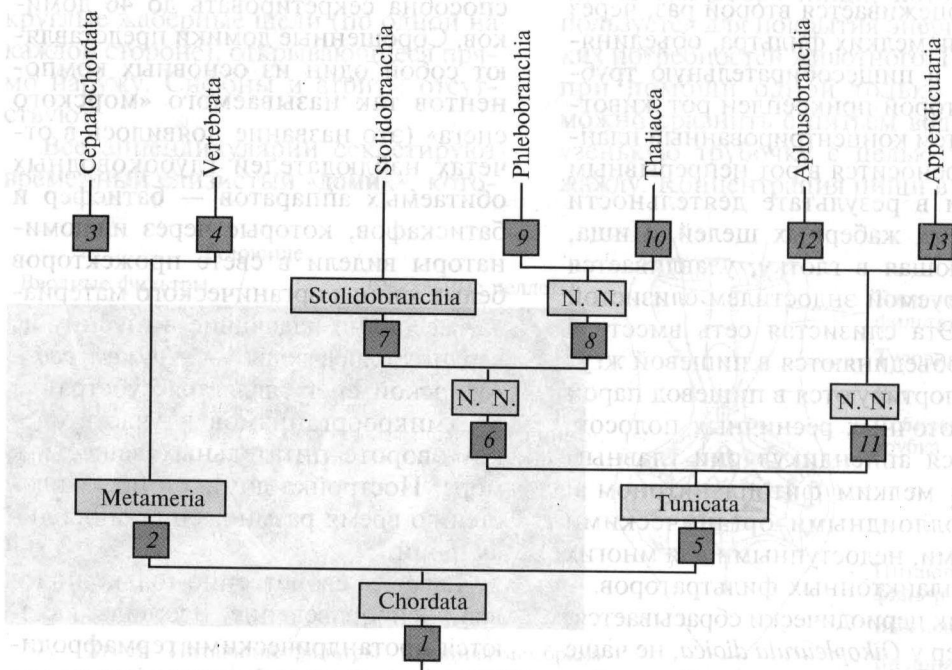


Рис. 29.32. Филогения хордовых:

1 — **Chordata**: нотохорд с внутриклеточными вакуолями, дорсальный полый нервный ствол с передним нейропором. В глотке имеются жаберные щели (плезиоморфия) и эндостиль. Имеются вентральное сердце и перикардальная полость, поперечные (дорсовентральные) бранхиальные кровеносные сосуды; локомоторное туловище и хвост с поперечно-полосатой продольной мускулатурой.

люционистам, которые пытаются выяснить филогенетические отношения между столь непохожими созданиями. Основные направления эволюции хордовых удастся определить благодаря совместному использованию новых морфологических данных и открытий молекулярной биологии, но для получения более ясной картины нужны новые исследования.

В общем виде филогения Chordata представляется более или менее понятной. Cephalochordata и Vertebrata являются сестринскими таксонами внутри Metameria, сегментированных хордовых (рис. 29.32). Сестринский к Metameria таксон — Tunicata (Urochordata). Взаимоотношения внутри Tunicata и природа предкового хордо-

вого, однако, являются предметом энергичных споров. Один из вопросов — возникновение головоастикоподобной стадии. От какого предка она возникла? И к кому была ближе исходная форма — к ланцетнику или к позвоночным, к личинке асцидии или к взрослой аппендикулярии? Разные эволюционные сценарии рассматривают в качестве предков хордовых иглокожих, полухордовых и даже представителей некоторых таксонов первичноротых. Разные эволюционные модели предполагают, что предок хордовых походил на ланцетника, головоастикообразную личинку асцидий или на аппендикулярию.

Среди взрослых вторичноротых нет форм, которые напоминали бы хор-

рой; продольный кишечник тянется далеко назад в туловище. Анальное отверстие вентральное, имеется короткий постанальный хвост, плавники вертикальные. Плезиоморфии включают однослойный эпителий, атриум, парный целом, мезотелий, построенный из эпителиально-мышечных клеток, мышечные клетки иннервируются путем диффузии переносчиков через эпидермальную базальную пластинку (отсутствуют двигательные волокна или концевые сплетения), кровеносная система, кровеносные сосуды без эндотелия, метанефридиальная система, радиальное дробление, энтероцель и прямое развитие; 2 — **Metameria**: сегментация (метамерия); 3 — **Cephalochordata**: мышечный нотохорд тянется внутри рострума (передний конец), имеется миоглобин; последовательные миомеры; цирроподоциты, асимметричная планктонотрофная личинка; 4 — **Vertebrata**: имеется многослойный (стратифицированный) эпителий; кровеносные сосуды имеют эндотелий, гемоциты содержат гемоглобин. Многие сложные структуры зародыша происходят из зародышевой мезенхимы (нервный гребень, дерматом, склеротом). Имеется клубочковая метанефридиальная система (почки); 5 — **Tunicata**: имеют тунику, ротовые щупальца, реверсию биения сердца, нервную железу, расположенную вентрально от церебрального ганглия, пилорическую железу. Нефридии и целом отсутствуют. Тело состоит из одного лишь торакса. Гермафродиты; трехлучевые личиночные клейкие сосочки не выворачиваются; имеется трубчатый нотохорд с межклеточным просветом; парные атриальные впячивания впоследствии сливаются. Имеют эндодермальный тяж в хвосте (остаток кишки предковых форм), новый ювенильный зачаток с U-образным кишечником, который дифференцируется в процессе метаморфоза, гонады в изгибе кишечника, билатеральное дробление, детерминированное развитие; 6 — **N.N.**: имеют продольные жаберные кровеносные сосуды; 7 — **Stolidobranchia**: выстилка глотки складчатая, имеются нервная железа, расположенная дорсально от церебрального ганглия, гонады в стенке тела по бокам от глотки, одиночное атриальное впячивание во время развития; 8 — **N.N.**: имеют сосочки, связанные с продольными жаберными сосудами; 9 — **Phlebobranchia**: аутопоморфии неизвестны; 10 — **Thaliacea**: личинки редуцированы, почкование происходит от сумки эпикарда на заднем конце эндостилиа; 11 — **N.N.**: хвост горизонтальный, повернут на 90° влево. Эмбрион преждевременно дифференцируется в головоастикообразную стадию, три невыворачивающихся личиночных сосочка выстроены в среднесагиттальной плоскости (эти три черты также относятся к Perophoridae из Phlebobranchia); 12 — **Aplousobranchia**: тело зооида разделено на два (включая также Diazonidae из Phlebobranchia) или три отдела. Гонады располагаются в абдомене или постабдомене; 13 — **Appendicularia**: строят слизистые домики для фильтрационного питания. Атриум утрачивается, половой зрелости достигает головоастикообразная стадия развития (педоморфоз), предковая взрослая форма утрачена (на основе Stach and Turbeville, 2002, и других источников)

довых животных по своему строению. Только полухордовые имеют жаберные щели и намеки на некоторые другие признаки хордовых. Данные современной морфологии и молекулярной биологии указывают на родство полухордовых и хордовых. Было показано, например, что некоторые кишечнодышащие питаются взвесью при помощи глотки, а во время морфогенеза жаберных щелей у животных обоих таксонов происходит экспрессия генов «Рах 1/9». Вот почему эволюционные связи между кишечнодышащими и хордовыми снова привлекают внимание исследователей в настоящее время.

Можно предполагать, что предок хордовых напоминал взрослого кишечнодышащего. Как ланцетник, он рыл норки, питался взвешенными частицами, улавливая пищу с помощью глотки и жаберных щелей, дополненных предротовыми структурами (хоботок и преоральный ресничный орган у кишечнодышащих и ротовая полость и колесовидный орган у ланцетников). Но связанные слизью пищевые частицы переносятся в глотке хордовых дорсально, а у кишечнодышащих — вентрально. Направление течения крови в двух этих группах также противоположно: по спинному сосуду вперед — у кишечнодышащих и по спинному сосуду (аорте) назад — у ланцетника. Эти и другие противоречия в организации черты кишечнодышащих и хордовых могут быть разрешены путем переворота тела хордового по отношению к кишечнодышащему.

Инверсия дорсовентральной оси. (Излагаемые здесь представления о происхождении хордовых от полухордовых путем инверсии дорсовентральной оси впервые были разработаны российским зоологом В. В. Малаховым и опубликованы еще в 1977 г., см. Журнал общей биологии. — 1977. —

Т. 38. — № 4. — С. 485—499. — *Примеч. ред.*) Инверсия дорсовентральной оси в эволюции хордовых объясняет отличия их морфологии от других вторичноротых, а также различия в локализации экспрессии генов в развитии (рис. 29.33). На первый взгляд, представления об инверсии дорсовентральной оси в эволюции хордовых могут показаться фантастической идеей. Однако следует вспомнить, что нормальное для головохордового (как для личинки, так и для взрослого) положение во время питания — перевернутое, спинной стороной вниз, так что ланцетники перевернуты на самом деле (см. рис. 29.4, Б). Тщательное сопоставление двух срезов на рис. 29.33, А, Б позволяет найти возможные предшественники нотохорда, нервного тяжа и эндостия хордовых. В то же время гипотеза инверсии дорсовентральной оси отрицает гомологию между стомохордом — воротничковым тяжом кишечнодышащих и нотохордом — нервным тяжом хордовых. Стомохорд и воротничковый тяж — это, вероятно, уникальные черты кишечнодышащих.

Можно предполагать, что нотохорд возник из полосы клеток в стенке кишки, как это в действительности происходит при развитии ланцетника. Погружение спинного нервного тяжа, которое можно наблюдать во время нейруляции хордовых (см. рис. 29.2), могло возникнуть для иннервации мышечного нотохорда, характерного для ланцетника (см. рис. 29.4, Д) или для обеспечения иннервации эпителиально-мышечных клеток миомеров (см. рис. 29.1, Б). В результате таких преобразований возникла характерная головастикаобразная или рыбоподобная форма тела.

Как только возникла головастикаобразная форма тела, у головохордо-

вых и позвоночных развилась сегментация. Возможно, это произошло вследствие расширения системы генетического контроля за формированием бранхиомеров и распространения ее на мускулатуру целома. В отличие от эволюции ланцетников и позвоноч-

ных, демонстрирующей прогрессивное усложнение организации, оболочники служат примером утраты черт основного плана строения хордовых (рис. 29.34). К этому относится потеря фильтрующих нефридиев, редукция кишечника и анального отверстия в

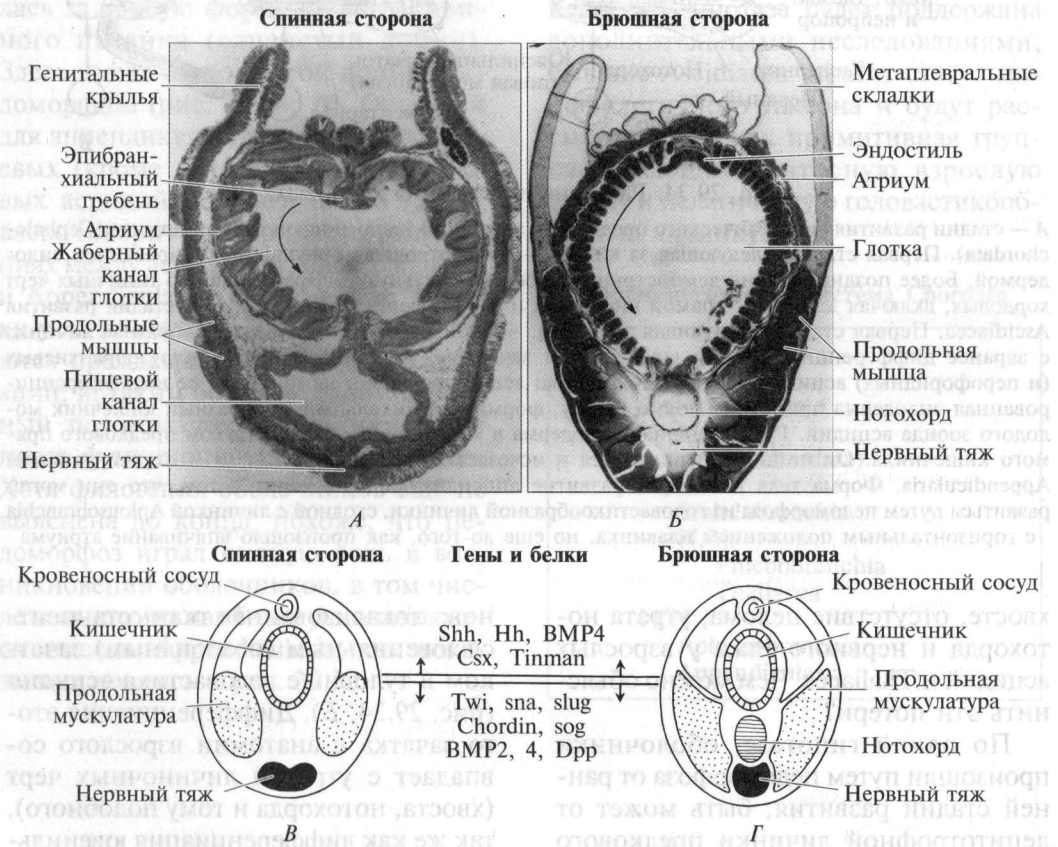


Рис. 29.33. Инверсия дорсовентральной оси в эволюции хордовых.

Сравните соответствующие части на поперечном сечении в области глотки у кишечнодышащего *Balanoglossus aurantiacus* (А) и головохордового *Branchiostoma virginiae* (Б). Разрез через кишечнодышащего ориентирован вверх спинной стороной, а головохордовое перевернуто спинной стороной вниз (на самом деле это — его естественная ориентация; см. рис. 29.4, В). Стрелки указывают направление транспорта пищевых частиц, улавливаемых слизью выстилки глотки; В и Г — обобщенное поперечное сечение через зародыш членистоногого (В) и перевернутого зародыша хордового (Г), демонстрирующее соответствия в экспрессии различных генов и белков в связи со спинной и брюшной сторонами двух тел. Биомолекулы, экспрессирующиеся дорсально у первичноротых (В), экспрессируются вентрально у вторичноротых (Г), тогда как те, что экспрессируются вентрально у первичноротых (В), проявляются дорсально у вторичноротых (Г). Эти данные убеждают, что хордовые перевернуты по сравнению с нехордовыми, включая их ближайших родственников — полухордовых (В и Г — видоизменено и переписано из Gerhart J. and Kirschner M. 1997. *Cells, Embryos and Evolution*. Blackwell Science, Malden, MA. 642 pp.)

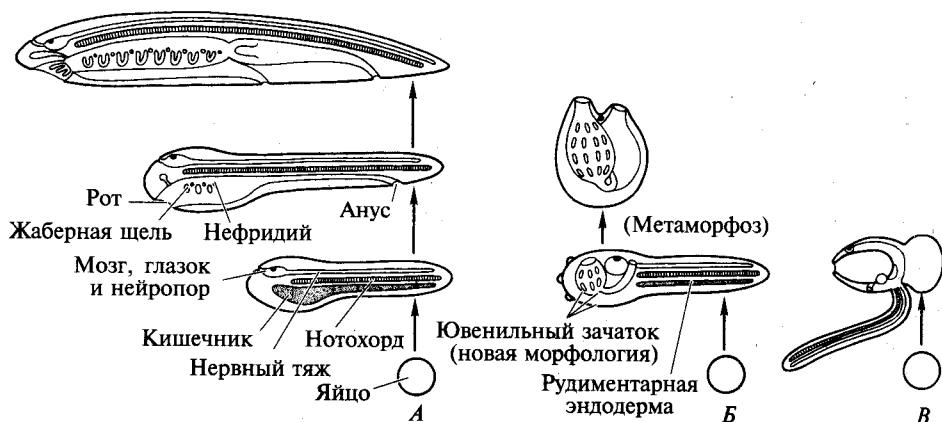


Рис. 29.34. Развитие и эволюция хордовых:

A — стадии развития гипотетического предкового хордового, напоминающего ланцетника (Cephalochordata). Первая стадия, следующая за яйцом, — лецитотрофная с недифференцированной эндодермой. Более поздние стадии демонстрируют последовательную дифференциацию типичных черт хордовых, включая длинный, прямой кишечник и фильтрующие нефридии; *Б* — стадии развития *Ascidacea*. Первая стадия, следующая за яйцом, — лецитотрофная головастикообразная личинка с заранее дифференцированным ювенильным зачатком, как обнаружено у аплоуэбранхиальных (и перофоридных) асцидий. Поскольку личинка лецитотрофная и не питается, ее недифференцированная эндодерма принимает новую форму, формируя уникальный U-образный кишечник молодого зооида асцидий. Рудиментарная эндодерма в хвосте может быть остатком предкового прямого кишечника. Он не дифференцируется и исчезает во время развития; *В* — стадии развития *Appendicularia*. Форма тела и быстрое развитие аппендикулярий говорит о том, что они могли развиваться путем педоморфоза из головастикообразной личинки, сходной с личинкой *Aplousobranchia* с горизонтальным положением плавника, но еще до того, как произошло впячивание атриума

хвосте, отсутствие целома, утрата нотохорда и нервного тяжа у взрослых асцидий и *Thaliacea*. Чем можно объяснить эти потери?

По одной гипотезе, оболочники произошли путем педоморфоза от ранней стадии развития, быть может от лецитотрофной личинки предкового хордового. Поскольку лецитотрофные личинки питаются лишь желтком, запасенным в их эндодермальных и мезодермальных клетках, кишечник обычно не дифференцируется, пока не пройдет личиночная жизнь или не наступит морфогенез. Если оболочники развились из личинки с такими зачатками недифференцированной ткани, они могли свободно встраивать эти зачатки в новом виде и в новом месте, и именно вне хвоста. Такая за-

ново локализованная ткань становится ювенильным (оозоидным) зачатком в туловище головастика асцидии (рис. 29.34, *Б*). Дифференциация этого зачатка в анатомии взрослого совпадает с утратой личиночных черт (хвоста, нотохорда и тому подобного), так же как дифференциация ювенильных зачатков у морской звезды совпадает с потерей ее личиночного тела. Тот же самый аргумент приводится в пользу нефридиев и целома: у большинства лецитотрофных личинок нет ни того, ни другого. Таким образом, поразительные отличия оболочников от типичных хордовых и вторичноротых можно объяснить их педоморфным происхождением.

В то время как асцидии и *Thaliacea* формировали новую форму тела

взрослого организма, аппендикулярии использовали возможности личиночного тела. С немногими клетками тела, высокой скоростью развития и отсутствием метаморфоза аппендикулярии кажутся развившимися из личинки предковых асцидий, которая обошлась без взрослой стадии и взялась за особую форму фильтрационного питания (слизистый домик). Здесь имеет место другой пример пedomорфоза (рис. 29.34, B). Обычный для аппендикулярий, аплоузобранхиевых (кроме *Clavelina*) и перофоровых асцидий поворот хвоста на 90° влево говорит о сестринских отношениях между асцидиями Aplousobranchia и Appendicularia. Ювенильные зачатки у личинок этих асцидий подвергаются преждевременной дифференциации, и, таким образом, пedomорфичный потомок такой личинки будет иметь функционирующий кишечник. Хотя филогения оболочников еще не выяснена до конца, похоже, что пedomорфоз играл важную роль в возникновении оболочников, в том числе и одного из наиболее уклоняющихся классов, Appendicularia, как показывает подпись к рис. 29.32.

Ascidiacea, вероятно, являются полифилетичным таксоном. Современный молекулярный и морфологический анализ показывает, что Tunicata состоят из трех монофилетичных таксонов: Stolidobranchia, Phlebobranchia вместе с Thaliacea и Aplousobranchia вместе с Appendicularia (см. рис. 29.32). Если эта гипотеза будет поддержана дополнительными исследованиями, бывшие Ascidiacea утратят статус монофилетичного таксона и будут рассматриваться как примитивная группа, имеющая бентосную взрослую форму и пелагическую головастикообразную личинку.

Филогенетическая система Chordata

```

Chordata
  Metameria
    Cephalochordata
    Vertebrata
  Tunicata (Urochordata)
    N. N.
      Stolidobranchia
      N. N.
        Phlebobranchia
        Thaliacea
    N. N.
      Aplousobranchia
      Appendicularia
    
```

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 22. Cycloneuralia^{SP}	7	Brachiopoda^P	121
Gastrotricha ^P	9	Форма тела	123
Разнообразие Gastrotricha	15	Лофофор и питание	129
Nematoda ^P	16	Организация	
Форма тела	17	и функционирование	
Стенка тела	19	внутренних органов	130
Нервная система и органы		Воспроизведение и развитие ...	132
чувств	22	Разнообразие Brachiopoda	134
Движение	23	Bryozoa^P	134
Питание	24	Форма тела	137
Выделение	28	Формы колоний	140
Размножение и развитие	29	Полиморфизм зооидов	142
Паразитизм	33	Межзооидные отверстия	145
Разнообразие Nematoda	39	Фуникулярная система	147
Nematomorpha ^P	39	Мускулатура	148
Разнообразие Nematomorpha	43	Питание	150
Priapulida ^P	43	Газообмен, внутренний	
Разнообразие Priapulida	49	транспорт, нервная система	152
Loricifera ^P	50	Экскреция	153
Разнообразие Loricifera	52	Воспроизведение и развитие ...	153
Kinorhyncha ^P	53	Разнообразие Bryozoa	161
Разнообразие Kinorhyncha	56	Филогения Bryozoa	163
Филогения Cycloneuralia	56	Филогения Lophophorata	164
Глава 23. Gnathifera^{SP}	59	Глава 26. Chaetognatha^P	
Gnathostomulida ^P	60	(Щетинкочелюстные)	167
Разнообразие Gnathostomulida ...	63	Форма тела и функция	168
Micrognathozoa	63	Размножение и развитие	175
Syndermata	66	Филогения Chaetognatha	177
Rotifera ^P	66	Глава 27. Введение к изучению	
Seisonida ^C	87	Вторичноротых (Deuterostomia).	
Acanthocephala ^P	88	Полухордовые (Hemichordata^P)	179
Филогения Gnathifera	95	Enteropneusta ^C	181
Глава 24. Kamptozoa^P		Форма тела	181
and Cyclophora^P	97	Целомы, мускулатура	
Kamptozoa ^P	98	и локомоция	183
Форма тела	98	Скелет	186
Внутреннее строение		Пищеварительная система	
и функции	100	и питание	187
Филогения Kamptozoa	104	Газообмен	189
Разнообразие Kamptozoa	104	Внутренний транспорт	
Cyclophora ^P	105	и экскреция	189
Форма тела	105	Нервная система	190
Размножение и жизненный		Воспроизведение и развитие ...	191
цикл	108	Pterobranchia^C	192
Экология	110	Форма и функции зооидов	193
Филогения Cyclophora	110	Форма колонии и локомоция ...	195
Глава 25. Lophophorata^{SP}	111	Стенка тела и внутренняя	
Phoronida ^P	113	организация	195

Пищеварительная система и питание	196	Разнообразие Crinoidea	293
Воспроизведение и развитие ...	197	Палеонтология и филогения Echinodermata	293
Филогения Hemichordata и Deuterostomia	199	Глава 29. Chordata^P	297
Глава 28. Echinodermata^P	203	Общая характеристика Chordata ...	298
Общая биология	204	Cephalochordata ^{SP}	299
Развитие пятилучевой симметрии в онтогенезе	207	Внешний вид и движение	301
Eleutherozoa	209	Нервная система и органы чувств	303
Asteroidea ^C	209	Мускулатура и нотохорд	304
Cryptosyringida	234	Целом	305
Crinoidea ^C	281	Пищеварительная система и питание	306
Форма тела	281	Кровеносная система и внутренний транспорт	309
Стенка тела	284	Выделение	310
Мускулатура и локомоция	285	Размножение и развитие	311
Пищеварительная система и питание	285	Разнообразие Cephalochordata ...	313
ВСС и внутренний транспорт ..	288	Tunicata ^{SP} (Urochordata)	313
Газообмен и экскреция	289	Ascidacea ^C	313
Нервная система	291	Thaliacea ^C	334
Воспроизведение	291	Appendicularia ^C (Larvacea)	339
Развитие	292	Филогения Chordata	342

Библиография к главам данной книги находится по электронному адресу:

http://www.academia-moscow.ru/off-line/_books/ruppert_bibliography.pdf

Пароль для просмотра библиографии: d71hoH7c

Учебное издание

**Рупперт Эдвард Э.,
Фокс Ричард С.,
Барнс Роберт Д.**

Зоология беспозвоночных

Функциональные и эволюционные аспекты

В четырех томах

Т. 4. Циклонейралии, шупальцевые и вторичноротые

Учебник

Редактор *Т. А. Сысоева*

Внешнее оформление: *И. Н. Горелышева*

Технический редактор *О. Н. Крайнова*

Компьютерная верстка: *А. В. Бобылёва*

Корректоры *В. А. Жилкина, Г. Н. Петрова*

Изд. № 101112742. Подписано в печать 30.07.2008. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. печ. л. 28,6.
Тираж 3000 экз. Заказ № 27223.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.007496.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (095)334-8337, 330-1092.

Отпечатано в соответствии с качеством предоставленных издательством
электронных носителей в ОАО «Саратовский полиграфкомбинат».
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59. www.sarpk.ru

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В четырех томах

Том 4

**ЦИКЛОНЕЙРАЛИИ,
ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ И
ВТОРИЧНОРОТЫЕ**

ISBN 978-5-7695-3497-3



Издательский центр «Академия»
www.academia-moscow.ru