

АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

ЧАСТЬ 2



Витебск 2004

АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Практикум
для студентов биологического факультета**

**ЧАСТЬ 2
ОРГАНОЛОГИЯ**

УДК 592(075.8)
ББК 28.691я73
А 64

Составитель: кандидат биологических наук, профессор кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.И. Денисова**

Рецензент: доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой анатомии, физиологии и валеологии человека **И.М. Прищеп**

Во второй части практикума представлены сведения по морфологии систем органов беспозвоночных в сравнительно-эволюционном аспекте. Вопросы строения и функций соответствующих структур рассматриваются одновременно.

УДК 592(075.8)
ББК 28.691я73

© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2004

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
ТЕМА 10. МЕРЦАТЕЛЬНО-ЛОКОМОТОРНЫЕ, ЗАЩИТНЫЕ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЭКТОДЕРМЫ	7
10.1. ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ КИНОБЛАСТА	7
10.2. МЕРЦАТЕЛЬНО-ЛОКОМОТОРНЫЕ И МЕРЦАТЕЛЬНО-ВОДОДВИЖУЩИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ КИНОБЛАСТА	8
10.3. ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ КИНОБЛАСТА	17
10.4. ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ КИНОБЛАСТА	26
10.5. ЗАЩИТНЫЕ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ КИНОБЛАСТА ПРИ ПЕРЕХОДЕ К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ	32
10.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	40
ТЕМА 11. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ, НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ И МОЛЛЮСКОВ	42
11.1. НЕРВНАЯ СИСТЕМА КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ	42
11.2. НИЗШИЕ ЧЕРВИ И ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОГО АППАРАТА	45
11.3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА МОЛЛЮСКОВ	51
11.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	63
ТЕМА 12. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ И ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ АННЕЛИД И ЧЛЕНИСТОНОГИХ	64
12.1. НЕРВНАЯ И ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА АННЕЛИД	64
12.2. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТОНОГИХ	69
12.3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТОНОГИХ	82
12.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	86
ТЕМА 13. РЕЦЕПТОРЫ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ	87
13.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	87
13.2. НИЗШИЕ ОРГАНЫ ЧУВСТВ.....	90
13.3. ОРГАНЫ СТАТИЧЕСКОГО ЧУВСТВА	98
13.4. ОСЯЗАТЕЛЬНЫЕ ВОЛОСКИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ	101
13.5. ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ	105
13.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	115
ТЕМА 14. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ	117
14.1. ПИЩЕВАРЕНИЕ У ГУБОК И КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ	117

14.2. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ	121
14.3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АНАЛЬНОГО ОТВЕРСТИЯ	123
14.4. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ...	125
14.5. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ И ДЫХАТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ	134
14.6. ТИПЫ СТРОЕНИЯ ПОЛОСТИ ТЕЛА	136
14.7. ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕЛОМА	138
14.8. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	142
ТЕМА 15. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ И НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ	143
15.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	143
15.2. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ	144
15.3. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ НИЗШИХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ	152
15.4. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ НЕМАТЕЛЬМИНТОВ	159
15.5. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	161
ТЕМА 16. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ МОЛЛЮСКОВ, АННЕЛИД И ЧЛЕНИСТОНОГИХ	162
16.1. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ МОЛЛЮСКОВ	162
16.2. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ АННЕЛИД ...	169
16.3. СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ЧЛЕНИСТОНОГИХ	177
16.4. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	188
16.5. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	192
ТЕМА 17. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ	194
17.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	194
17.2. ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ, ЛИШЕННЫЕ ВЫВОДНЫХ ПРОТОКОВ	196
17.3. ПРОТОНЕФРИДИИ И МЕТАНЕФРИДИИ	199
17.4. ЦЕЛОМОДУКТЫ И ИХ РОЛЬ В КАЧЕСТВЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ	210
17.5. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	217

ТЕМА 18. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ	218
18.1. ПРИМИТИВНЫЕ ФОРМЫ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОГО АППАРАТА	218
18.2. КРОВЕНОСНЫЙ АППАРАТ НЕМЕРТИН.....	221
18.3. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА АННЕЛИД	224
18.4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА МОЛЛЮСКОВ	229
18.5. КРОВЕНОСНЫЙ АППАРАТ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И ОНИХОФОР	236
18.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	246
ТЕМА 19. ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА	247
19.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	247
19.2. РАЗВИТИЕ ПОЛОВОГО АППАРАТА ГУБОК И КИШЕЧНО-ПОЛОСТНЫХ	251
19.3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОЛОВОГО АППАРАТА У ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ	254
19.4 ПОЛОВОЙ АППАРАТ АННЕЛИД И МОЛЛЮСКОВ	267
19.5. ПОЛОВОЙ АППАРАТ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И ОНИХОФОР ...	275
19.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	281
ЛИТЕРАТУРА	283

ВВЕДЕНИЕ

Необходимость создания данного практикума вызвана отсутствием литературы, рассматривающей вопросы симметрии тела, морфологии органов и систем органов беспозвоночных. Имеющиеся переводы иностранных учебников подробно рассматривают морфологическое строение всего лишь нескольких отдельных представителей беспозвоночных, не касаясь вопросов их симметрии и эволюции.

В предлагаемом издании отражены достижения отечественной школы проморфологии и органологии беспозвоночных животных. В нем приводятся необходимые теоретические сведения, схемы, рисунки, таблицы, вопросы для самоконтроля, которые позволяют изучить все аспекты строения и эволюционного изменения беспозвоночных от простейших до погонофор.

Практикум разделен на две части. 1 часть – проморфология, включающая темы с первой по девятую. В первой части детально рассматриваются все особенности симметрии тела беспозвоночных по классам, отрядам и даже отдельным семействам. Изучаются вопросы взаимосвязи возникновения различных планов строения со средой обитания, а также дается сравнительная характеристика путей возникновения разных типов симметрии тела у беспозвоночных.

2 часть – органология, включающая темы с десятой по девятнадцатую. Во второй части рассматривается анатомическое строение локомоторных, защитных и дыхательных приспособлений кинобласта в связи со средой обитания и образом жизни.

Дается сравнительная характеристика возникновения и формирования всех систем органов в эволюционном ряду многоклеточных беспозвоночных.

Рассмотрены типы строения полости тела и теории происхождения целома. Предлагаемое учебное издание необходимо для изучения спецпрактикума по анатомии беспозвоночных животных. Оно позволяет поднять теоретический уровень подготовки будущих специалистов, углубить и расширить навыки их практической работы.

ТЕМА 10

МЕРЦАТЕЛЬНО-ЛОКОМОТОРНЫЕ, ЗАЩИТНЫЕ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЭКТОДЕРМЫ

10.1. Основные функции кинобласта

Кинобласт, или эктодерма, образует наружный слой тела, отграничивающий организм от внешней среды. В силу этого он первый выделяется в качестве самостоятельной ткани, обособляясь от остальной паренхимы и слагаясь в правильный эпителий. Из современных Enterozoa мы наблюдаем конец этого процесса обособления лишь у немногих бескишечных турбеллярий. У всех остальных Enterozoa он уже доведен до конца.

В качестве наружного слоя тела, граничащего с внешней средой, кинобласт, естественно, несет на себе функции взаимодействия с этой средой: 1) защитную функцию, 2) мерцательно-локомоторную и 3) нервно-чувствительную. Дыхательную, выделительную функции и функцию мышечно-сократительную кинобласт несет в равной мере с фагоцитобластом. В связи с первичными функциями кинобласта, как их дальнейшее развитие, у высших или специализованных форм возникают новые функции: из защитной обособляется опорно-скелетная, из мерцательно-локомоторной — функция создания тока воды (вододвигательная, или гидрокинетическая) и т.д.

У наиболее примитивных Metazoa разграничение функций между кинобластом и фагоцитобластом еще весьма неполное. Так, кинобласт сохраняет у губок и у кишечнополостных остатки фагоцитарной функции: они имеются у хоаноцитов губок, у эктодермы нематофоров гидроидов; за счет кинобласта образуются у известковых губок фагоциты.

Кроме того, И.И. Мечников описал способность к фагоцитозу у клеток эктодермы концов щупалец *Actinia* и эктодермы гаструл живородящей актинии *Bunodes*, развивающихся в гастральной полости матери и питающихся частицами ее пищи. С другой стороны, фагоцитобласт кишечнополостных, Enteropneusta, иглокожих и некоторых других билатерий сохраняет нервно-чувствительную функцию: за его счет у кишечнополостных и части иглокожих образуется энтодермальное нервное сплетение, у иглокожих кроме того — гипоневральная и эндоневральная нервная система. Все это не противоречит наличию определенного разделения функций между кинобластом и фагоцитобластом, а свидетельствует лишь о том, что у низших Metazoa полного разделения функций между пластами, полной их специализации еще не произошло.

10.2. Мерцательно-локомоторные и мерцательно-вододвижущие приспособления кинобласта

В хорошем соответствии с теорией происхождения Metazoa от Zooflagellata стоит тот факт, что мерцательная функция кинобласта осуществляется при помощи жгутов прежде всего в наиболее примитивных группах многоклеточных, у губок и многих кишечнополостных, а также у личинок кишечнополостных, иглокожих и Acrania. Из взрослых Bilateria исключительно жгутиковыми мерцательными эпителиями обладают, например, плеченогие, широко распространены жгутиковые эпителии у взрослых иглокожих, в эндостиле асцидий. У большинства Bilateria мерцательную функцию несут ресницы, являющиеся результатом полимеризации и упрощения жгутов. Из групп Metazoa, обладающих ресничками, Turbellaria Acoela являются одной из примитивнейших, и в соответствии с этим базальные аппараты их ресниц сложнее и больше напоминают базальные аппараты жгутов, чем это свойственно большинству Metazoa; у Acoela и Polyclada мы иногда встречаем такую флагеллярную черту, как прикрепление ризопластов к ядру (рис.73, Д).

В ряде случаев все тело многоклеточного животного бывает сплошь покрыто мерцательным эпителием, как мы видим у жгутиковых бластул различных животных, у планул кишечного типа, у взрослых турбеллярий и немуртин и т.д. В других случаях мерцательный эпителий сосредотачивается на определенных участках тела и образует сложно дифференцированный мерцательный аппарат. Как использование, так и типы этого аппарата в различных группах животных очень различны.

Губки, по примитивности многих черт своей организации стоящие близ самого корня Metazoa, в отношении использования кинобласта значительно отличаются от остальных многоклеточных. Все личинки губок плавают при помощи жгутов кинобласта, выстилающего все или почти все тело личинки (у паренхимул) или образующего собой анимальную половину личинки (у амфибластулы Calcareia). В противоположность личинке взрослая губка является сидячим животным. Однако, хотя она прикреплена к субстрату и передвигаться не может, жгутики продолжают работать в течение всей ее активной жизни. Если губка не двигается, движение жгутиков заставляет двигаться воду. Таким образом мерцательно-локомоторная функция переходит в мерцательно-гидрокинетическую. Кинобласт из органа передвижения превращается в орган создания тока воды и привлечения вместе с ней пищи.

Приспособление к сидячему образу жизни ведет у губок к самой глубокой ломке организации, какую мы только видим у кого-либо из сидячих животных. Более мощное привлечение пищи внутрь организма достигается у губок тем, что кинобласт уходит внутрь тела, образуя там жгутиковые камеры. Благодаря этому у них происходит извращение

зародышевых листков; кинобласт оказывается внутри толщи фагоцитобласта; фагоцитобласт дифференцирует на своей поверхности слой эпителиеобразно расположенных пинакоцитов, который служит наружным покровом, но негомологичен таковому остальных Metazoa, а представляет образование *sui generis*.

Если считать губок, как это обычно делается, первой нисходящей ветвью, отделившейся от главного ствола Metazoa, наличие у них извращения зародышевых пластов чрезвычайно поучительно. Оно представляется при этом допущением ярким примером того правила, что чем ниже организация какой-либо группы животных, тем более глубокие изменения вызывает в ней всякое приспособление. Разрешая сравнительно простую задачу, создавая приспособление для привлечения воды, губки буквально вывернулись наизнанку. Более сложные животные (иглокожие, аннелиды, мшанки, усонogie и др.) приспособляются к выполнению той же задачи с гораздо меньшими изменениями своей организации. Одним из существенных признаков прогрессивной эволюции является возрастающая эмансипация организма от прямого и непосредственного воздействия отдельных факторов среды, что мы наблюдаем и в области сравнительно-физиологической, и в области эволюционно-морфологической.

Гребневики являются животными сравнительно крупных размеров. Между тем плавать при помощи ресничек могут обычно только очень маленькие животные, ибо реснички – слабые органы, и для того, чтобы они могли поддержать тело животного в воде, должно существовать определенное соотношение между весом этого тела и числом ресничек, т.е. между массой животного и величиной его поверхности.

Гребневики – глубоко консервативная группа. Они сохранили чисто мерцательный способ передвижения, почти не переходя к плаванию при помощи мускулатуры, и лишь немногие из них перешли к сидячему образу жизни или ползанию. Каким образом гребневики поддерживают в воде свое тело при помощи мерцательного движения? Это достигается прежде всего усовершенствованием самих ресниц. Вместо отдельных ресниц гребневики имеют гораздо более эффективные гребные органы – гребные пластинки, образованные слиянием двух рядов ресниц. Затем у гребневиков происходит уменьшение удельного веса, что достигается, во-первых, высоким процентным содержанием воды в их теле (благодаря чему оно сильно теряет в механической прочности), и, во-вторых, быть может, регуляцией ионного состава тканевой жидкости в сторону снижения концентрации тяжелых ионов, например SO_4 .

Гребные пластинки образуются не на всем теле гребневиков, а располагаются восьмью меридиональными рядами. Сохраняющиеся у них простые реснички также располагаются лишь в определенных частях тела. Таким образом, у гребневиков происходит не только интеграция самих

ресничек в пластинки, но и дифференцировка их расположения, – явление, широко распространенное у всех вышестоящих форм. Эта дифференцировка представляет один из простейших примеров той концентрации отдельных функций киобласта в пределах отдельных его участков, о которой мы выше упоминали, как об одном из основных путей эволюции первичных пластов Metazoa.

Большинство кишечнополостных ведет сидячий образ жизни, и жгутики или реснички киобласта, когда сохраняются, не играют у них больше локомоторной роли, а, как и жгутики у губок, служат для приведения в движение воды. Вообще говоря, вызываемые жгутами или ресницами токи воды могут выполнять у различных животных три главные задачи: во-первых, обновляя воду около поверхности тела, они облегчают дыхание и удаление экскретов; во-вторых, они очищают поверхность тела от оседающих из воды на нее частиц; во многих случаях эта функция имеет жизненное значение, например у видов *Madreporaria*, живущих в тихой воде лагун; и в-третьих, те же токи могут привлекать ко рту пищевые частицы. Кишечнополостные первично являются хищниками-хватателями и ловят сравнительно крупную добычу при помощи щупалец и подвижных краев рта. Таким способом питаются все Hydrozoa и большинство представителей других классов, в том числе все наиболее примитивные их представители. Однако ряд кишечнополостных вторично перешел к питанию более или менее мелкорассеянной пищей, приносимой ко рту ресничками. Из сцифомедуз это доказано для взрослых *Aurelia* и ризостомид, из гребневиков доказано для *Mnemiopsis* и весьма вероятно в отношении некоторых других Lobifera, а также и Cestoidea. Среди актиний, наряду с хищными формами, имеющими хорошо развитые щупальца и слабо развитый ресничный покров, вроде *Urticina*, есть ряд микрофагов со сравнительно слабо развитыми щупальцами и хорошо развитым мерцательным покровом, приносящим ко рту пищевые частицы с поверхности диска и щупалец.

Плавают при помощи ресниц только мелкие турбеллярии, не свыше 3 мм в длину. Более крупные могут еще продвигаться при их помощи по субстрату, но чем крупнее турбеллярия, тем меньшую роль в ее передвижении играют ресницы, тем большую – мускулатура. У турбеллярий, плавающих при помощи ресничек, движение этих последних зависит от нервной системы и может приостанавливаться или изменять направление под влиянием нервных импульсов. У всех крупных турбеллярий реснички несут гидрокинетическую функцию (смена воды вокруг тела). В этом случае они постоянно бьют в одном направлении спереди назад и не поддаются больше регулирующему влиянию нервной системы. Их движение является автономным.

Из паразитических платод *Temnoserphala* несут реснички только на щупальцах, взрослые сосальщики и ленточные черви совершенно лишены

ресничного покрова. Однако личинки сосальщиков (мирацидии *Digenea*, многие личинки *Monogenea*) и ленточных червей (ликофоры и корацидии примитивных семейств) бывают покрыты мерцательным эпителием и плавают при его помощи.

Из других сколецид движение при помощи ресниц сохраняют отличающиеся своими ничтожными размерами коловратки и *Gastrotricha*. Однако вместо сплошного мерцательного покрова и у тех, и у других сохраняется, как и у некоторых турбеллярий, лишь полоска мерцательного эпителия на брюшной стороне. У коловраток этот первоначальный тип расположения ресниц, свойственный донным нотомматидам, у многих коловраток он служит не только для плавания, но на долю его выпадает и новая задача – привлечение пищи ко рту.

Большинство полихет сохраняет более или менее развитый мерцательный аппарат и во взрослом виде, однако для плавания он служит лишь у упомянутых карликовых форм; основная его функция – гидрокинетическая. Как строение мерцательного аппарата, так и назначение его в различных семействах полихет – очень различны. В ряде случаев он образован отдельными группами или полосками ресничных клеток на сегментах, в других случаях имеется сплошной ресничный эпителий на головной лопасти или на тех или иных придатках. Ряды ресничных клеток, сидящие на сегментах тела и параподиях афродитид, служат для создания токов воды к защищенным элитрами жабрам; дыхательное значение реснички имеют и у ряда других форм. У *Serpulimorpha* имеется мерцательная бороздка, идущая от ануса к передней части тела и служащая для удаления экскрементов из жилой трубки. Реснички, сидящие на головных придатках большинства сидячих форм, служат для подгона ко рту пищевых частиц, но в тех случаях, когда частицы приносятся сильным током воды, последняя используется и для дыхания, и для удаления отбросов.

Мерцательные аппараты, служащие для обмена воды около поверхности тела, широко распространены и у моллюсков. Особенное значение они приобретают в тех случаях, когда обеспечивают циркуляцию воды в мантийной полости, например у большинства *Lamellibranchia* и *Gastropoda Prosobranchia*; в этих случаях нередко возникают специальные струенаправляющие приспособления, как например образованные краем мантии сифоны, эпиподиальная борозда аспидобранхий (Risbec, 1955) и др. У соленогастров ресничным эпителием покрыт рудимент ноги, расположенный в виде валика вдоль брюшной борозды *Neomenioidea*, у хитонов и брюхоногих – подошва ноги, жабры и мантийная полость, у брюхоногих – сверх того нередко и другие места тела; голожаберные (*Nudibranchia*) обычно покрыты ресничным эпителием сплошь. Пластинчатожаберные также почти сплошь покрыты ресничным эпителием, за исключением наружной поверхности мантии, служащей

раковинной железой, эпителия сифонов и т.д. У головоногих мерцательный эпителий сильно редуцирован, и обновление воды вокруг жабр достигается сокращениями мускулатуры мантии.

Во многих из перечисленных случаев работа ресниц имеет главным образом значение усиления обмена воды близ поверхности тела, что существенно прежде всего для дыхания животного. Наряду с этим, как мы уже видели, у многих животных работа ресниц используется и для подгона пищевых частиц ко рту или фильтрующему аппарату. Эта функция для мерцательного аппарата Enterozoa является вторичной. Под ее влиянием он часто приобретает большую сложность и совершенство.

Существуют 5 главных типов мерцательно-вододвижущих аппаратов, служащих для привлечения пищи и независимо возникавших в различных группах билатерий.

1. Реснички расположены по всей поверхности тела или на поверхности значительных его областей и гонят воду, слизь и приставшие к ней частички по направлению ко рту (Lobifera, многие актинии) или ко вторичным ротовым отверстиям, образовавшимся при зарастании рта (взрослая *Aurelia*). Вероятно, такого же типа гидрокинетическим аппаратом обладали и Amphoroidea (рис. 73).

2. Реснички располагаются вокруг рта, обычно на венце щупалец, свободно торчащем в воду, и в своей совокупности создают ток воды, направленный ко рту. При этом щупальца могут быть расположены простым кругом, как у сабеллид, у мшанок *Staenolaemata* и *Gymnolaemata*, или образуют более сложный лофофор, как у *Phoronis*, *Phylactolaemata* и некоторых других; иногда щупальца перисто разветвлены, как у большинства *Serpulimorpha*. Аппараты этого типа конвергентно возникают в различных группах: у коловраток (в наиболее выраженной форме у *Stephanoceros*), у *Podaxonia*, *Kamptozoa* и у *Polychaeta*, причем у последних неоднократно. Так, мерцательный ловчий аппарат *Serpulimorpha* образован разветвлениями головных придатков (пальп), тогда как аналогично функционирующий ловчий аппарат *Hermellidae* (*Spiromorpha*) образован гребневидными рядами «ротовых нитей», сидящих на дорсолатеральных лопастях, или воротничке, образованном разрастанием четырех первых сегментов торакса (рис. 73).

3. Реснички расположены в приводящих бороздах, которые при работе обращены к субстрату; движение ресниц гонит пищевые частицы вдоль борозд ко рту; питание – не за счет толщи воды, а за счет поверхности грунта. Приводящие борозды могут быть расположены на поверхности тела или на ловчих щупальцах. Первый случай представляют служащие для проведения пищи ко рту амбулакральные борозды некоторых морских звезд из отряда *Phanerozonia*, Ко второму типу относятся, например, придатки губных щупалец *Nuculidae* и *Nuculanidae* (*Protobranchia*) (рис. 74, А); сюда же относится ловчий аппарат полихет сем.

Terebellidae, образованный многочисленными длинными и тонкими щупальцами, подковообразно окружающими спереди рот.

4. Реснички расположены в приводящих бороздках, обращенных в толщу воды, улавливающих и приводящих ко рту пищевые частицы. Мерцательный аппарат такого рода чрезвычайно характерен для *Pelmatozoa*. Его возникновение и эволюция в основном определяли собой начальные этапы эволюции всех иглокожих. Морские лилии, нашедшие наиболее совершенный путь создания аппарата приводящих борозд, этим самым получили преимущество перед всеми остальными *Pelmatozoa* и одни дожили до наших дней. Заметим, впрочем, что в ловле пищи у морских лилий принимают участие и амбулакральные ножки.

5. Засасывающий мерцательно-вододвижущий аппарат свойствен губкам, плеченогим, двустворчатым моллюскам, некоторым *Prosobranchia* и ряду низших ордовых. Во всех этих случаях мерцательные эпителии располагаются внутри каналов, являющихся струенаправляющими приспособлениями, и создают в них токи воды, приносящие пищевые частицы к тому или иному улавливающему аппарату; наличие каналов, придающих определенное направление приносящим и уносящим токам, чрезвычайно увеличивает эффективность работы мерцательных эпителиев, в силу чего рассматриваемый тип вододвижущего аппарата является наиболее совершенным.

Наиболее примитивные двустворчатые по способу питания являются собирателями донных отложений, используя в качестве орудия собирания длинные придатки околоротовых лопастей, снабженные мерцательными желобками (например, у *Yoldia* и других *Protobranchia*). Жабры их сохраняют одну дыхательную функцию и имеют строение типичных ктенидиев с короткими треугольными лепестками, и мерцательный покров жабр служит только для обновления воды около их поверхности, создавая для этого в мантийной полости лишь слабые токи воды.

Ведущим фактором в эволюции двустворчатых явился переход от питания донными отложениями к питанию наннопланктоном, добываемым путем фильтрации; при этом ток воды, создаваемый ресничками жаберного эпителия, используется для привлечения пищевых частиц. В связи с этим происходит гипертрофия ктенидиев, лепестки которых разрастаются в длинные нити и нередко частично или полностью утрачивают дыхательную функцию.

Вододвижущий аппарат пластинчатожаберных, в его наиболее совершенном виде, у *Eulamellibranchia*, устроен следующим образом. Основной движущей силой является ресничный эпителий прежде всего жабр и затем околоротовых лопастей. И те, и другие расположены в мантийной полости; края мантии в типичном случае либо плотно прикладываются друг к другу, либо срастаются. В итоге мантийная

полость фактически открывается наружу всего лишь двумя рядом расположенными сифональными отверстиями.

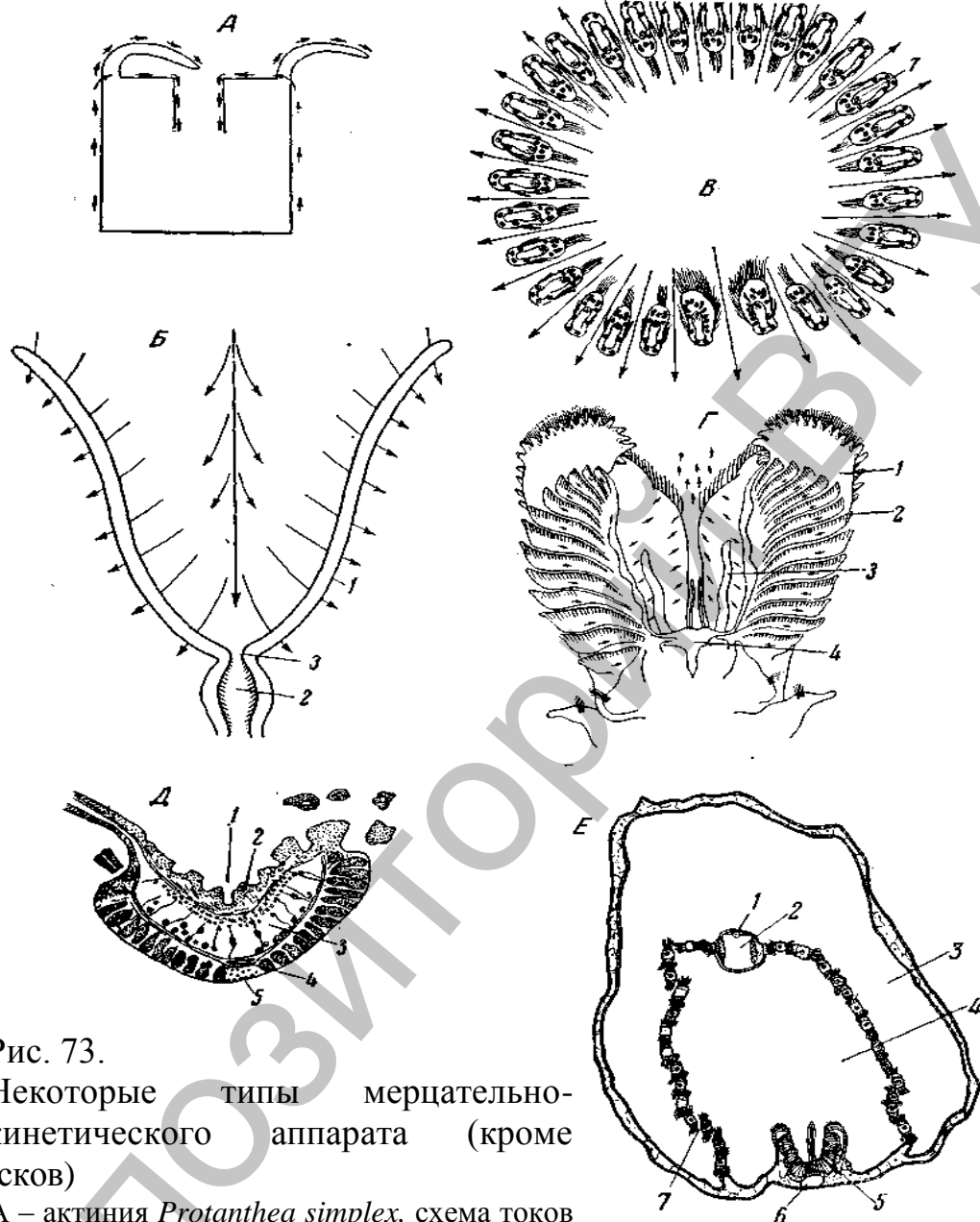


Рис. 73.
Некоторые типы мерцательно-гидрокинетического аппарата (кроме моллюсков)

А – актиния *Protanthea simplex*, схема токов воды на поверхности тела, вызываемых работой ресниц эктодермы (из Рах); Б – Bryozoa *Gymnolaemata*, схематический продольный разрез через венеч шупалец, показывающий направление токов воды; 1 – щупальца; 2 – глотка; 3 – рот (по Borg); В – *Flustrella* (Bryozoa, *Gymnolaemata*), поперечный разрез через венеч шупалец вблизи основания (по D. Atkins, из Нуман); Г – *Sabellaria spinulosa* (Polychaeta, Spiomorpha, *Hermellidae*), передний конец тела с вентральной стороны. Стрелками показаны направления токов воды, обусловленных работой ресниц; 1 – торчащие вперед лопасти, образованные сегментами проторакса и служащие ловчим аппаратом; 2 – ряды щупалец, сидящих на этих лопастях и покрытых мерцательным эпителием; 3 – пальпы; 4 – рот (по К.Е. Johansson); Д – *Cephalodiscus nigrescens* (Graptolithoidea), поперечный разрез через руку: 1 – мерцательная борозда; 2 – идущий по ее дну эктоневральный тяж; 3 – канал воротникового целома; 4 – кровеносный сосуд; 5 – спинной нерв (по Т. Gislén); Е –

Fragaroides aurantiaca (Ascidiae), поперечный разрез через жаберный мешок: 1 – спинной шнур; 2 – спинная аорта; 3 – перибранхиальная полость; 4 – жаберная кишка; 5 – эндостиль; 6 – подэндостильный сосуд (брюшная аорта); 7 – жаберные щели (из Grasse)

Третье отверстие, через которое высовывается нога, часто обращено в грунт и так или иначе с гидравлической точки зрения не дает себя знать. Наружный жаберный листок прирастает краем к мантии, внутренний – к ноге; позади ноги оба внутренних жаберных листка срастаются между собой. Благодаря этому вся мантийная полость, за исключением ее передней, окологротовой части, оказывается разделенной на два отдела – спинной и брюшной. Работа ресниц гонит воду по брюшной части мантийной полости вперед, ко рту; оттуда по спинной части вода идет назад, мимо мочевого, полового и анального отверстий, к выводящему сифону. Таким образом, мантийная полость представляет собой U-образно изогнутый канал, оба отверстия которого, засасывающее и выводное, расположены на заднем конце животного, у роющих форм торчащем из грунта. По всему пути вдоль жабр вода понемногу профильтровывается между жаберными нитями и проходит в спинной, выводной отдел мантийной полости. При этом пищевые частицы задерживаются на жабрах и вдоль этих последних постепенно перегоняются кпереди, к губным щупальцам и оттуда – ко рту, частично – прямо ко рту. Благодаря громадной поверхности мерцательного эпителия жабр и упорядочению создаваемых им токов, работа ресниц обеспечивает значительную сосущую силу, и пластинчатожаберные принадлежат к числу наиболее совершенных фильтраторов. Как строение жабр, так и детали устройства и расположения ресничек достигают у высших пластинчатожаберных высокой степени совершенства.

Ротовые лопасти, или пальпы, несут у большинства пластинчатожаберных функцию сортировки поступающих на их поверхность частиц: мелкие частицы направляются в рот, более крупные – сбрасываются в мантийную полость и в дальнейшем выводятся прочь через выводной сифон, благодаря перистальтике последнего (см. рис. 74, В), или, при его отсутствии, – благодаря резкому хлопанию створок раковины, как у Pectinidae.

Надсемейство Tellinacea (Eulamellibranchia) вторично вернулось к питанию донными отложениями, имея уже совершенный гидрокинетический аппарат и хорошо развитые сифоны (рис. 74, В). В этом случае для собирания донных отложений животное приближает к их поверхности свой вводной сифон, и верхний слой ила (пелоген) втягивается в мантийную полость силой тока воды, создаваемого жаберными ресничками. Другими словами, в соответствии с законом необратимости эволюции, при возвращении высших Lamellibranchia к питанию донными отложениями, прежде служившие для этого органы не восстанавливаются, и прежняя функция осуществляется новым путем.

Среди улиток использование мерцательно-вододвижущего аппарата для привлечения пищи независимо возникло по меньшей мере в пяти различных семействах переднежаберных: у сидячих Calyptraeidae Vermetidae и Capulidae и у свободноподвижных Turritellidae и Struthiolariidae (рис. 74, Г–Е).

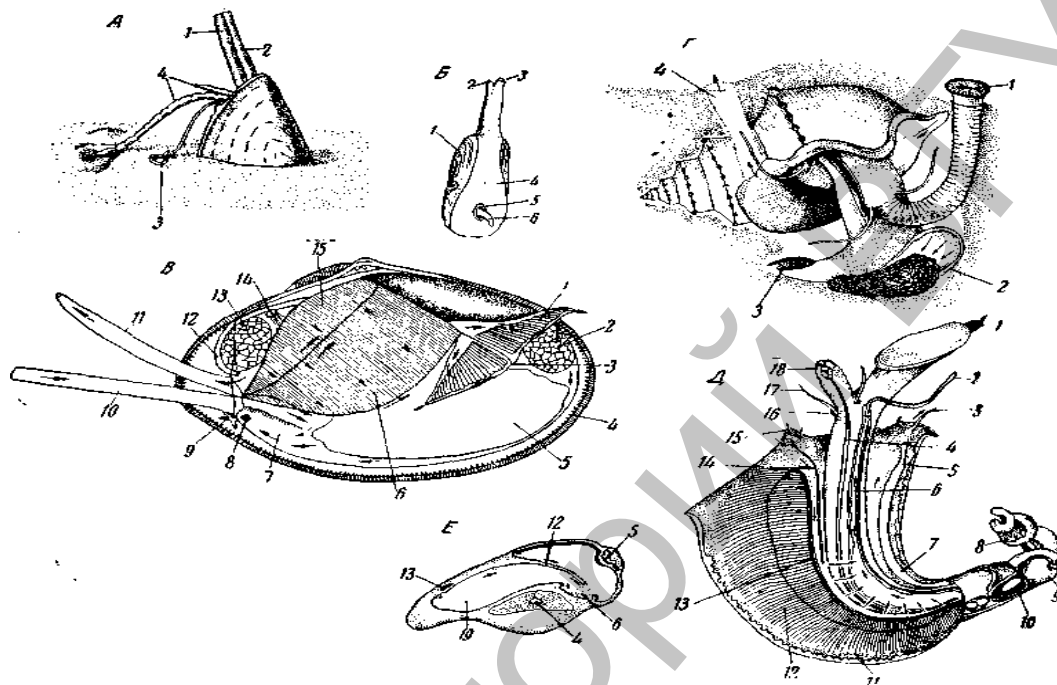


Рис. 74. Некоторые типы мерцательно-гидрокинетического аппарата
МОЛЛЮСКОВ

А – *Yoldia limatula* (Bivalvia Protobranchia), собирающая наилок при помощи придатков ротовых лопастей: 1 – вводной сифон; 2 – выводной сифон; 3 – сифональные щупальца; 4 – снабженные собирательной бороздой щупальца ротовых лопастей (по Lang); Б – *Saxicava arctica* (Eulamellibranchia), вид с брюшной стороны: 1 – раковина; 2 – выводной сифон; 3 – вводной сифон; 4 – сросшаяся мантия; 5 – переднее отверстие мантии; 6 – нога (из Pelseneer); В – *Tellina tenuis* (Eulamellibranchia), вид справа, после удаления правой створки раковины и правой лопасти мантии: 1 – ротовые лопасти; 2 – передний мускул-замыкатель; 3 – рот; 4 – край мантии; 5 – нога; 6 – внутренний листок правой жабры; 7 – желоб мантийной полости, отводящий кзади отброшенные ротовыми лопастями частицы; 8 – комок таких частиц (в дальнейшем они выводятся наружу перистальтическими движениями вводного сифона); 9 – переkreщенные мышцы мантии; 10 – вводной сифон; 11 – выводной сифон; 12 – задняя кишка; 13 – задний мускул-замыкатель; 14 – задний ретрактор ноги; 15 – наружный листок жабры, стрелки указывают направление токов воды (по Yonge); Г – *Struthiolaria papulosa* (Prosobranchia Taenioglossa Strombacea), в нормальном положении зарывшаяся в грунт, успевшая проделать ход для выходящего тока и проделывающая хоботом отверстие для входящего тока; 1 – сильно вытянутый хобот; 2 – нога; 3 – крышечка; 4 – канал для выходящего тока, проделанный в грунте; Д – *Struthiolaria*, вынутая из раковины, мантийная полость

вскрыта вдоль ее правой стороны; E – она же, схематичный поперечный разрез через мантийную полость;

1 – крышечка; 2 – пенис; 3 – мантийные щупальца; 4 – пищевод; 5 – задняя кишка; 6 – борозда, проводящая пищу к основанию головы; 7 – средняя кишка; 8 – печень; 9 – желудок; 10 – мешок хрустального столбика; 11 – гипобранхиальная железа; 12 – ктенидий; 13 – ось ктенидия; 14 – осфрадий; 15 – сифональная лопасть мантии; 16 – глаза; 17 – головные щупальца; 18 – хобот; 19 – приводящий отдел мантийной полости (по Morton)

Во всех этих случаях происходит смена функции, и для привлечения пищи начинает использоваться мерцательный покров ктенидиев, первоначально служащий лишь для обновления воды вокруг жабр. В крайних случаях (у Calyptraeidae) ктенидии в значительной мере утрачивают дыхательную функцию, переходящую к стенкам мантийной полости, как это имеет место и у многих Lamellibranchia. При этом, как и у двустворчатых, лепестки ктенидиев вытягиваются в длинные нити, что служит к усилению их работы по созданию тока воды.

10.3. Защитные приспособления кинобласта

Образуя наружный слой тела животного, отграничивая его внутреннюю среду от наружной, кинобласт защищает организм от многообразных вредных воздействий внешней среды. Прежде всего он защищает внутреннюю среду от проникновения в нее различных вредных веществ и препятствует выходу из тела нужных этому последнему веществ. Далее, он защищает организм от проникновения различных живых и неживых частиц, от активного нападения врагов, от разрушения грубыми механическими воздействиями.

Морфологически все эти функции выражаются, прежде всего, в правильном эпителиеобразном расположении клеток кинобласта у низших Metazoa и клеток эпидермиса или наружного эпителия кожи (являющегося одним из производных кинобласта) – у вышестоящих форм. Дальнейшее морфологическое выражение защитная функция кинобласта находит в образовании желез, кутикулы и пограничных пластинок. И оформленные секреты желез, и кутикула, и базальные пограничные пластинки в отдельных случаях могут, помимо защитной, приобретать также и опорную функцию, давая начало наружному скелету, а при дальнейшем осложнении организации – иногда и частям внутреннего скелета. Наконец, очень часто защитная функция эпидермиса усиливается благодаря интеграции его с нижележащими слоями, большей частью фагоцитобластического происхождения, образующими кутис (cutis) – соединительно-тканый слой кожи или в других случаях – кожно-мышечный мешок. Степень развития такого кожного покрова смешанного происхождения стоит в отрицательной корреляции с развитием кутикулы.

Эпителиеобразное расположение клеток эпидермиса является общим правилом, это тот минимум функциональной структуры, который необходим для выполнения основной, ограничивающей роли наружного покрова. У части Acoela, обособленность эпидермиса от остальной паренхимы еще невелика. Его клетки не отделены от лежащей под ним паренхимы ни пограничной пластинкой, ни решеткой кожных мышц; пограничная пластинка у Acoela вообще отсутствует, мышечные волокна кожной мускулатуры у многих Acoela залегают интраэпителиально. Базальные концы эпителиальных клеток в некоторых случаях не образуют гладкой поверхности и вдаются между клетками паренхимы (рис. 75, А). Из этого примитивного типа легко выводятся четыре основных типа эпидермиса Bilateria.

1. Погруженный эпителий (рис. 75, Б). Апикальные части клеток слагаются в правильную эпителиальную пластинку, в которой иногда имеются, иногда отсутствуют клеточные границы. Наоборот, базальные концы клеток остаются независимыми друг от друга и включены в подлежащую ткань, не образуя обособленной от этой последней поверхности. Кожные мышцы остаются эпителиальными, располагаясь в эпителиальной пластинке, или обособляются от эпидермиса и ложатся на нижней поверхности эпителиальной пластинки.

Этот тип эпителия свойствен многим турбелляриям – из отрядов Acoela, Allocoela и Triclada, всем паразитическим плоским червям и единичным формам из других групп. У всех этих форм, кроме бескишечных турбеллярий, эпителиальная пластинка бывает отграничена от нижележащих тканей базальной перепонкой. Погруженный эпителий паразитических платод отличается высокой степенью специализации.

2. Немертиновый эпителий, свойственный номертинам и в несколько отличной форме – части Acoela и других примитивных турбеллярий (рис. 75 В, Г).

В этом случае эпителиальные клетки состоят из расширенных апикальных частей, слагающихся в сомкнутую эпителиальную пластинку, и узких, иногда ветвящихся базальных отростков, достигающих до пограничной пластинки или до решетки кожных мышц. Пространство между этими отростками заполнено железистыми клетками, клетками и волокнами опорного типа, нервными клетками и т.п. Таким образом, и здесь эпидермис слабо обособлен на базальной стороне от глубже лежащих тканей, но здесь он входит в состав своеобразного кожного покрова, в образовании которого участвуют и элементы периферического фагоцитобласта.

3. Обособленный однослойный эпителий, свойственный большинству беспозвоночных (рис. 75, Д). В этом случае клетки эпидермиса принимают правильную призматическую форму, основания их подравниваются так же, как уже выравнены вершины. У Goelenterata и

Асоела его клетки являются эпителиально-мышечными. У вышестоящих форм они дифференцируются на эпидермальные, остающиеся в эпителиальной связи между собой, и мышечные, утрачивающие связь с эпителием и располагающиеся под его базальной поверхностью. Среди кишечнополостных и бескишечных турбеллярий можно наблюдать промежуточные стадии этой дифференцировки.

Наличие у Асоела всех трех первых типов эпидермиса, и постоянное отсутствие у них базальной перепонки показывает, что эта группа стоит очень недалеко от той ступени организации, на которой шло первоначальное обособление кинобласта и выработка основных типов эпидермиса.

4. Последний из основных типов эпидермиса представляет многослойный эпителий, свойственный позвоночным, а из беспозвоночных – одним Chaetognatha (рис. 75, E). Этот тип эпидермиса представляет осложнение и усовершенствование предыдущего типа, «нормального» эпителия.

Наружный эпителий бывает ограничен от нижележащих тканей базальной перепонкой (пограничной пластинкой из основного вещества). Нет ее только у Turbellaria Асоела и, у некоторых Macrostomida. Базальная перепонка, часто обладающая значительной прочностью, может стать основной опорой кожи. У многих турбеллярий и Monogenea за счет базальной перепонки эпителия половых протоков образуются шипы, стилеты и другие твердые части копулятивного аппарата, которые обычно ошибочно считают производными кутикулы.

Существенную роль в защитной функции кинобласта играют кожные железы, слизистые и белковые, весьма многочисленные у кишечнополостных, турбеллярий, немуртин, аннелид, моллюсков и многих других. Обычно это одноклеточные, бокаловидные или грушевидные железы, разбросанные по всей поверхности кожи или собранные в комплексы. Особенно постоянным у низших червей является головной комплекс желез, свойственный плоским червям, немуртинам и многим личинкам аннелид. При погруженном эпителии все железистые клетки лежат в глубине паренхимы, и лишь протоки их пронизывают эпителиальную пластинку. При прочих типах эпидермиса часть железистых клеток входит в состав эпителия (дермальные железы), другие клетки погружаются под основную пластинку и лишь протоки их пронизывают эпителий (аденальные железы). Помимо защитной функции, кожные железы принимают на себя множество других: участие в локомоторной функции (например, железы подошвы наземных турбеллярий и брюхоногих улиток) и в прикреплении к субстрату (клейкие железы многих полипов и червей), участие в нападении на добычу (головные железы турбеллярий), выделение светящегося секрета (например у *Chaetopterus* из Spiomorpha).

У турбеллярий часть слизистых желез вырабатывает секрет в виде оформленных зерен, шариков или палочек, известных под именем г и а л о и д о в; в своей наиболее совершенной форме они называются р а б д и т а м и (рис. 76, Б и В). Выбрасываемые из клеток на врага или добычу гиалоиды прилипают к нему, набухают, заклеивают и лишают свободы движения. За пределами турбеллярий рабдитные железы известны в эпителии хобота немертин. Еще более совершенный продукт выделения клеток эпидермиса представляют стрекательные капсулы квидарий (рис. 76, А).

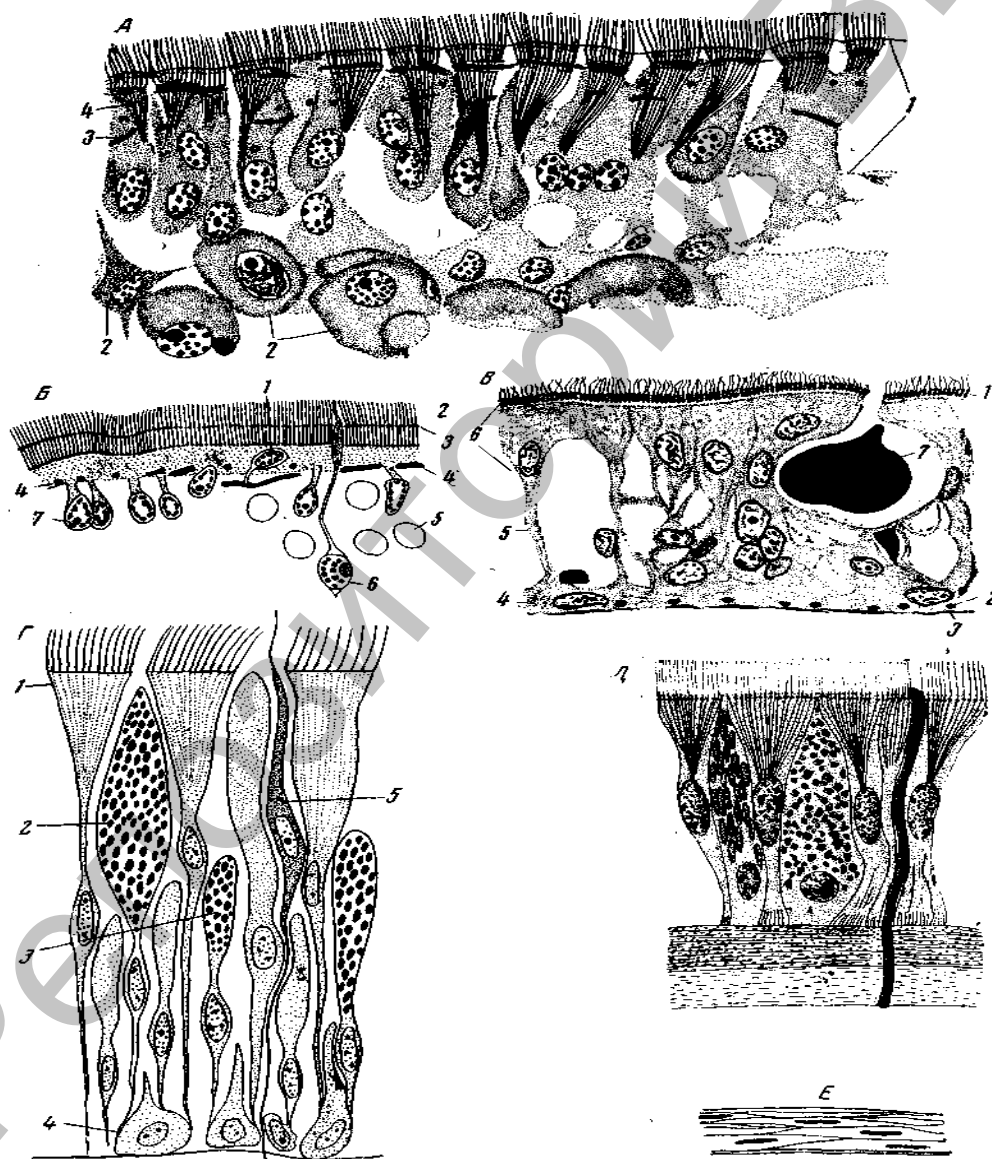


Рис. 75. Основные типы строения кожного эпителия

А – эпителий, не обособленный от подлежащей ткани (паренхимы) – *Oligochoerus erythropthalmus* (Turbellaria Acoela): 1 – эпителиально-мышечные клетки; 2 – паренхимные клетки; 3 – мышечные волокна в эпителиально-мышечных клетках; 4 – базальный аппарат ресниц (по Беклемишеву) Б – погруженный эпителий *Oligochoerus bakuensis*; 1 – ядросодержащая часть мышечной клетки, сохранившая в виде исключения эпителиальное

положение; 2 – ресницы; 3 – эпителиальная пластинка; 4 – волокна кожных мышц; 5 – контуры ядер паренхимных клеток; 6 – чувствительная клетка; 7 – погруженные в паренхиму ядра эпителия (ориг.); В – немертиновый эпителий *Nemertoderma bathycola* (*Turbellaria Acoela*): 1 – базальный аппарат ресниц; 2 – кольцевые мышцы кожи; 3 – продольные мышцы кожи; 4 – базальный слой эпителиальной плазмы; 5 – ножки клеток; 6 – тела эпителиальных клеток; 7 – кожная железа (по Steinbock); Г – схема строения эпителия немертины: 1 – кроющие мерцательные клетки; 2 и 3 – железистые клетки; 4 – базальные, запасные клетки; 5 – чувствительные клетки; Д – наружный эпителий обычного типа, *Cryptocelides loveni* (*Polyclada*), кроме кроющих мерцательных клеток, видны две эпителиальные железистые клетки (в том числе одна рабдитная), а также проток лежащей глубже (аденальной) одноклеточной железы (по S. Вок); Е – многослойный эпителий *Sagitta* (*Chaetognatha*) (ориг.)

Особое морфологическое значение кожные железы приобретают в том случае, если выделяемый ими защитный секрет затвердевает и образует постоянные защитные образования. В некоторых случаях (многие полихеты и другие) эти защитные образования не соединены органически с телом животного и носят характер домиков. Мы можем проследить их эволюцию, начиная от простого применения секрета кожных желез для смазывания субстрата, по которому движется животное. Так, многие турбеллярии при ползании оставляют за собой слизистые нити, иногда турбеллярия может висеть на подобной нити, прикрепленной к какому-либо вышележащему предмету. Двигаясь в толще грунта, немертины, многие полихеты, наземные олигохеты выстилают слизью стенки прокладываемого хода и этим облегчают себе движение, уменьшая трение и защищая кожу от повреждения частицами грунта; фактически внутри хода создается слизистая трубка. У многих форм (например у *Nereis virens*) такой ход превращается в постоянное жилище, норку, высланную слизью и несущую не только защитную функцию, но и гидрокинетическую, играя роль струнаправляющего приспособления.

Вообще домики полихет представляют все переходы от временных и непрочных слизистых трубок к прочным и постоянным трубкам, образованным при участии склеенных вместе посторонних предметов (*Onuphis conchilega* из *Eunicomorpha* и другие) или из одного секрета, как, например, известковые трубки *Serpulidae*, достигающие большой прочности и у *Spirorbiti* – большой правильности форм. Трубки *Terebellomorpha* и *Serpulimorpha* образуются при участии секрета желез так называемых брюшных щитов торакса. *Serpulidae*, а также некоторые другие полихеты, никогда не покидают свою трубку и вынутые отсюда гибнут. Аналогичные ряды развития можно обнаружить и в других группах водных животных.

У крыложаберных стенки домиков образованы затвердевшим секретом кожных желез головного щита и слагаются из характерных, веретенообразных отдельностей. *Pogonophora* имеют по всей длине туловища большое количество многоклеточных, колбообразных желез,

глубоко вдающихся в целом, и, очевидно, служащих для выделения секрета, из которого строятся трубки этого животного.

В других случаях животное остается прочно соединенным с выделенными защитными образованиями, которые превращаются, таким образом, в часть тела. Прежде всего таковы перисарк гидроидов, затем скелет *Hexacorallia* и, наконец, раковины моллюсков и плеченогих.

Скелет *Hexacorallia* образован из углекислой извести (арагонита) и представляет выделение эпидермиса подошвы полипа. Поэтому в онтогенезе первой его частью является пластинка, подстилающая подошву. Затем подошва образует ряд радиальных складок, вдающихся в камеры полипа, и между обоими листками каждой складки выделяется известковая пластинка – склеросепта. Число и расположение склеросепт зависит от числа и расположения камер.

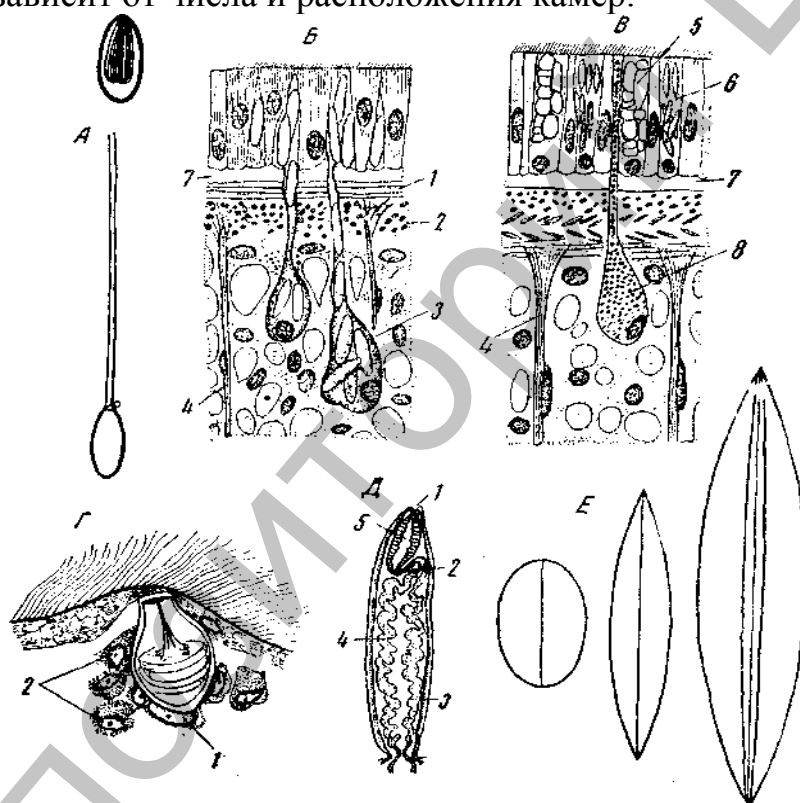


Рис. 76. Активно защитные приспособления эпидермиса

А – стрекательные капсулы (глутинанты) гидры *Pelmatohydra oligactis* до и после выбрасывания нити (из Kukenthal); Б–В – расположение рабдитов в коже *Triclada* (Б) и *Polyclada* (В): 1 – кольцевые мышцы кожи; 2 – продольные мышцы кожи; 3 – аденальные рабдиты; 4 – дорсовентральные мышцы; 5 – кожная железа; 6 – дермальные рабдитные клетки с рабдитами в протоплазме; 7 – базальная мембрана эпидермиса; 8 – аденальная железа (из Benham); Г – клеточники; малая пенетранта гидры (*Hydra vulgaris*) в коже турбеллярии *Microstomum lineare* (Macrostomida):

1 – книдобласт; 2 – клетки мезенхимы турбеллярии (по J. Meixner); Д – продольный разрез дорсального сосочка *Aeolis* (*Opisthobranchia*) с книдосаком: 1 – наружное отверстие книдосака; 2 – соединительный проток между веткой печени и

книдосаком; 3 – эпидермис; 4 – ветка печени; 5 – книдосак (по Pelseneer); E – *Convoluta psammophila* (Acoela), три стадии развития сагиттоцисты (по В.Н. Беклемишеву)

Кольцевая складка подошвы, вдающаяся внизу внутрь тела полипа и концентрическая его наружной стенке, таким же образом выделяет теку. Аналогичным образом возникают и другие части, останавливаясь на которых мы не будем. Существенно то, что весь этот скелет, топографически в значительной мере внутренний, морфологически является наружным: все его элементы выделяются исключительно наружной поверхностью эпидермиса, вдающегося внутрь тела разнообразными складками.

Из всех моллюсков наиболее примитивным типом защитных приспособлений покровов обладают, по-видимому, *Solenogastres*. Вся дорсальная сторона их тела покрыта кутикулой; у некоторых видов она тонка и несет на поверхности обизвествленные спикулы, выделенные каждая одной эпидермальной клеткой. У других видов кутикула толста и в толще ее залегают многочисленные спикулы. Брюшная борозда и рудиментарная нога неомений во всех случаях лишены кутикулы и покрыты мерцательным эпителием.

Loricata представляют следующую стадию в эволюции раковины: на определенных участках спинной стороны, дифференцировавшихся как сегменты раковинной железы, все клетки стали выделять известь и дают начало пластинкам раковины. К этому известковому слою перешла основная защитная функция, кутикула сохранилась на поверхности раковины в виде периострака. Периострак и *tegmentum* пронизаны органами чувств, эстетамы, в чем можно видеть след происхождения раковины из совокупности отдельных спикул. Раковина состоит из 4 слоев: *periostracum*, *tegmentum*, *articulamentum*, *hypostracum*. Пластинки ее подвижно сочленены между собой. На периферии спинной стороны, в области *perinotum*, кутикула хитонов сохранила приблизительно то же строение, какое она имеет у соленогастров.

У *Conchifera* раковина покрывает уже всю спинную сторону мантии и больше не пронизана эстетамы; она состоит всего из трех слоев – *periostracum*, призматический и перламутровый слой и представляет единое монолитное образование. Наиболее примитивной известной нам формой раковины *Conchifera* являются ложкаобразные или колпачкообразные раковины *Tryblidiida*. Метамерные мышечные отпечатки, нередко представленные восемью парами, может быть, указывают, что такая раковина возникла слиянием, восьми пластинок раковины примитивных *Loricata*.

Раковина моллюсков несет защитную функцию, а также служит местом прикрепления мышц. У ряда брюхоногих из разных отрядов, в том числе у большинства заднежаберных, и у всех современных двужаберных

головоногих раковина обрастает мантией и становится внутренней. При этом она теряет защитную функцию, но может сохранить опорную (многие Decapoda Dibranchiata) и гидростатическую функцию. В других случаях она становится рудиментарной и в конечном итоге полностью редуцируется (Octopoda, очень многие Gastropoda). В некоторых рядах брюхоногих раковина редуцируется и не проходя стадии внутренней раковины (киленогие – Taenioglossa Heteropoda и другие). Имеются случаи редукции раковины и среди хитонов.

Мы видим многочисленные случаи исчезновения раковины или превращения ее во внутренний скелет в тех классах моллюсков, где основной ее функцией является защитная. Действительно, наряду с тенденцией к созданию раковин, панцирей и других приспособлений к пассивной защите, во всем животном царстве столь же распространена и противоположная тенденция к облегчению веса тела, нередко в связи с переходом к активной защите, связанной с усовершенствованием нервно-чувствительного и локомоторного аппаратов. У пластинчатожаберных к защитной функции раковины присоединяется вторая, не менее существенная функция – струенаправляющая, т.е. участие в регулировании тока воды, притекающего ко рту и жабрам; в связи с этим редукция раковины у Lamellibranchia происходит крайне редко, например при переходе струенаправляющей функции к стенкам норки или выстилающей ее известковой трубки (Teredinidae, Clavagellidae) или при обрастании раковины наружной складкой мантии (*Chlamydoconcha* и др.).

Вторым типом защитных образований (наряду с секретами кожных желез) являются кутикулы. Кутикулой называют покрывающий поверхность эпителия защитный слой, представляющий не продукт выделения, а результат перерождения наружных слоев протоплазмы эпителиальных клеток. Впрочем, в ряде случаев отличить кутикулу от секрета трудно, и некоторые защитные образования возникают в результате совокупного действия обоих процессов: секреции и образования кутикулы.

Несомненная кутикула впервые появляется у паразитических плоских червей и развивается у низших червей более или менее параллельно с редукцией мерцательного эпителия и ограничением его площади. Поэтому у турбеллярий она полностью отсутствует, у гастротрих и коловраток развита хорошо в тех местах тела, где отсутствует мерцательный эпителий. У гастротрих кутикула образует множество иногда весьма причудливых придатков в виде волосков, шипиков и чешуек. Наибольшего развития среди сколецид она достигает у киноринх и нематод. Кутикула киноринх образует расчлененный на кольца наружный скелет, отчасти напоминающий таковой членистоногих.

Кутикула нематод, несмотря на свою часто значительную толщину, гибка и остается нерасчлененной. Рост нематод и киноринх сопровождается во многих случаях сбрасыванием старой кутикулы, т.е. линькой, напоминающей линьку членистоногих. Есть ряд аналогий между кутикулой нематод и членистоногих в деталях: в строении чувствительных волосков и т.п. Тонкой и сравнительно просто устроенной кутикулой обладают аннелиды. Ни у нематод, ни у аннелид кутикула хитина не содержит.

Большого развития достигает кутикула на поверхности цистидов мшанок, образуя наружный скелет этих последних; она содержит хитин, и у *Stenolaemata* и отчасти *Gymnolaemata* – обызвествлена. Однако высшую точку в смысле использования кутикулы в качестве наружного скелета, несомненно, представляют членистоногие.

Характернейшую особенность членистоногих представляет сплошная кутикула, дифференцированная на более толстые, твердые и негибкие склериты, являющиеся компонентами наружного скелета, и более тонкие и гибкие соединительные перепонки. Кутикула членистоногих состоит из хитина и протеина-артроподина. В склеритах этот последний уплотнен (склеротизован) благодаря дублированию его о-хинонами, происходящему вскоре после линьки. У многих ракообразных, у *Diplopoda* и некоторых

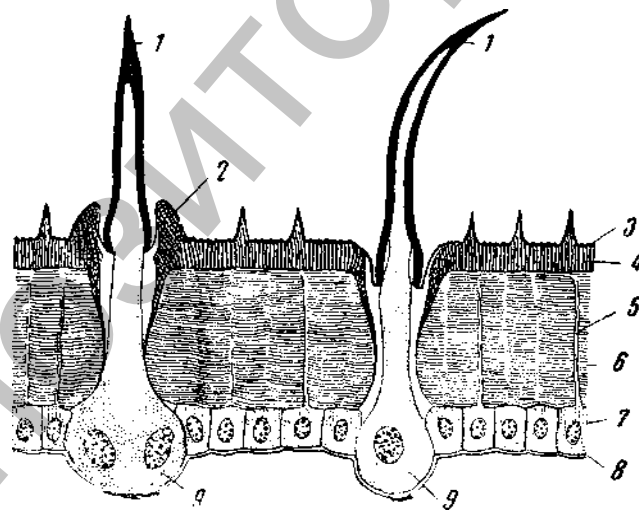


Рис. 77. Схема разреза через кожу насекомого

1 – волоски; 2 – азальное кольцо волоска; 3 – эпикутикула; 4 – экзокутикула; 5 – псевдопоры; 6 – эндокутикула; 7 – эпидермис; 8 – основная перепонка эпидермиса; 9 – трихогенные клетки (из Weber)

личинок насекомых в кутикуле отлагаются значительные количества минеральных солей, в основном – углекислого кальция, но обызвествленная кутикула почти лишена артроподина. Тонкая структура

кутикулы, в особенности в склеритах, вообще чрезвычайно сложна (рис. 77) и обеспечивает ей весьма совершенные механические свойства.

10.4. Дыхательные приспособления кинобласта

Громадное большинство животных обладает аэробным дыханием и, следовательно, нуждается в притоке кислорода из внешней среды к клеткам и тканям и в удалении углекислоты. У мелких организмов, даже и неподвижных, эти процессы могут совершаться при помощи одной диффузии. Гидра не нуждается в специальных дыхательных приспособлениях, так как почти все клетки ее тела находятся в непосредственном соприкосновении с окружающей водой, которая омывает не только эктодерму, но и энтодерму, проникая через рот в гастральную полость; здесь имеется лишь тканевое дыхание, и нет обособленных дыхательных органов. В таком же положении находятся и многие другие низшие многоклеточные – гидроиды, большинство сколецид, а также ряд карликовых форм из вышестоящих групп.

С увеличением размеров тела одна диффузия обеспечить дыхание больше не может, и возникают те или иные механизмы, увеличивающие интенсивность газообмена выше тех пределов, которые может обеспечить одна диффузия. Все такие механизмы составляют дыхательные приспособления в широком смысле слова. Они делятся на три группы: 1) наружные дыхательные приспособления, усиливающие приток кислорода из внешней среды к дыхательной поверхности животного и удаление с этой поверхности углекислоты; 2) прямые дыхательные приспособления, облегчающие прохождение газов через пограничные эпителии животного; 3) внутренние дыхательные приспособления, обеспечивающие перенос кислорода от пограничного (дыхательного) эпителия к потребляющим тканям. Наружные дыхательные приспособления при помощи дыхательных движений создают потоки воды или воздуха, омывающие все тело животного или специализированные дыхательные эпителии. Прямые дыхательные приспособления выражаются, во-первых, в наличии специфической функциональной структуры дыхательных эпителиев, увеличивающей их проницаемость для кислорода и углекислоты, и, во-вторых, в увеличении поверхности видоизмененных таким образом эпителиев. Прямые дыхательные приспособления входят, как правило, в состав настоящих дыхательных органов и рассматриваются ниже.

У губок и кишечнополостных животных встречаются только наружные дыхательные приспособления, и прежде всего в виде гидрокинетических органов.

У менее подвижных водных животных наружные дыхательные приспособления встречаются как правило. Большинство таких животных создает вокруг себя токи воды. Создаются они теми же способами, которые служат и для передвижения животных: движением ресниц, мышечными движениями всего тела (например, *Nereis*, *Tubifex*, личинки *Chironomidae*) или его придатков (например, многие ракообразные). Очень сильно развиты и разнообразны мерцательно-гидрокинетические приспособления у иглокожих, среди *Eleutherozoa* – у звезд и ежей. В состав вододвижущего аппарата, кроме вододвижущих органов, могут входить и струенаправляющие приспособления, как мы видели на примере двустворчатых и асцидий.

В большинстве случаев создаваемые животным токи воды имеют для него, как мы уже видели, разностороннее значение: они приносят кислород, пищу (у большинства фильтраторов и седиментаторов) или запахи пищи (некоторые полихеты). Однако в ряде случаев их функция чисто дыхательная (например, у *Tubificidae*, являющихся исключительными илоедами).

Широкое распространение настоящие дыхательные органы получают только у полихет. Жабры полихет бывают двух основных типов: кровяные и целомические. И те, и другие представляют торчащие в воду, большей частью разветвленные, выросты стенки тела. Наиболее типичные кровяные жабры – гребенчатые параподиальные жабры *Eunicidae* (рис. 78, А). У сидячих полихет они встречаются чаще, чем у бродячих. Все кровяные жабры характеризуются богатым разветвлением кровеносных капилляров. Наоборот, в коже целомических жабр кровеносных капилляров не бывает. Они свойственны тем формам, у которых роль внутренней дыхательной среды играет не кровь, а полостная жидкость, как, например, *Nephtyidae*, *Glyceridae*, *Capitellidae* и т.п. Многие полихеты, в особенности блуждающие, вообще лишены жабр (*Nereidae*, *Phyllodoceidae* и многие другие), причем это отсутствие в одних случаях является следствием редукции, а в других быть может и первичным. У *Nereis* функцию дыхательных органов выполняют параподии, а также обособленные участки эпителия спинной и брюшной стороны сегментов тела, пронизанные густой сетью кровеносных капилляров.

У олигохет и пиявок параподиальные и головные жабры, свойственные полихетам, отсутствуют, но у ряда отдельных форм из обоих классов возникли вторичные жабры (рис. 78, Б, В), также представляющие выросты стенки тела и иногда снабженные весьма совершенной системой приносящих и выносящих сосудов (*Branchellion* из *Rhynchobdellea*). Из пиявок жабры имеются у многих *Ichthyobdellidae* (*Rhynchobdellea*), из олигохет – у отдельных форм из разных семейств (*Dero* и другие).

Первичные жабры моллюсков, или ктенидии (рис. 79) гребенчатой формой отчасти напоминают параподиальные жабры Eunicidae, однако имеют по 2 ряда лепестков. Подобно жабрам полихет, ктенидии хитонов также расположены метамерно по бокам туловища, и предположение о гомологии их жабрам полихет очень соблазнительно. *Neopilina* имеет 5 пар метамерных жабр, несущих по одному ряду хорошо развитых лепестков.

Ктенидии трех первых пар имеют, кроме того, по второму ряду лепестков, однако рудиментарных. У других моллюсков ктенидиев бывает одна пара, кроме *Nautilus*, имеющего 2 пары. Подвергаются редукции ктенидии у большинства соленогастров, у ряда специализованных групп улиток и у части Lamellibranchia (отряд Septibranchia) (рис. 80, Г). Своеобразную эволюцию претерпевают ктенидии у большинства пластинчатожаберных и у некоторых Prosobranchia. Из пластинчатожаберных только у Protobranchia ктенидии сохраняют свою обычную форму (рис. 79, Г; рис. 80, Л). В других отрядах этого класса они разрастаются во всю длину мантийной полости, и лепестки их вытягиваются в длинные, сложенные пополам нити (отряд Filibranchia, рис. 80, Б). При дальнейшем развитии эти нити сливаются между собой и образуют пластинчатые, сетчатые жабры, характерные для наиболее многочисленного отряда Eulamellibranchia (рис. 80, В). Впрочем, как уже упомянуто выше, основной функцией жабр высших двустворчатых является вододвигательная и фильтровальная, и самое превращение жабр из ктенидиальных в пластинчатые очевидно обусловлено колоссальным возрастанием их вододвигательной функции, вызвано переходом от сбора донного детрита к питанию при помощи фильтрации. При этом соответственного усиления дыхательной функции жабр не произошло, да оно и не требуется, так как общая интенсивность обмена веществ Eulamellibranchia вряд ли существенно выше таковой Protobranchia.

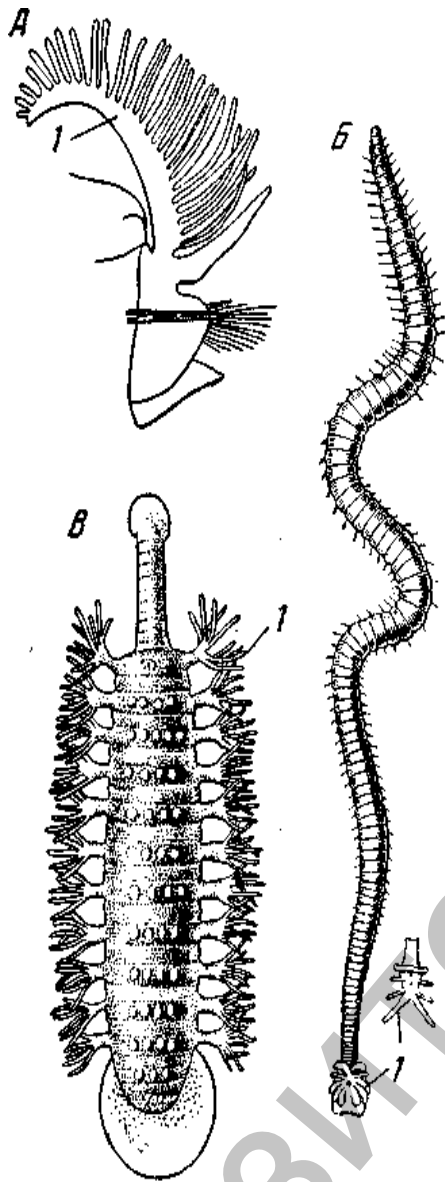


Рис. 78. Жабры аннелид
 А – кровяные параподиальные жабры *Eunice aphroditoides* (Polychaeta); Б – анальные жабры у *Dero incisa* (Oligochaeta, Naididae); В – боковые жабры у *Ozobranchus jantseanus* (Hirudinea Ichthyobdellidae) (по Ока); 1 – жабры

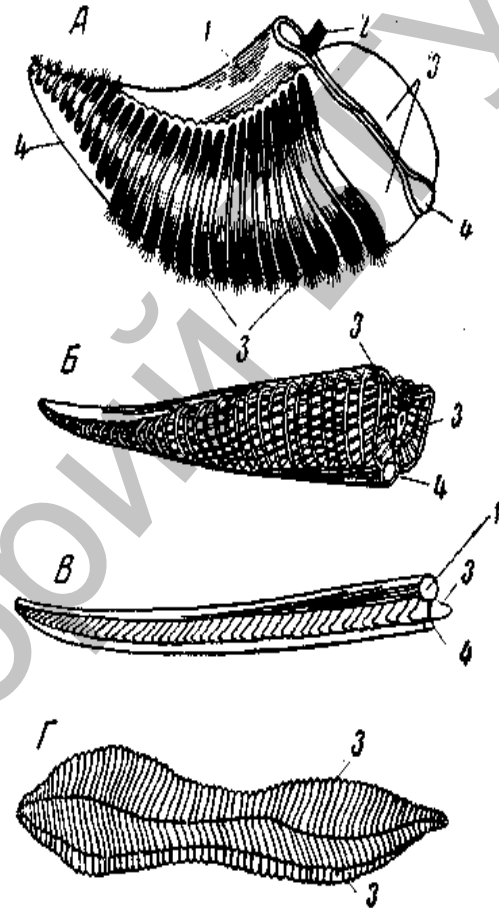


Рис. 79. Ктенидии моллюсков, полусхематически (по Ray-Lankester)
 А – *Chiton*; Б – *Sepia*; В – *Fissurella*; Г – *Nucula*; 1 – приносящий жаберный сосуд; 2 – продольный мускул жабры; 3 – парные жаберные листочки; 4 – выносящий жаберный сосуд

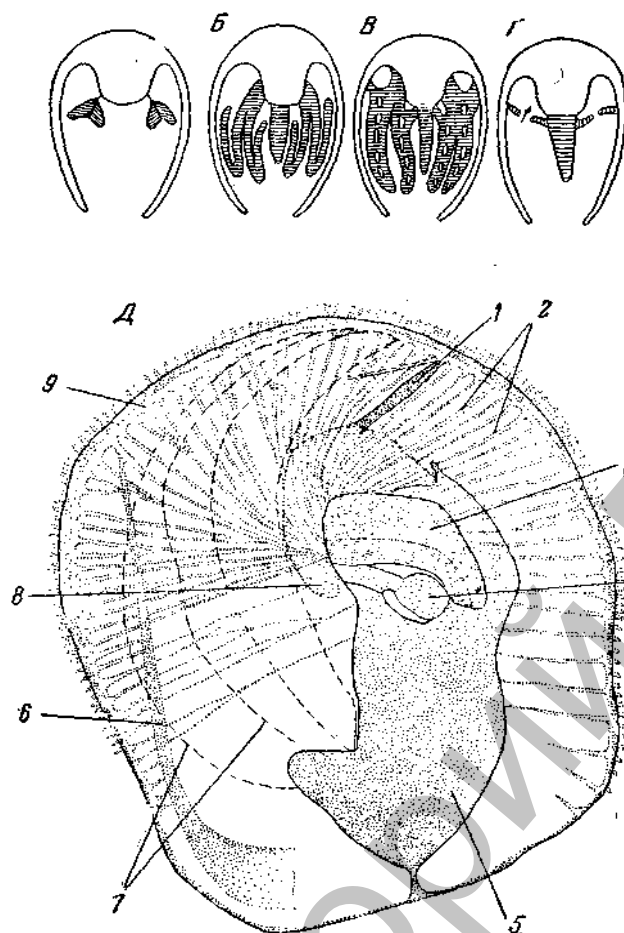


Рис. 80. Жабры Bivalvia

Схематические поперечные разрезы тела в области жабр. А – Protobranchia; Б – Filibranchia; В – Eulamellibranchia; Г – Septibranchia (по Hescheler); Д – переход дыхательной функции к мантии; сильное развитие кровеносных сосудов мантии молодой устрицы (*Ostrea lurida*) 1 – дополнительное сердце (сократимый участок мантийного сосуда); 2 – радиальные сосуды; 3 – мускул-аддуктор раковины; 4 – сердце; 5 – внутренности; 6 – отводной канал мантийных сосудов; 7 – очертания жабр, видимых сквозь мантию; 8 – почка; 9 – краевой кровеносный синус мантии (по Hopkins)

В ряде случаев происходит даже ослабление дыхательной функции жабр, что видно из обеднения их кровеносными сосудами; в таких случаях дыхательная функция частично переходит к мантии, кровоснабжение которой соответствующим образом усиливается и видоизменяется (например, у устриц *Ostrea lurida*, рис. 80, Д). Таким образом, эволюция жабр Lamellibranchia характеризуется частичной или полной сменой функции и в последнем случае субституцией их в качестве дыхательных органов стенками мантийной полости.

Предположение о гомологии между жабрами членистоногих и параподиальными жабрами полихет очень соблазнительно. Особенно правдоподобным оно представляется, если принимать экзоподит и эндоподит раздвоенной конечности ракообразных за гомологи спинной и брюшной ветви параподии полихет, как это делали многие, большей

частью старые авторы. Само по себе предположение о гомологии ног членистоногих параподиям полихет правдоподобно и подтверждается сходством наружной мускулатуры примитивных конечностей членистоногих и параподии полихет. Но некоторые авторы, как, например, R. Snodgrass (1938), отрицают даже и эту гомологию; и хотя точка зрения Snodgrass является крайностью и мало обоснована, вопрос о гомологии жабр обеих групп остается пока открытым.

Жабрами обладают личинки многих живущих в воде насекомых. В большинстве случаев это вторичные жабры, представляющие листовидные или нитевидные выросты стенки тела, расположенные в самых разнообразных местах. Так, несомненно, вторичными являются все жабры личинок двукрылых. Однако наряду с этим некоторые из жаберных придатков личинок стрекоз, поденок и веснянок A. Handlirsch считает видоизмененными брюшными конечностями (рис. 81, Б, В) или же эпиподитами грудных ног (личинка веснянки *Taeniopteryx*, рис. 81, А). И действительно, трахейные жабры поденки *Ephemera vulgata* возникают из зачатков брюшных конечностей зародыша; трахейные жабры личинок *Sialis* и некоторых других водных личинок сетчатокрылых (рис. 81, В) и жуков, членистые и похожие на ноги, также являются, вероятно, производными конечностей. Если бы принять взгляд Гандлирша о первичной земноводности стрекоз, поденок и веснянок, нахождение у них остатков дыхательных органов, свойственных другим первично-водным членистоногим, было бы довольно естественным. Но даже если держаться противоположной точки зрения и считать водный образ жизни их личинок вторичным, то все же и в этом случае можно принять, что зачатки брюшных конечностей зародыша или их рудименты у нимф, отвечая вновь возникшей потребности, могли развиваться в жаберные придатки, не нарушая закона необратимости эволюции.

Для всех рассмотренных типов жабр первичноротых характерно то обстоятельство, что они представляют выросты стенки тела, свободно омываемые водой и большей частью гребенчатые или разветвленные. Другими словами, для них характерно максимальное развитие поверхности соприкосновения с наружной дыхательной средой. Ряд наблюдений над личинками комаров показывает, что при обеднении окружающей среды кислородом и других затруднениях дыхания происходит компенсаторное увеличение жабр, а следовательно и дыхательной поверхности. У мелких личинок комаров относительная величина жабр меньше, чем у крупных. Отсюда понятно, что мелкие животные, с их более крупной удельной поверхностью, очень часто довольствуются одним кожным дыханием, обходясь без того увеличения дыхательной поверхности, которое связано с наличием обособленных дыхательных органов (Сорерода среди раков, ряд клещей среди паукообразных и т.п.).

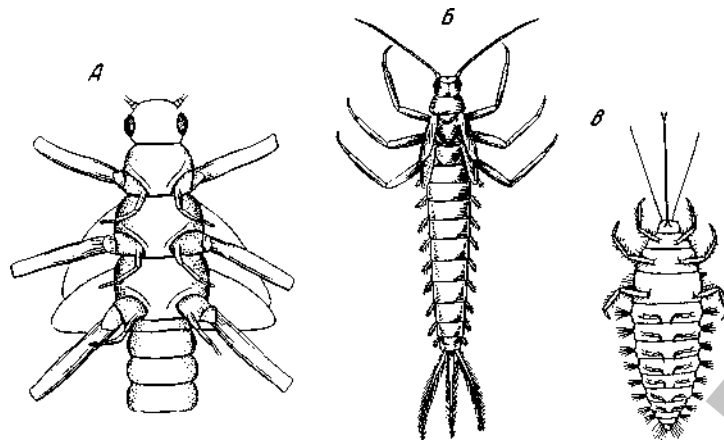


Рис. 81. Жабры личинок насекомых

А – личинка *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera) с коксальными жабрами (по Lauterborn);
 Б – личинка *Phthartus rossicus* (Ephemeroidea) (пермь) (по Handlirsch); В – личинка *Sisira* (Neuroptera) (по Grube); обе последние с абдоминальными жабрами

10.5. Защитные и дыхательные приспособления кинобласта при переходе к наземному образу жизни

Воздух содержит во много раз больше кислорода, чем вода, даже если вода находится в равновесии с атмосферой. Скорость диффузии кислорода в воде во много тысяч раз меньше, чем в воздухе. Таким образом, воздух во много раз лучший источник кислорода, чем вода. Поэтому очень многие водные животные не могут обойтись без наружных дыхательных (гидрокинетических) приспособлений, без которых наземные животные тех же размеров и того же уровня организации большей частью обходятся. «Не легко переменить дыхательную среду, но обеспечение 21 % кислорода является для такой перемены мощным стимулом».

Переход животных к наземному образу жизни совершился, вероятно, различными путями. По мнению G. Colosi, общей причиной появления высших групп наземных животных является интенсификация обмена веществ, идущая в ногу с повышением организации. Усиление обмена вызывает повышенную потребность в кислороде, и данная группа животных получает стремление все больше вылезать из воды и постепенно переходить к наземному образу жизни. По мнению Колози, на этой стадии эволюции находятся в настоящее время, например, очень многие крабы.

Однако непосредственный переход из моря прямо на сушу, если и возможен, то главным образом для высших животных, позвоночных и высших раков, обладающих достаточной осмотической самостоятельностью внутренней среды, при которой атмосферные осадки не угрожают животному гибелью от действия гипотонической жидкости. Примитивные представители легочных моллюсков, в частности Siphonariidae, также являются морскими, литоральными формами, и их выходу на сушу может быть помогла та защита, которую обеспечивает им

раковина. В целом, низшие Metazoa легче переходят на сушу из пресных вод, нежели прямо из моря. Основная масса наземных турбеллярий, нематод и аннелид связана с пресноводными, а не с морскими представителями тех же групп. И большой дорогой при переходе их из воды на сушу явилось, как правильно утверждает М.С. Гиляров, обитание в почве, в лесной подстилке, во мху – во в лажных местообитаниях, представляющих ряд промежуточных ступеней между условиями водоема, с одной стороны, и открытых наземных местообитаний – с другой. Постепенное завоевание какой-либо группой животных этих промежуточных ступеней вело ее шаг за шагом от водного образа жизни к наземному и от организации, приспособленной к жизни в воде, к организации настоящего наземного животного. Очень многие группы животных так и не пошли дальше влажных, укрытых местообитаний и являются, в сущности, полуназемными формами.

При переходе к наземному образу жизни перед животным возникает необходимость в ряде приспособлений и, в частности, возникает задача защиты от испарения, которая распадается на две частные задачи: сохранение запаса воды в теле и защита от высыхания дыхательных поверхностей. Ряд наземных животных является «несовершенно» приспособленным к наземной жизни: они не защищены от испарения и потому могут жить только в среде, воздух которой насыщен водяными парами. Сюда относятся все наземные турбеллярии, немертины и голые моллюски, лишенные всякой кутикулы, защищенные только кожными железами и живущие лишь в постоянно влажной среде. Сюда же относятся «наземные» коловратки, нематоды и тардиграды, снабженные тонкой кутикулой, которая их не защищает от высыхания, и активные лишь в периоды высокой влажности, но способные большей частью переносить высыхание в состоянии анабиоза. Немногим лучше защищены наземные олигохеты и пиявки. Снабженные раковиной моллюски большей частью активны тоже лишь во влажном воздухе, но некоторые из них могут населять биотопы с резкими колебаниями влажности, проводя сухие периоды в пассивном состоянии внутри раковины (например, *Xerophila* из Pulmonata).

«Совершенно» приспособленные к наземной жизни беспозвоночные встречаются только среди членистоногих, кутикула которых при наличии некоторых приспособлений может создать вполне достаточную защиту от испарения. Onychophora, морфологически стоящие между членистоногими и аннелидами, по степени защищенности от высыхания также занимают промежуточное положение: в одинаковых условиях *Peripatus* теряет вдвое меньше воды, чем дождевой червь, и вдвое больше, чем сколопендра такой же величины. У насекомых, помимо толщины кутикулы, основным приспособлением против высыхания является наличие эпикутикулы,

образованной тонким слоем воскоподобного вещества, непроницаемого для паров воды.

Вторая задача – защита от высыхания дыхательных поверхностей – связана с тем, что газообмен, по-видимому, возможен только через влажную поверхность. У всех животных дыхательный эпителий всегда бывает влажен. Сухих дыхательных органов не бывает. Colosi обозначает это положение как принцип постоянства дыхательной среды и дает ему следующую, с виду несколько парадоксальную, формулировку: все животные, независимо от их сред обитания, всегда дышат в воде. Под этим он понимает, что молекулярно тонкий слой воды, покрывающий влажную поверхность дыхательного эпителия наземных животных, является посредником между этим последним и атмосферой.

В силу принципа постоянства дыхательной среды, с переходом к дыханию в сухой среде наружные, или эвагинированные дыхательные органы, становятся невозможными. «Несовершенно» приспособленные наземные животные, живущие хотя и в воздухе, но насыщенном влагой, могут еще дышать всей поверхностью тела. В то же время богатство атмосферного воздуха кислородом позволяет на суше обходиться без обособленных дыхательных органов и наружных дыхательных приспособлений даже животным, относящимся к таким группам, водные представители которых нередко обладают и тем, и другим (аннелиды). Однако при переходе к жизни в открытых местообитаниях и к дыханию сухим воздухом становится необходимым образование внутренних, или инвагинированных, дыхательных органов, эпителий которых был бы защищен от высыхания. И такого типа дыхательные органы действительно возникают у всех «совершенно» приспособленных наземных животных, тогда как у водных животных типичные инвагинированные дыхательные органы встречаются сравнительно редко (хордовые, личинки стрекоз, офиуры, Blastoidea и т.д.); однако очень часто эвагинированные жабры водных животных бывают защищены складками, предохраняющими их от загрязнения илом и в то же время играющими роль струенаправляющих приспособлений, усиливающих обмен воды около жабр (Mollusca, Crustacea и др.).

Из моллюсков настоящими наземными животными являются только легочные улитки (Pulmonata). Они выработали себе полый дыхательный орган путем редукции ктенидия, перехода дыхательной функции ко всему эпителию мантийной полости и уменьшению ее наружного отверстия до степени небольшого дыхальца. Мантийная полость превращена в легкое. Ее стенка покрыта густыми разветвлениями кровеносных сосудов, кровь которых и участвует в газообмене.

Среди ракообразных сравнительно немногие живут на суше, и те большей частью имеют лишь примитивные приспособления к воздушному дыханию. Десятиногие, особенно крабы, представляют хороший пример

использования при переходе на сушу целого ряда приспособлений, выработанных еще в воде. Ноги их еще в воде были приспособлены для бегания по дну. Жабры защищены от механических повреждений и засорения спускающимися с боков складками панциря и помещаются, таким образом, в особых жаберных камерах; при выходе из воды эти складки защищают их и от высыхания; толстый панцирь защищает от высыхания тело. Благодаря этому многие крабы перешли к полуназемному, а некоторые к наземному образу жизни (*Ocypoda* среди *Brachiura*; *Birgus* среди *Anomura*). В крайних случаях происходит рудиментация и даже исчезновение жабр, и дыхательная функция переходит к стенкам жаберной полости, превращенной, таким образом, в легкое (*Birgus*).

У наземных *Amphipoda* и *Isopoda* анатомически выраженные приспособления к воздушному дыханию также большей частью сводятся к изменению формы жаберных ножек и созданию большей защиты для жабр. У части мокриц (*Oniscoidea*) расширенные в виде крышечки экзоподиты передних плеопод снабжены впячиваниями в виде тонких, кустообразных разветвленных трубочек, сходных с трахеями наземных членистоногих и образующих трахейные легкие. Их дыхательная функция (поглощение кислорода) экспериментально доказана.

Наземные хелицеровые, объединяемые под названием паукообразных, представляют два типа дыхательных органов: легкие и трахеи. Природа легочных мешков паукообразных была выяснена Ray Lankester, который доказал их гомологию жаберным ножкам водных *Chelicerata*. До него легочные мешки считались видоизменением трахей.

Легкие паукообразных (рис. 82, В, Г) представляют собой мешки, открывающиеся поперечными щелями на брюшной поверхности мезосомы; полость их заполнена большим количеством тонких листков, отходящих от передней стенки легкого и немного не достигающих до его задней стенки. Эти листки у скорпионов и пауков весьма напоминают жаберные листочки *Limulus*, а у телифонов – скорее таковые трилобитов. При эмбриональном развитии легких паукообразных сначала в соответствующих местах образуются в виде бугорков зачатки жаберных ножек. Затем позади каждого бугорка образуется ямка – зачаток полости легкого, а на задней поверхности бугорка появляются складки – зачатки первых жаберных листков (рис. 82, Л, В).

Дальше конечность не растет в высоту, а ямка при ее основании углубляется. Весь передний край этой ямки соответствует задней поверхности ножки (состоящей почти из одного преэпиподита) и в соответствии с этим покрывается складками, дающими начало листкам легкого. Однако эмбриологи нередко отказывают этим листкам в точной гомологии с жаберными листками *Limulus* на основании того курьезного довода, что они не сами вырастают в полость легкого, а, наоборот, полость

вдаётся в толщу ножки складками, разделяющими лепестки, как будто это различие имеет какое-либо значение. Итак, легкие паукообразных и по способу своего развития, и по строению, как и по положению, представляют видоизменение жаберных конечностей водных хелицерных, приросших краями к покровам и углубившихся своей задней поверхностью в глубь тела. Это далеко идущее приспособление к защите дыхательного эпителия от высыхания, хотя никаких новообразований в составе легкого нет, а происходит лишь изменение уже существующего органа.

Наряду с этим у паукообразных чрезвычайно резко проявляется самая, может быть, своеобразная черта кутикулярного покрова – его реакция на переход к наземному образу жизни путем образования трахей. Мы встречаемся с независимым образованием трахей в самых различных отрядах паукообразных, в разных местах тела и за счет различных источников. Среди акариморфных клещей примитивные, слабо склеротизованные формы, живущие в постоянно влажной среде (лесная подстилка и пр.), лишены трахей; у вышестоящих форм, вместе со склеротизацией кожи, возникают трахеи, и притом – у различных групп различным образом. То обстоятельство, что трахеи не являются чем-то унаследованным от общих предков наземных членистоногих, как думали когда-то, а независимо возникали в отдельных группах, уже давно стало ясно на примере паутиных пауков (*Araneina*). У примитивных пауков (*Liphistiomorpha*, *Mygalomorpha*) и в некоторых семействах *Araneomorpha* (например, у *Pholcidae*) трахей вовсе нет. У большинства двулегочных (*Dipneumones* s. *Araneomorpha*) имеются две пары трахейных стволов на месте задней пары легких (рис. 82, Д). Однако в некоторых семействах пауков (*Caroniidae*, *Telemidae* и другие) на месте передней пары легких также образуются трахеи; все относящиеся сюда семейства мало родственны между собой и не образуют никакой естественной группы, так что утрата передней пары легких и замена их трахеями происходила в различных группах двулегочных пауков неоднократно и независимо.

Как показывает история развития, из задних двух пар трахейных стволов *Dipneumones* латеральная пара развивается за счет зачатков легких, а медиальная представляет видоизменение простых мышечных апофиз. Мышечные апофизы – отростки кутикулы, отходящие внутрь тела и служащие для прикрепления мышц. Становясь полыми и тонкостенными и начиная ветвиться, апофизы одной пары превращаются в трахеи. У других паукообразных встречаются случаи образования трахей за счет межсегментных перепонки. Таким образом, источники образования трахей весьма различны.

Из всех этих данных вытекает следующий важный вывод: очевидно невозможно говорить о монофилетическом происхождении трахей в разных классах членистоногих, поскольку у близких форм и даже у

одного и того же животного они нередко возникают несколькими независимыми путями.

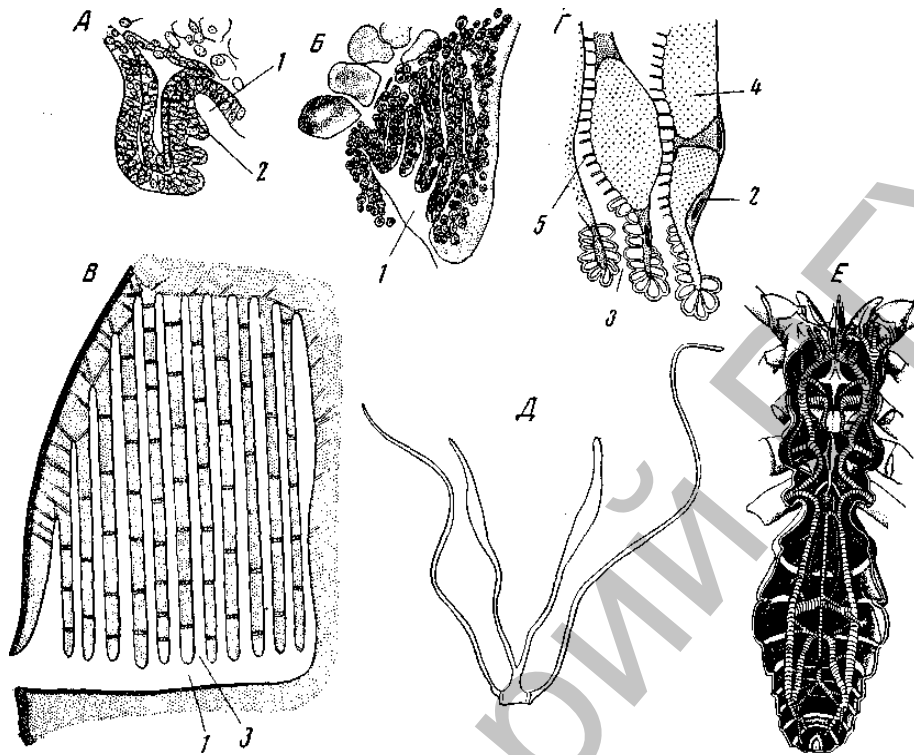


Рис. 82. Дыхательные органы паукообразных

А и Б – две стадии развития легких *Lycosa* (Araneina) (из Lang); В – схема строения легкого паука (Araneina) (по Mac Leod); Г – разрез через свободные края трех легочных листочков *Euscorpium flavicaudis* (Scorpiones) (из Kastner); Д – трахеи крестовика *Araneus diadematus* (Araneina) (из Lang); Е – трахейный аппарат *Galeodes arcteooides* (Solifugae), животное вскрыто со спинной стороны (по Kastner); 1 – полость легкого; 2 – гиподерма легочных мешков; 3 – входы из преддверия легкого в пространство между листочками; 4 – кровеносные лакуны внутри листочков; 5 – хитиновые ворсинки, препятствующие слипанию листочков, у края последних сплетенные в «кружево»

Кроме паукообразных, типичные трахеи имеются у многоножек и насекомых, весьма примитивные трахеи имеются у *Onychophora*, зачаточное образование трахей мы видели у мокриц. Одним словом, всякий раз, когда какая-либо группа покрытых кутикулой животных переходит к воздушному дыханию, у нее появляется тенденция к возникновению трахей. У *Onychophora* (рис. 83, А) трахеи представлены пучками тончайших неветвящихся трубочек (1–3 м в диаметре), которые открываются наружу общим отверстием (стигмой) и глубоко вдаются внутрь тела. Стигмы в неисчислимом множестве покрывают всю поверхность тела, включая и голову, но многочисленней всего на спине. Расположены они беспорядочно, хотя иногда намечается некоторое расположение продольными рядами.

У насекомых и многоножек в прототипе трахеи образуют также кустики, но значительно более мощных, чем у *Onychophora*, стволиков, обычно ветвящихся. Они всегда расположены строго метамерно, по одной паре в каждом сегменте. Дыхальца лежат дорсальной места прикрепления конечностей.

Трахейная система насекомых отличается возрастающей гетерономностью и интеграцией. В прототипе по одной паре дыхалец имеется в каждом сегменте, начиная с лабиального и кончая девятым брюшным. Однако в лабиальном сегменте стигмы известны лишь у зародыша *Apis* и у взрослых *Sminthurus* (Collembola). Зародыш *Leptinotarsa* (Coleoptera) имеет три грудных и девять брюшных пар стигм, взрослые *Heterojapix* (Campodeoidea) – три грудных и восемь брюшных, *Lepismatidae* и многие взрослые *Pterygota* – две грудных и восемь брюшных, *Machilidae* – две грудных и семь брюшных (рис. 83, В). Дальнейшая олигомеризация встречается уже и у *Apterygota* (три пары торакальных стигм у *Campodea*, две пары – у *Eosentomon*, одна пара головных – у *Sminthuridae*) и составляет правило у *Holometabola*. В прототипе отдельные кустики трахей, или трахеомеры, независимы между собою. Такое строение полностью сохранилось у *Campodea* и *Eosentomon* и почти полностью – у *Machilidae*. Между тем, образование анастомоз между трахеомерами в виде исключения встречается уже у некоторых *Diplopoda* и, как правило, – у *Chilopoda Epimorpha*.

У *Jarigidae* все трахеомеры каждой стороны соединены между собой продольными стволами, но поперечная комиссура имеется всего одна. У *Lepismatidae* имеются такие же продольные стволы и по одной поперечной комиссуре в каждом сегменте. *Pterygota* по строению трахейной системы в главном сходны с *Lepismatidae*.

У многих из них происходит дальнейшее сокращение числа дыхалец, и в крайнем случае их остается всего одна пара, например у личинок комаров (*Culicidae*), сохраняющих, однако, и несколько пар рудиментарных дыхалец.

Тонкие трахеолы, в отличие от больших трахейных стволов, не анастомозируют никогда. У многих летающих насекомых (*Diptera*, рис. 83, Г, *Hymenoptera*) главные стволы образуют большие воздухоносные мешки или же в мелких стволиках возникает множество мелких пузырьков, также служащих для уменьшения удельного веса тела (*Coleoptera*). Чрезвычайной сложности и разнообразия достигают у насекомых и некоторых паукообразных дыхальца или стигмы в связи с образованием различных защитных и замыкательных механизмов.

С физиологической точки зрения трахеи представляют дыхательный аппарат весьма своеобразного типа. При высокой степени развития трахейной системы тонкие трахейные стволики и трахеолы бесчисленными разветвлениями непосредственно оплетают все внутренние органы,

проникают внутрь некоторых клеток и непосредственно обеспечивают газообмен тканей. Гемолимфа в значительной мере теряет роль дыхательной среды.

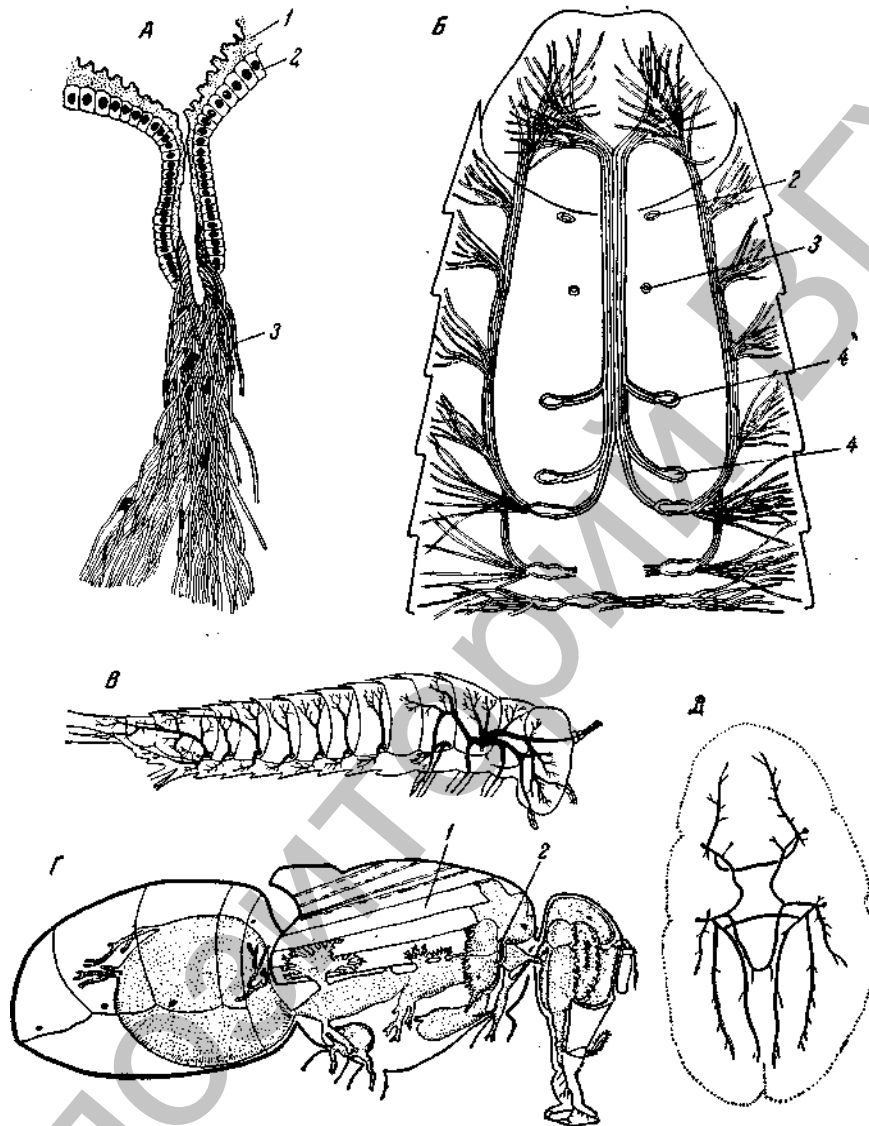


Рис. 83. Трахеи Onychophora и Arthropoda

А – разрез через стигму и пучок трахей *Peripatopsis capensis*: 1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – трахея (из Lang); Б – трахеи передней части тела *Julus mediterraneus* (Diploroda); пучки трахей отходят от трахейных карманов (4), развитых, начиная с IV сегмента; во II и III сегментах неразвитые трахейные карманы (2 и 3) (по Krug); В – *Machilis* (Thysanura) – примитивный тип трахейного аппарата насекомых (из Lang); Г – *Musca domestica* (Diptera) – высокодифференцированный трахейный аппарат высших насекомых; вид сбоку для показа главных воздухоносных стволов и воздушных мешков: 1 – летательные мышцы; 2 – передняя грудная стигма (из Berlese); Д – *Lecanium hesperidum* (Homoptera), самка, упрощенный трахейный аппарат мелкого, но не примитивного насекомого (из Weber)

Если легкие скорпиона или почти неветвящиеся трахеи паука представляют централизованный дыхательный аппарат, функция которого состоит в насыщении гемолимфы кислородом и освобождении ее от углекислоты, то трахеи насекомого или бихорки представляют децентрализованный дыхательный аппарат, пронизывающий все тело, всюду проникающий и обеспечивающий тканевое дыхание без посредства гемолимфы. Эта особенность трахейной системы оказывает большое влияние на всю организацию насекомых и, по всей вероятности, на основные тенденции эволюции этого класса.

Обмен воздуха в дыхательных органах многоножек, большинства паукообразных и многих насекомых всецело совершается путем диффузии или, самое большее, при участии сжатия и расправления трахей при изгибаниях тела животного. Однако многие насекомые, а из паукообразных бихорки и *Ricinulei*, совершают настоящие дыхательные движения. Небольшие дыхательные движения совершают и пауки. У жуков происходит ритмическое опускание и подымание мягкой дорсальной поверхности брюшка, у стрекоз – такие же колебания их узких стернитов, у кузнечиков тергиты брюшка приближаются к стернитам и удаляются от них и т.д. При каждом повышении внутрибрюшного давления воздушные мешки или толстые, мягкостенные стволы трахей спадаются, при понижении давления вновь заполняются воздухом. Этим путем обеспечивается смена воздуха в главных трахейных стволах; в разветвлениях она и здесь совершается путем диффузии. Смена воздуха в главных трахейных стволах увеличивает приток кислорода к дыхательному эпителию трахеол, и потому скелетно-нервно-мышечные механизмы, обеспечивающие дыхательные движения, следует признать наружными дыхательными приспособлениями. Возникновение их явно связано с повышением интенсивности обмена веществ у высших наземных членистоногих. Кроме этих последних, дыхательными движениями из всех наземных животных обладают только позвоночные и некоторые легочные улитки.

10.6. Вопросы для самоконтроля

1. Основные функции кинобластов.
2. Мерцательно-локомоторные и вододвижущие приспособления губок и гребневиков.
3. Мерцательно-локомоторные и вододвижущие приспособления кишечнополостных и низших червей.
4. Вододвижущие аппараты полихет и моллюсков.
5. Характеристика типов мерцательно-вододвижущих аппаратов.
6. Характеристика типов эпидермиса.
7. Кожные железы, их функции.

8. Защитные образования эпидермиса (раковина, скелет, кутикула).
9. Пути перехода животных к наземному образу жизни.
10. Морфология дыхательных органов наземных беспозвоночных.

Репозиторий ВГУ

ТЕМА 11

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ, НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ И МОЛЛЮСКОВ

11.1. Нервная система кишечнополостных

Компоненты нервной системы кишечнополостных принадлежат к трем типам: это чувствительные клетки, ассоциативные и двигательные. Первые сохраняют свое эпителиальное положение, остальные его утратили и располагаются субэпителиально, на одном уровне с мышечными отростками миоэпителия. Все они образуют многочисленные отростки, вступающие в контакт с другими нервными клетками (нейронами), а отростки двигательных клеток, кроме того, и с мышечными клетками. В отличие от нейронов вышестоящих форм, нервные клетки кишечнополостных, по меньшей мере их ассоциативные клетки, не поляризованы: все их отростки равноценны и не разделяются на неврит и дендриты. Все нервные клетки соединены между собой в единое сплетение, охватывающее все тело животного и представляющее его нервный аппарат. У гидроидных полипов это сплетение имеет диффузный характер и образует лишь не особенно резко выраженные сгущения вокруг рта, а у гидр – также и на подошве. Мы уже упоминали о замечательной особенности кишечнополостных, заключающейся в том, что у них нервное сплетение развито не только за счет кишечной области, но и за счет фагоцитобласта – эпителия кишечника.

Оба сплетения, эктодермальное и энтодермальное, переходят друг в друга в области кишечного рта.

Первичной формой нервных клеток являются лежащие в эпителии чувствительные клетки, из которых выводятся как ассоциативные, так и двигательные клетки. Естественней всего представить себе прототип нервной системы кишечнополостных (рис. 84, А) в виде сети расположенных в эпителии клеток, снабженных на вершине воспринимающими приспособлениями, а при основании – отростками, при помощи которых каждая из этих клеток вступает в контакт как с себе подобными, так и с мышечными клетками.

Непосредственная связь чувствительной клетки с мышечными представляла бы осуществление простейшей мыслимой дуги рефлекса – одночленной. Такого типа связи действительно описываются в щупальцах актиний. Связь всех клеток нервного сплетения между собой обеспечивает реакции на чисто местные раздражения со стороны более обширных областей тела. Теперь представим себе (рис. 84, Б), что часть этих универсальных клеток утратит непосредственную связь с мышечными клетками и сохранит эпителиальное положение и связь с другими

нервными клетками; что другая их часть утратит непосредственную связь и с поверхностью тела, и с мускулатурой, но сохранит связь с другими нервными клетками, и, наконец, третья часть сохранит связь с мускулатурой и другими нервными клетками, но утратит непосредственную связь с внешним миром; в этом случае первые клетки превратятся в чувствительные, вторые – в ассоциативные и третьи – в двигательные клетки, а вся совокупность их примет вид нервного аппарата современных кишечнополостных. Такое представление о ходе дифференциации типов нервных клеток кишечнополостных (несколько отличное от обычной формулировки теории Р. и О. Hertwig) делает понятным и отсутствие поляризации у их ассоциативных клеток, так как с изложенной точки зрения все отростки этих клеток от природы равнозначны.

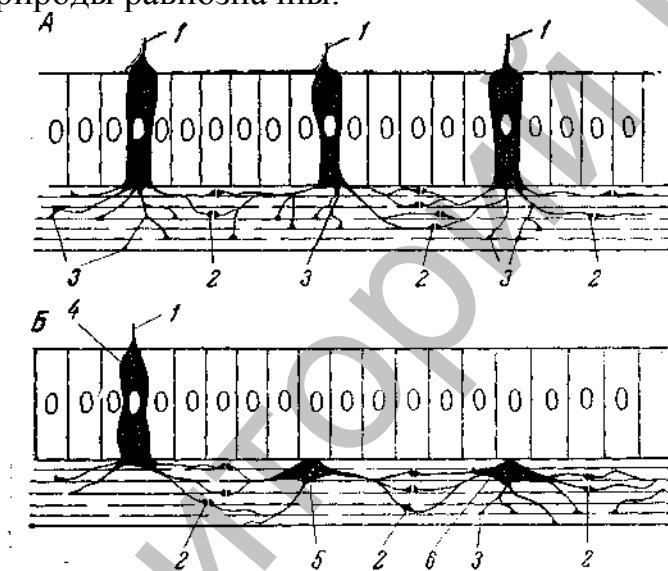


Рис. 84. Схема возникновения чувствительных, ассоциативных и двигательных нервных клеток кишечнополостных (Б) из универсальных нервных клеток прототипа (А)

1 – чувствительные окончания; 2 – синапсы в местах контакта различных нейронов; 3 – двигательные окончания на мышечных клетках; клетки: 4 – чувствительная; 5 – ассоциативная; 6 – двигательная (ориг.)

Диффузный нервный аппарат кишечнополостных (рис. 85) представляет весьма примитивный тип нервного аппарата. В нем отсутствует разделение на центральный отдел и периферический, отсутствует специализация среди ассоциативных клеток, отсутствуют длинные, состоящие из одних отростков проводящие пути. Сеть проводит раздражение по всем направлениям, причем эта передача раздражений совершается от нейрона к нейрону. В то же время каждый из них связан и с двигательными клетками.

В силу этого распространяющаяся по нервной сети из какой-либо точки волна возбуждения на всем своем пути сопровождается и волной мышечного сокращения. Полип, как правило, не способен реагировать на возбуждение, возникшее в какой-либо точке его тела, сокращением удаленных от нее мышц, если раньше не прореагируют все мышцы, расположенные между обеими точками.

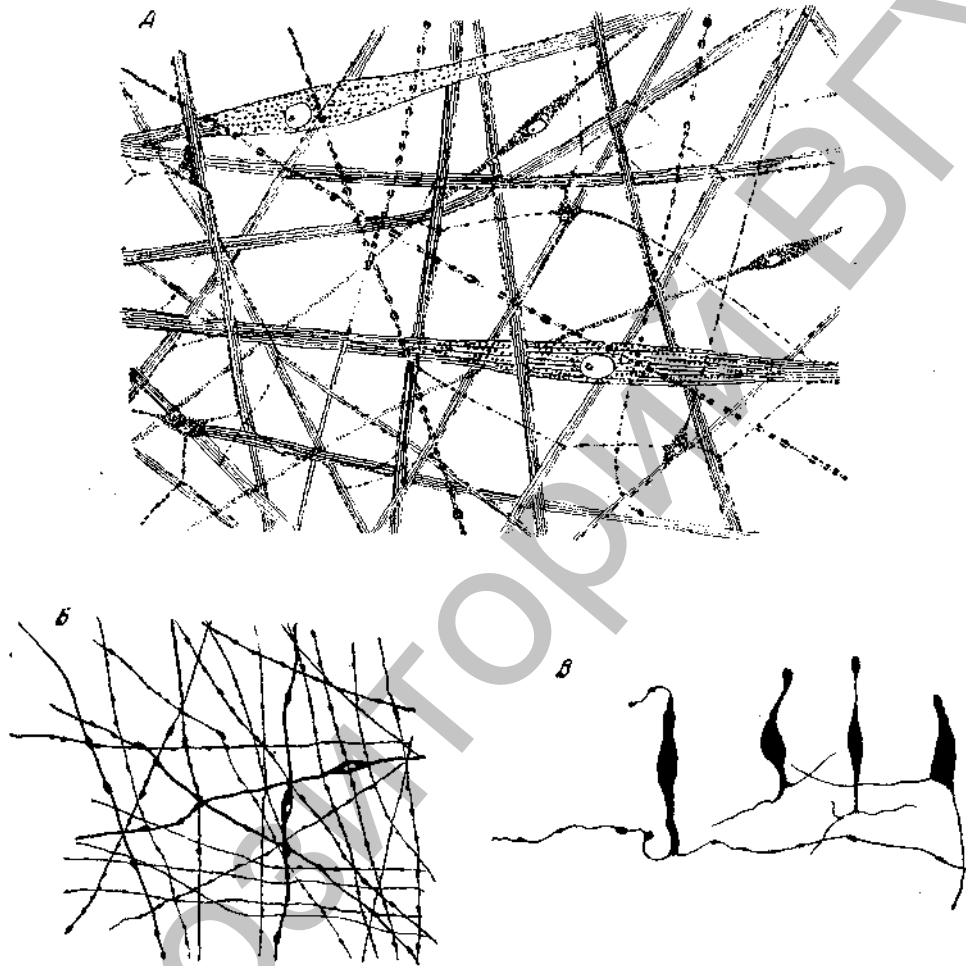


Рис. 85. Нервный аппарат Cnidaria

Нервное сплетение медузы *Rhizostoma* (Scyphozoa): А – эктодермальное; Б – энтодермальное; на рис. А изображены также и мышечные волокна (по Bozler); В – группа энтодермальных чувствительных клеток актинии *Bunodes gemmaceus* (по Grosel)

Передача раздражения в нервной сети совершается несравненно быстрее, чем при отсутствии нервных элементов у губок (у актиний – со скоростью 4–15 см в 1 секунду); но несравненно медленней, чем проведение в периферических нервах высших Metazoa, где не приходится преодолевать вставленных по пути синапсов, т.е. мест контакта между отростками разных нейронов. Однако и у актиний существуют быстро проводящие пути, обеспечивающие, например, реакцию защитного

сокращения животного. В них скорость проведения возбуждения несколько больше 1 м в секунду. Морфологически эти пути представлены кольцом на оральном диске и продольными тяжами в мезентериях (см. рис. 86).

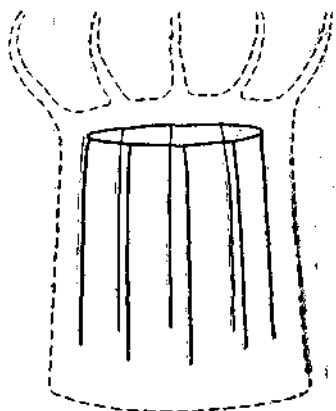


Рис. 86. Схема расположения путей ускоренного проведения в теле актинии (кольцевое сгущение в ротовом диске и радиальные нервные тяжи в мезентериях) (по J.A. Ramsay)

— чувствительную, ассоциативную и двигательную клетки и мускулы-исполнитель, связанные между собою.

Вероятно синапсы на этих путях существуют, но переход возбуждения через них перманентно облегчен (J. Ramsay, 1952).

Вторая особенность, вытекающая из строения диффузного нервного аппарата, заключается в том, что любой кусочек, вырезанный из тела полипа, способен к самостоятельным рефлексам, способен давать мышечные сокращения в ответ на раздражение, в отличие, например, от отрезанной ноги насекомого. Это происходит от того, что при диффузном, абсолютно нецентрализованном нервном аппарате полипов каждый малейший кусочек тела всегда содержит весь нервный механизм, необходимый для осуществления рефлекса

11.2. Низшие черви и общие принципы эволюции нервного аппарата

Нервный аппарат низших турбеллярий находится на уровне нервного аппарата кишечнополостных, но у высших турбеллярий он достигает более высоких ступеней. Однако, в отличие от кишечнополостных, никаких следов энтодермальной нервной системы у турбеллярий мы больше не встречаем; их нервная система по своему происхождению всецело принадлежит кинобласту. Причины этого явления мы обсудим при рассмотрении эволюции фагоцитобласта у Protostomia.

Наиболее примитивный тип нервного аппарата турбеллярий мы находим у некоторых бескишечных (Acoela) и других представителей низших отрядов. Эта замечательная турбеллярия имеет диффузное субэпителиальное нервное сплетение, без всяких стволов или продольных сгущений. Таким же диффузным нервным сплетением обладают *Convoluta stylifera*, *Otocelis gulmarensis* из Acoela и ряд других низших турбеллярий.

У всех этих форм на переднем конце тела сплетение развито сильнее, на остальном протяжении, что имеет место и у планул кишечнополостных (гидроиды *Gonothyrea* и *Clava*). Такое же сгущение нервной сети на

аборальном конце мы приписываем и кишечнополостному прототипу турбеллярий. Большое количество нервных элементов на аборальном полюсе совершенно понятно, так как при плавании он первый приходит в сообщение с новыми раздражителями.

Подобно гребневикам, *Xenoturbella* имеет орган равновесия, расположенный на аморальном полюсе, но, в отличие от гребневиков, ее статоцист представляет собой замкнутый пузырек, лежащий частью в наружном эпителии, частью – в субэпителиальном нервном сплетении. Никаких других частей, кроме кожного сплетения, центральный нервный аппарат не содержит, и в этом отношении *Xenoturbella* вполне стоит на уровне организации кишечнополостных. В отличие от *Xenoturbella*, почти все Асоела и некоторые другие низшие турбеллярии имеют статоцист, погружившийся в паренхиму и утративший связь с эпидермисом. У *Nemertoderma* (Асоела) вблизи статоциста располагается группа нервных клеток, которая 6–8 радиальными нервами сообщается с подкожным сплетением. У *Polychoerus* (Асоела) таких нервов 4, и они лежат в тех же плоскостях, как и четыре мерцательных шнура, соединяющих аборальный орган гребневиков с рядами гребных пластинок. У зародыша *Otocelis chiridotae* (Асоела) в этих же плоскостях образуются 4 зачатка мозга. У *Nemertoderma* мозгом, хотя и зачаточным, можно считать группу нервных клеток, обслуживающих статоцист.

Статоцист – углубившийся под кожу чувствительный орган аборального полюса – явился у турбеллярий поводом для возникновения мозга, или, иначе, церебрального ганглия; этот последний представляет собой выделившийся из общей сети и вслед за статоцистом погружившийся внутрь тела участок кожного нервного сплетения. Мы уже видели, что у гребневиков и сцифомедуз первые зачатки нервных центров также возникают в связи с обслуживанием органов статического чувства. Ввиду положения церебрального ганглия высших турбеллярий внутри от кожного сплетения, на оси тела, E. Reisinger обозначает его термином э н д о н.

Исходя из описанного здесь прототипа, нервный аппарат плоских червей проходит длинный ряд последовательных ступеней усовершенствования. Совершенствование его идет по пяти главным направлениям 1) централизация нервного аппарата; 2) уход его элементов в глубь тела; 3) усиление роли церебрального ганглия (эндона); 4) внешнее архитектурное упрощение нервного аппарата; 5) осложнение его внутренней архитектуры, обеспечивающее большую сложность и большую пластичность поведения животного.

Централизация нервного аппарата у турбеллярий сводится к пространственной дифференцировке нервной сети и превращению ее из густого диффузного сплетения в правильный о р т о г о н (рис. 87). И ассоциативные клетки, и двигательные со всеми их отростками собираются в несколько пар продольных тяжей, или стволов, соединенных

большим числом поперечных, комиссуральных стволов такого же строения. Наоборот, все промежутки между стволами лишаются этих элементов, в промежутках иногда остаются лишь чувствительные клетки, посылающие, однако, свои центральные отростки к ближайшей поперечной перекладине ортогона; здесь же имеются исходящие из этих поперечных перекладин периферические отростки двигательных клеток.

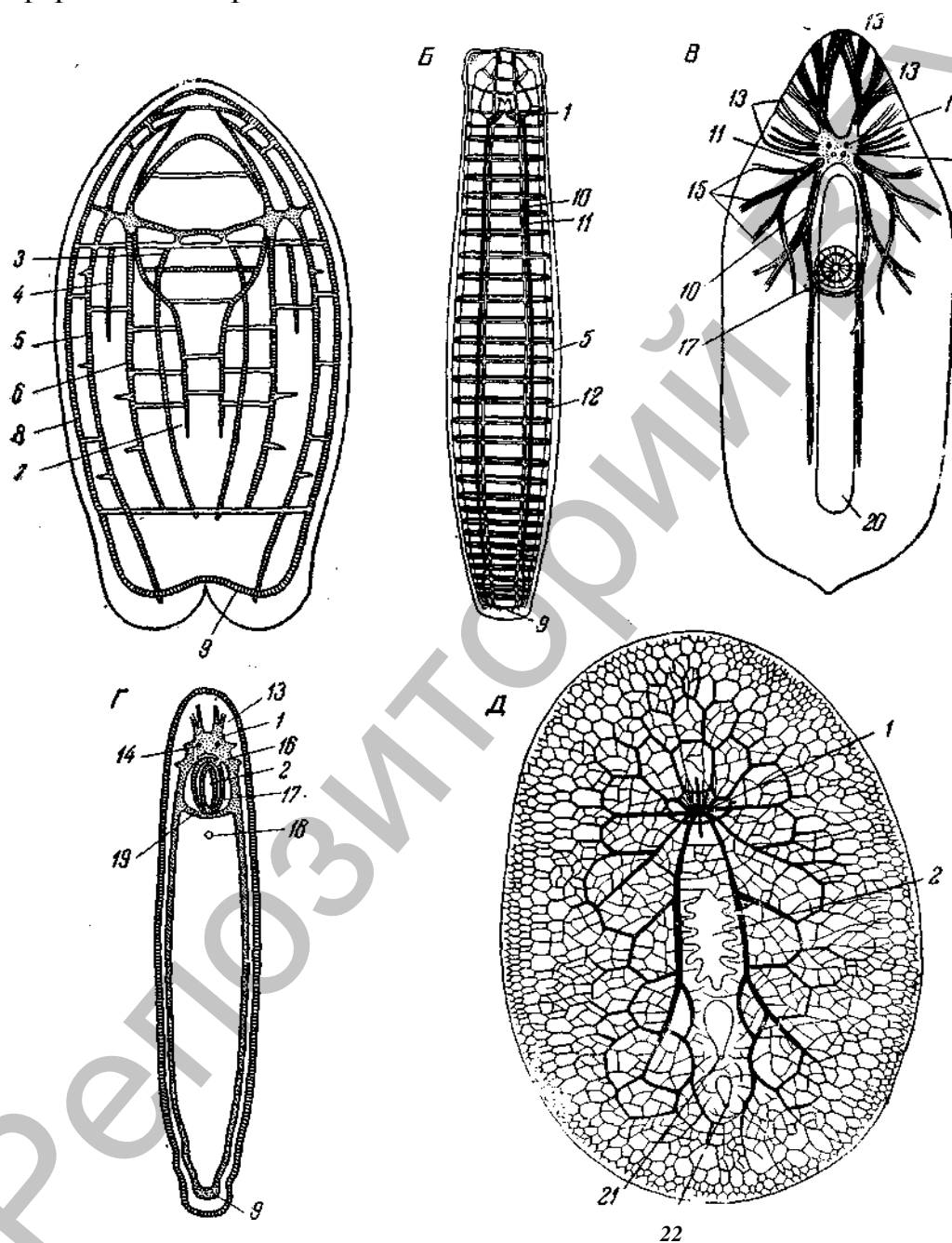


Рис. 87. Нервный аппарат турбеллярий

А – *Polychoerus caudatus* (Acoela) (по Lohner); Б – *Bothrioplana semperi* (Alloeocoela) (по Reisinger); В – *Mesostoma ehrenbergii* (Rhabdocoela) (по Bresslau); Г – *Macrostomum finlandense* (Macrostomida) (по Luther), Д – *Planocera graffiti* (Polyclada) (по Lang), 1 – мозг; 2 – глотка; 3 – внутренние брюшные стволы; 4 – наружные брюшные стволы; 5 – боковые стволы; 6 – наружные брюшные стволы; 7 – внутренние брюшные стволы; 8 – краевой нерв; 9 – каудальная комиссура; 10 –

брюшные стволы; 11 – спинные стволы; 12 – вентро-латеральный ствол; 13 – отходящие от мозга чувствительные нервы; 14 – глаза; 15 – ветви спинного ствола; 16 – нервы к глоточному сплетению; 17 – глоточное нервное сплетение; 18 – выделительное отверстие; 19 – передняя комиссура продольных стволов у *Macrostomum*; 20 – кишечник; 21 – мужское половое отверстие; 22 – женское половое отверстие

Одним словом, в промежутках между перекладинами ортогона остаются только элементы периферического отдела нервного аппарата, тогда как ортогон представляет уже первый шаг в образовании центрального его отдела.

Почему образование ортогона мы считаем проявлением централизации нервного аппарата? Для диффузной нервной сети характерны весьма короткие периферические сообщения и весьма длинные сообщения между ганглиозными клетками (включая в это понятие ассоциативные и двигательные клетки). Действительно, при наличии диффузной сети любая чувствительная клетка лежит в непосредственном соседстве с ассоциативной и двигательной, которые устанавливают связь между нею и ближайшим исполнителем. Наоборот, сообщения между отдельными ганглиозными клетками тянутся в этом случае через все тело, ибо ганглиозные клетки разбросаны на всем его протяжении.

После того как ганглиозные клетки сосредоточились в перекладинах ортогона, пути между ними частично укорачиваются; зато к мышцам или чувствительным клеткам, лежащим вне решетки, пути удлиняются, и чем меньше число перекладин ортогона, чем реже образованная ими решетка, тем больше будут укорачиваться средние расстояния между ганглиозными клетками и тем больше будут увеличиваться средние расстояния от чувствительных клеток и исполнителей до ганглиозных клеток. Иными словами, пути внутрицентрального будут укорачиваться, связи центра с периферией – удлиняться.

Общее направление эволюции турбеллярий ведет к уменьшению числа стволов и комиссур, т.е. к усилению централизации нервного аппарата. Однако эта централизация происходит у них тем легче, чем меньше животное. Поэтому в пределах турбеллярий централизованность нервного аппарата тем больше, чем выше систематическое положение данной группы и чем мельче данный вид. Так, среди низко организованных *Acoela* крупные формы, вроде *Polychoerus* (рис. 87, А), имеют очень сложную решетку, с большим числом перекладин; мелкие, вроде *Convoluta* – всего 3–5 пар продольных стволов и правильный ортогон. Среди высоко организованных *Triclada* мелкие *Maricola* имеют сравнительно высокоцентрализованный нервный аппарат, крупные *Terricola* – сравнительно диффузный. *Rhabdocoela*, мелкие формы, стоящие выше всего в системе, имеют наиболее централизованный нервный аппарат во всем классе (рис. 87, В). Ортогон *Polyclada* слабо централизован

(рис.87, Д), что хорошо согласуется с крупными размерами и сравнительной примитивностью этой группы; однако поликладам свойствен прекрасно развитый и функционально эффективный эндон, быть может связанный в своем происхождении с наличием теменных щупалец и мозговых глаз.

Второе направление развития нервного аппарата – уход его в глубь тела. У очень многих турбеллярий нервная сеть или уже дифференцированный ортогон лежат под самым эпителием, так что эпителиальные чувствительные клетки могут непосредственно примыкать к перекладинам ортогона (например, у *Pomonotus* из *Alloeoacoela*). У ряда других турбеллярий мы находим весь ортогон довольно значительно углубившимся внутрь тела; на периферии остаются лишь эпителиальные и субэпителиальные чувствительные клетки. Подобный уход внутрь особенно легко совершается у крупных турбеллярий, например у триклад (рис. 88) и поликлад. Наоборот, чем мельче турбеллярий, тем упорнее их нервный аппарат сохраняет субэпителиальное положение, даже при высоком общем уровне организации (многие *Rhabdocoela*). Однако мы видим, что чем выше уровень организации животного, тем глубже, при одинаковых размерах тела, уходит его центральный нервный аппарат.

Различные классы нейронов проявляют неодинаковую склонность к уходу из эпителия в глубь тела. Как правило, первыми углубляются двигательные нейроны, затем – ассоциативные и чаще других остаются близ поверхности связанные с нею по своей функции чувствительные нейроны. С этой закономерностью мы встречаемся уже у платод. Некоторые *Rhabdocoela Dalyellioidea* и близко им родственные *Digenea* (*Opisthorchis felinus*, кроме ортогона и эндонального мозга, имеют еще 1 пару глубоких продольных стволов. Три пары наружных стволов ортогона все соединены между собой кольцевыми комиссурами и каждый соединен комиссурой с мозгом; глубокие стволы соединены комиссурами с латеральными стволами и с мозгом. У *Opisthorchis* (для которого изучено тонкое строение нервного аппарата) наружные стволы и кольцевые комиссуры ортогона содержат чувствительные клетки, мозг и глубокие стволы – ассоциативные и двигательные клетки.

Первое возникновение церебрального ганглия (эндона), связанное с наличием статоцистов, мы уже видели у примитивных *Acoela*. Однако более значительное развитие эндон получает лишь у немногих *Acoela*. Вместо этого у многих *Acoela* (например, у *Aphanostoma pallidum*, рис. 88) в передней части тела утолщаются все продольные стволы ортогона и соединяющие их кольцевые комиссуры. Происходит это, очевидно, за счет большого числа расположенных в головном отделе кожных чувствительных клеток и увеличенного в связи с этим объема н е в р о п и л я (как невропиль обозначают сплетение отростков ганглиозных клеток, занимающее у большинства беспозвоночных центральную часть ганглиев).

Такие Асоела, несмотря на наличие у них зачатка эндона, имеют не эндональный мозг, а кольцевидный ортогональный, образованный за счет ортогона.

Из других турбеллярий статоцистом обладают *Catenulidae* (отряд *Notandropora*) и все *Crossocoela* (отряд *Alloeocoela*); у тех и других статоцист лежит внутри или вблизи объемистого эндонального мозга; в отличие от большинства Асоела, и у этих форм, и у всех высших турбеллярий все чувствительные клетки переднего конца тела посылают свои отростки не в ортогон, а в мозг. В связи с этим их мозг представляет мощный ганглий; несколькими парами чувствительных нервов он соединяется с органами чувств (обонятельными ямками, глазами) и кожными чувствительными клетками переднего конца тела, а при помощи радиальных коннективов – со всеми продольными стволами ортогона. Таким образом, мозг большинства турбеллярий складывается из элементов, прямо или филогенетически связанных со статоцистом, и из элементов, связанных с другими органами чувств переднего конца тела.

Первоначально мозг не оказывает на ортогон большого влияния ни в физиологическом, ни в морфологическом отношении. Еще у *Bothrioplana* (рис. 87, Б) или *Geocentrophora* (*Alloeocoela*) стволы ортогона проходят мимо мозга, будучи лишь соединены с ним коннективами. Однако в дальнейшем, ввиду того, что множество чувствительных клеток, посылающих в мозг свои окончания, должно влиять на деятельность мускулатуры всего тела, мозг начинает приобретать господствующую роль. Его ассоциативные клетки посылают длинные отростки, тянущиеся далеко вдоль продольных стволов ортогона, и устанавливают, таким образом, прямые нервные связи с отдаленными частями тела. В связи с этим участки продольных стволов ортогона, идущие от мозговых коннективов назад, резко утолщаются за счет примеси большого количества волокон, идущих от мозга.

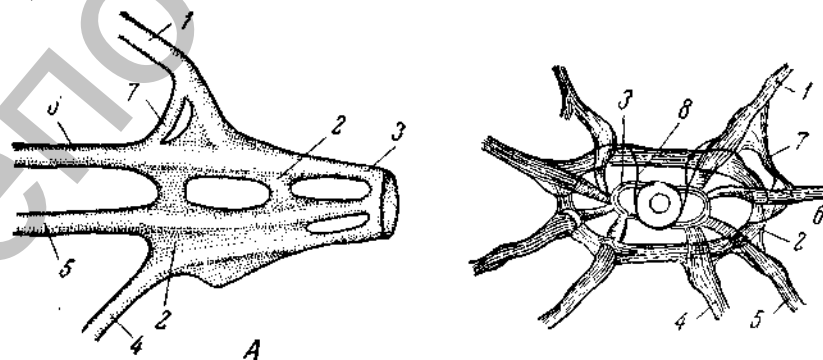


Рис. 88. Передний конец ортогона *Aphanostoma pallidum* (Асоела), полусхематически

А – вид справа; Б – вид сзади; 1 – внутренние спинные стволы; 2 – две кольцевые комиссуры, лежащие на протяжении утолщенной части стволов, заменяющей мозг; 3 – лобная комиссура; 4 – внутренние брюшные стволы; 5 – наружные

брюшные стволы; 6 – наружные спинные стволы; 7 – первая поперечная постцеребральная комиссура между спинными стволами; 8 – нервы к статоцисту (по В.Н. Беклемишеву)

Наоборот, участки стволов, расположенные кпереди от мозговых коннективов, остаются слабыми, и у некоторых *Rhabdocoela* (особенно в том случае, если мозг лежит близко от переднего конца, как у *Solenopharynx*) они вообще редуцируются. Во всяком случае, относительно форм с сильно развитым мозгом создается впечатление, будто задние стволы их нервного аппарата идут от мозга и будто радиальные коннективы являются просто корнями этих стволов, тогда как передние участки продольных стволов представляются лишь небольшими, направленными кпереди веточками. Так усиление мозга и увеличение его влияния на ортогон ведет к перестройке этого последнего и к более совершенной интеграции всего нервного аппарата.

Внешнее архитектурное упрощение нервного аппарата сводится к дальнейшему развитию двух предыдущих процессов: к дальнейшему усилению централизации и интеграции. Дальнейшая концентрация нервного аппарата сводится к уменьшению числа стволов и комиссур, процесс, который мы уже рассмотрели при обсуждении архитектуры турбеллярий. Максимальная концентрация достигается у *Macrostomum* (рис. 87, Г), имеющего всего одну пару продольных стволов с одной поперечной комиссурой позади глотки. Это устройство представляет уже высокую степень централизации нервного аппарата. Вся брюшная и спинная поверхность тела уже лишена ганглиозных клеток. Вырезанный из тела поперечный ломтик способен к рефлексу, потому что содержит участки продольных стволов; но если бы мы срезали края тела, где лежат эти стволы, средняя часть ломтика уже была бы неспособна к рефлексу: она снабжена только периферическими элементами нервного аппарата. В то же время сильно возрастает роль мозга. Прецеребральные участки продольных стволов редуцированы. Кпереди от мозга идут многочисленные чувствительные нервы, кзади – пара продольных стволов. Первая фаза интеграции центрального нервного аппарата завершена.

Те принципы, которые мы видели в эволюции нервного аппарата турбеллярий: централизация, уход внутрь тела и создание высших центров, возникающих под влиянием появления сложных органов чувств, – относятся к числу общих принципов эволюции нервного аппарата, и мы увидим их дальнейшее развитие в высших типах беспозвоночных.

11.3. Нервная система моллюсков

Нервный аппарат моллюсков в наиболее примитивной форме встречается у *Amphineura* (рис. 89). Мозг хитонов (рис. 89, А) представлен

длинной полукольцевой комиссурой без дифференцированных ганглиев. Слабое развитие мозга хитонов несомненно стоит в связи со слабым развитием головных органов чувств, а слабое развитие этих последних – с малоподвижным образом жизни и травоядным питанием. От задних концов церебральной комиссуры отходят педальные и плевровисцеральные стволы, соединенные между собой множеством поперечных комиссур. Первая из педальных комиссур проходит позади рта и носит название субцеребральной комиссуры. От нее отходит висцеральный отдел нервного аппарата, состоящий из двух дужек, несущих по паре ганглиев:

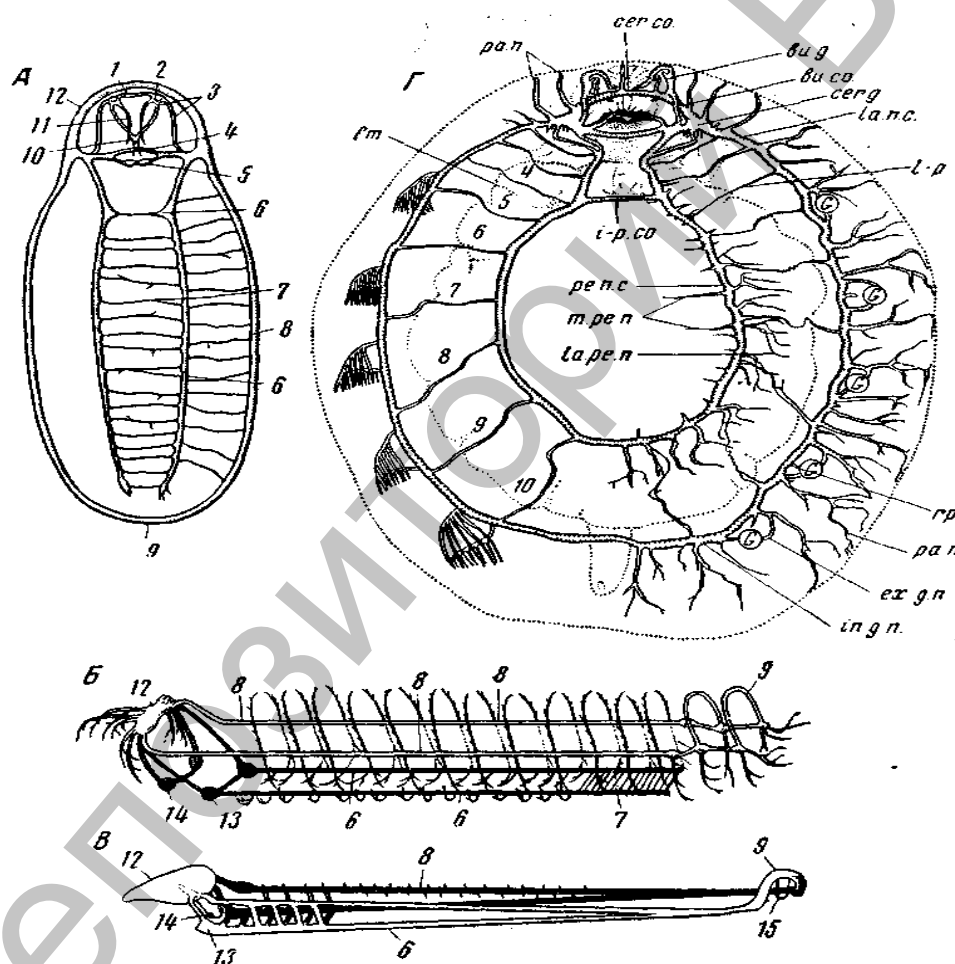


Рис. 89. Центральный нервный аппарат *Amphineura* и *Tryblidiida*

А – *Acanthochilon discrepans* (Loricata) (из Pelseneer); Б – *Proneomenia sluiteri* (Solenogastres); В – *Chaetoderma nitidulum* (Solenogastres); 1 – буккальная комиссура; 2 – верхний буккальный ганглий; 3 – стоматогастрические комиссуры; 4 – лабиальная комиссура; 5 – субрадулярные ганглии; 6 – педальные стволы; 7 – педальные комиссуры; 8 – плевровисцеральные стволы; 9 – проходящая дорсально от задней кишки комиссура плевровисцеральных или общая комиссура педальных и плевровисцеральных стволы; 10 – стоматогастрический ганглий – субцеребральная комиссура; 11 – нервы к пищеводу; 12 – церебральный тяж или церебральные ганглии; 13 – передние педальные ганглии; 14 – сублингвальные ганглии; 15 – проходящая центрально от задней кишки комиссура; Г –

Neopilina galathea (Tryblidiida) (по Н. Lemche et К.Е. Wingstrand): *cerco.* – церебральная комиссура; *vi. g.* – буккальный ганглий; *vi. co.* – буквальная комиссура; *cer. g.* – церебральный ганглий; *la. n.c.* – плевро-висцеральный ствол; *l-pco₄* – четвертая комиссура между плевро-висцеральными и pedalными стволами; *rp.n.* – один из нервов почечных отверстий; *ex.g.n.* и *in.g.n.* – жаберные нервы; *la. pe. n.* – латеральные нервы ноги; *m.pe.n.* – медиальные нервы ноги; *pe.n. c.* – pedalные стволы; *i-p. co.* – единственная интерpedальная комиссура; *fm* – край ноги; *pa. n.* – нервы к мантии; 4–10 – латеро-pedalные комиссуры от 4 до 10-й; *G* – места обрезанных ктенидиев левой стороны

передняя несет буккальные ганглии, иннервирующие спинную сторону ротовой полости и, может быть, кишечник; задняя несет субрадулярные ганглии, иннервирующие ventральную сторону ротовой полости. Буккальный нервный аппарат моллюсков не гомологичен глоточному отделу нервного аппарата турбеллярий, поскольку рот и глотка турбеллярий не гомологичны таковым моллюсков и аннелид. Плевро-висцеральные стволы переходят друг в друга над анальным отверстием. Pedальные стволы залегают у хитонов в толще мускулатуры ноги, которую они иннервируют, висцеральные – несколько дорсальной дна мантийной борозды. Таким образом, центральный отдел нервного аппарата уже у наиболее примитивных моллюсков значительно удалился от кожи.

Нервный аппарат *Neopilina galathea* (рис. 89) по уровню организации приближается к таковому хитонов, но менее примитивен. Число pedalных комиссур низведено у *Neopilina* до двух (одна передняя и одна задняя), число комиссур между pedalными и плевро-висцеральными стволами – до 10 пар. Имеются выраженные церебральные ганглии. Однако, в отличие от хитонов, плевро-висцеральные стволы *Neopilina* соединяются между собой впереди от анального отверстия, ventральной задней кишки; в этом отношении *Neopilina* сходна со всеми остальными Conchifera.

Наряду с центральным нервным аппаратом, углубившимся под кожу, у всех моллюсков имеется и периферическое кожное сплетение (рис. 90), состоящее из всех типов нервных клеток и способное к самостоятельным рефлексам. Имеются и более глубокие периферические сплетения, например в аддукторах и других мускулах Lamellibranchia. Таким образом, у моллюсков произошла концентрация и уход в глубь тела не всех нервных элементов, а лишь части этих последних, которая и образовала собой центральный отдел нервного аппарата с отходящими от него периферическими нервами; другая часть осталась под кожей в виде диффузной сети, очень напоминающей первоначальную сеть кишечнополостных. В более примитивной форме аналогичный процесс мы видели у некоторых платод. Сложно развитое сплетение имеется и во внутренних органах моллюсков; с центральным отделом нервного аппарата оно стоит в связи через буккальные и висцеральные ганглии.

Чрезвычайно существенно открытие чувствительных нервных клеток в составе эпителия кишечника *Anodonta*, позволяющее предполагать, что энтодерма моллюсков, подобно центральному фагоцитобласту кишечнополостных, образует нервные элементы.

Что касается степени централизации нервного аппарата, мы могли бы сравнить хитонов с такими турбелляриями, как *Mesostoma* (Rhabdocoela), которая тоже имеет мозг и 4 продольных нервных ствола (хотя и негомологичные таковым хитонов). Вообще уровень развития нервного аппарата у хитонов и высших турбеллярий довольно близок, несмотря на коренное различие планов его строения в обеих группах. Таким образом, уровень организации двух аппаратов часто бывает возможно сравнивать даже в тех случаях, когда архитектурные планы строения обоих аппаратов в сравниваемых группах различны и самые части, составляющие эти аппараты, не гомологичны.

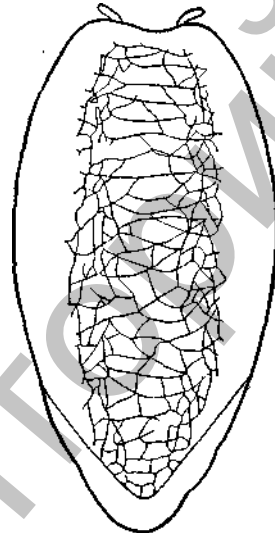


Рис. 90. Периферическое диффузное нервное сплетение в подошве ноги *Helix pomatia* (Gastropoda Pulmonata) (из Hanstrom)

В отношении тонкого строения центрального нервного аппарата аннелид, членистоногих, моллюсков и хордовых такое сравнение было в большом масштабе проведено А.А. Заварзиным и привело его к установлению «принципа параллелизма структур как одного из основных принципов морфологии»; следует только заметить, что параллелизм, так же, впрочем, как и дивергенция, свойственны эволюции не только структур, но всех вообще признаков организмов.

Нервный аппарат солоногастров (рис. 89, Б, В) весьма близок к таковому хитонов, но представляет некоторые интересные отличия, частью уже описанные при рассмотрении архитектоники моллюсков. Здесь заметим лишь, что нервные клетки на протяжении стволов не располагаются у них равномерно, а концентрируются в местах отхождения комиссур, где образуют ганглии, а межлежащие участки стволов

принимают характер простых проводящих путей, т.о. превращаются в коннективы. Однако у соленогастров этот процесс ганглионизации до конца не доведен, и на расположенных между ганглиями участках стволов некоторое количество нервных клеток у них все же остается.

У большинства вышестоящих моллюсков все клетки центрального отдела нервного аппарата скопляются в компактные, резко очерченные ганглии, внутри которых образуется сплетение отростков (невропиль) и происходит контакт между отдельными нейронами. Наоборот, промежуточные участки стволов, соединяющие два ганглия, полностью освобождаются от нервных клеток. Они состоят из параллельно идущих волокон, которые, лишь вступая в тот или иной ганглий, начинают ветвиться и контактируют с отростками других нейронов. Ганглии представляют как бы телефонные станции, в которых возможно переключение, промежуточные участки стволов — как бы простые пучки проводов.

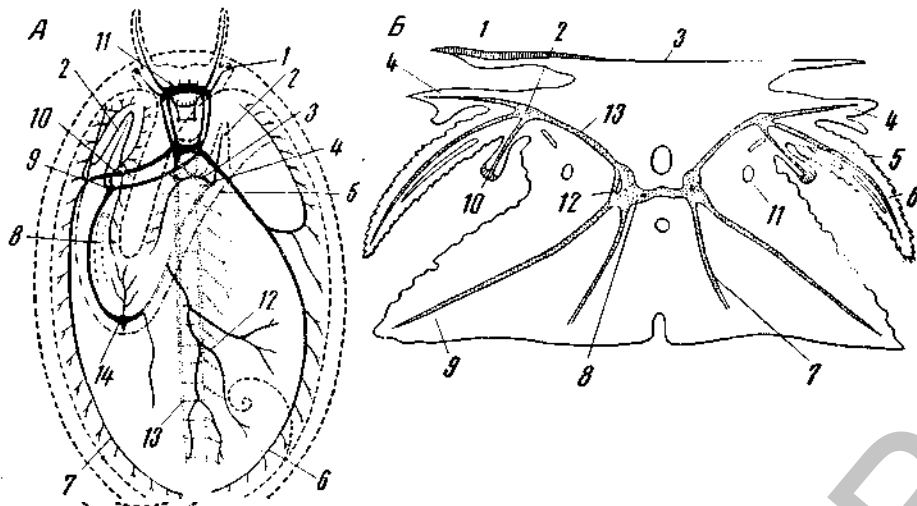
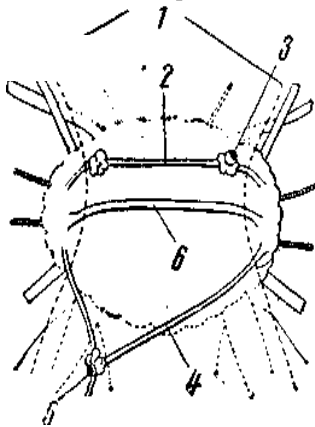


Рис. 91. Нервный аппарат брюхоногих

В



А – *Haliotis* (*Rhipidoglossa*), вид со спинной стороны, контуры тела нанесены пунктиром: 1 – глаза; 2 – ктенидии; 3 – правый асимметрический мантийный нерв; 4 – правый парietальный ганглий; 5 – край мантийной полости; 6 – правый симметрический мантийный нерв; 7 – левый симметрический мантийный нерв; 8 – прямая кишка; 9 – левый парietальный ганглий; 10 – левый асимметрический мантийный нерв; 11 – церебральный тяж; 12 – нерв гонад; 13 – pedalные стволы; 14 – висцеральный ганглий; Б – *Gibbula cineraria* (*Rhipidoglossa*, Trochidae), поперечный разрез через заднюю часть ноги: 1 – клетки, выделяющие крышечку (operculum); 2 – эпиподияльный ганглий; 3 – место крышечки; 4 – эпиподий; 5 – нерв бокового органа; 6 – эпиподияльное щупальце; 7 – нервы подошвы; 8 – pedalные комиссуры; 9 – боковой нерв ноги; 10 – боковой орган чувств; 11 – артерии ноги; 12 – pedalные стволы; 13 – эпиподияльный нерв; В – *Tethys leporina* (*Opisthobranchia Nudibranchia*), центральный нервный аппарат, вид с брюшной стороны; контуры кишечника (пищевода) нанесены пунктиром, видны буккальная (2) и pedalная (6) комиссури и висцеральные коллективы (4), охватывающие кишечник (1) с брюшной стороны; 3 – буккальный ганглий; 5 – абдоминальный ганглий (из Hanstrom)

Ганглионизация является дальнейшим шагом по пути централизации нервного аппарата. Мы здесь опять видим укорочение внутрицентральных путей, если не в целом, то в пределах отдельных участков нервного аппарата.

Нервный аппарат наиболее примитивных из Prosobranchia представляет известное сходство с таковым хитонов. Так, *Haliotis* (*Aspidobranchia Rhipidoglossa*) (рис. 91, А) имеет еще широкий и мало дифференцированный церебральный тяж, от которого идут нервы к глазам, головным щупальцам и волокна кстатоцисту. У всех моллюсков эти органы иннервируются от церебрального отдела нервного аппарата, хотя волокна кстатоцистам и идут обычно в составе церебро-pedalных коннективов. Кроме того, от церебрального тяжа отходят и коннективы к

буккальному отделу нервного аппарата. Вдоль ноги *Haliotis* тянутся два педальных ствола, соединенных метамерными комиссурами, первая из которых является субцеребральной комиссурой. В местах соединения субцеребральной комиссуры с педальными стволами отходят плевро-париетальные коннективы, перекрещивающиеся между собой и идущие к париетальным ганглиям. Эти последние лежат при основании ктенидиев, которые они иннервируют. От них идут плевро-висцеральные коннективы к висцеральному (абдоминальному) ганглию. Образованная этими тремя ганглиями дуга очевидно соответствует плевро-висцеральной дуге *Amphineura*. К месту ее соединения с педальными стволами подходят две пары коннективов, идущих от мозга; они очевидно представляют собой церебро-педальные и церебро-плевральные коннективы. Иногда возражают против гомологии плевро-висцеральной дуги высших моллюсков таковой *Amphineura* на том основании, что у первых дуга эта на своем заднем конце проходит под задней кишкой, тогда как у последних – над задней кишкой. Заметим, однако, что у *Chaetoderma* (*Solenogastres*) (рис. 89, В) имеется не только надкишечная комиссура, но и подкишечная, по существу представляющая последнюю из обыкновенных поперечных комиссур между стволами. Таким образом, разницу в положении комиссур в обеих группах моллюсков проще всего объяснить редукцией надкишечной комиссуры у *Neopilina*, у брюхоногих и других высших классов и сохранением подкишечной, т.е. последней из преанальных комиссур. Из поперечных комиссур, соединяющих у *Amphineura* педальные стволы с плевро-висцеральными, у *Haliotis* осталась только одна пара, а именно – на уровне субцеребральной комиссуры. У *Haliotis* эта плевро-педальная комиссура чрезвычайно укорочена, так что кажется, что педальные и плевро-висцеральные стволы непосредственно спаиваются между собой, но во многих случаях, например у *Viviparus* (*Architaenioglossa*), она очень наглядна.

Итак, нервный аппарат *Haliotis* отличается от такового хитона хиастоневрией (черта вторичная), большим богатством церебральных органов чувств (отсутствие которых у хитонов может быть и вторично) и полной ганглионизацией плевро-висцеральной дуги, тогда как педальные стволы остаются почти на той же стадии развития, как и у хитона. В области плевро-висцеральной дуги обособились три ганглия: два париетальных и висцеральный. У большинства брюхоногих между париетальными и церебральными ганглиями бывают вставлены еще плевральные ганглии. У *Haliotis* они слиты с началом педальных стволов, а у других форм бывают соединены с ними парой плевро-педальных комиссур. Эти последние соответствуют одной из многочисленных комиссур, соединяющих педальные стволы *Amphineura* с плевро-висцеральными стволами.

Резкое отличие наблюдается в строении периферических нервов, отходящих от плевро-висцеральных стволов, у *Amphineura* и брюхоногих. В то время, как у первых мы видим большое количество небольших, метамерно расположенных нервов, у *Haliotis* имеется всего несколько больших стволов, почти не представляющих следов метамерии. Сериально-гомологичными можно считать лишь обе пары мантийных нервов: так называемые симметрические мантийные нервы, отходящие от неперекрещенных плевральных ганглиев, и так называемые асимметрические мантийные нервы, отходящие от перекрещенных париетальных ганглиев. Любопытным последствием хиастоневрии является возникновение комиссур между симметрическим и асимметрическим мантийными нервами каждой стороны (д и а л и н е в р и я) (рис. 92). Смещение этих комиссур к самому месту отхождения обоих мантийных нервов ведет к состоянию, которое обозначается как з и г о н е в р и я. В этом случае комиссуры непосредственно соединяют между собой плевральные и париетальные ганглии, лежащие на одной и той же стороне, т.е. в действительности принадлежащие разным сторонам тела. Обыкновенно зигоневрия бывает односторонней. Один из крайних случаев зигоневрии описан для *Lamellaria* (*Taenioglossa*). В отличие от вышеописанного, метамерия нервов, отходящих от педальных стволов, выражена у многих *Rhipidoglossa* не только не хуже, но даже лучше, чем у хитонов. В этом отношении нервный аппарат разделяет судьбу соответствующих отделов тела: нога у *Rhipidoglossa* вообще имеет более выраженную метамерию, нежели у хитонов, тогда как метамерия туловища в связи с образованием внутренностного мешка полностью исчезла. Эпиподий с его щупальцами и другими органами чувств иннервируется целым рядом маленьких ганглиев, метамерно расположенных вдоль линии его прикрепления и связанных с педальными стволами при помощи тоже метамерных эпиподиальных нервов (рис. 91, Б).

Прогрессивные изменения, наблюдаемые у вышестоящих переднежаберных, сводятся главным образом к дальнейшей ганглионизации нервного аппарата. Мозг *Haliotis* и большинства *Aspidobranchia*, как и мозг хитонов, слабо развит и представляет как бы поперечный участок ствола с расположенными на всем его протяжении нервными клетками; слабое развитие мозга связано с малой подвижностью низших аспидобранхий и слабым развитием головных органов чувств. Мозг большинства других улиток дифференцируется на два церебральные ганглия и комиссуру между ними (церебральная комиссура).

Длинные педальные стволы свойственны лишь *Aspidobranchia* и отдельным представителям *Pectinibranchia* *Architaenioglossa* (*Viviparus*); строение педальных ганглиев *Cypraea* (*Taenioglossa*) лишь внешним образом напоминает педальные стволы низших улиток. У всех остальных улиток педальные стволы укорачиваются, конденсируются и

превращаются в пару педальных ганглиев, соединенных между собой отныне единственной, педальной комиссурой, коннективами – с церебральными ганглиями и комиссурами – с плевральными ганглиями. Образование педальных ганглиев завершает ганглионизацию нервного аппарата брюхоногих и представляет существенный дальнейший шаг в процессе его централизации. Эпиподий, древнее наследие Rhipidoglossa, у вышестоящих форм больше не встречается.

Наиболее примитивные из Opisthobranchia по организации своего нервного аппарата стоят еще на уровне переднежаберных (длинные коннективы, хиастоневрия). Среди Pulmonata некоторые следы хиастоневрии сохраняет *Chilina* и некоторые другие примитивные Basommatophora. В обоих подклассах, среди Opisthobranchia и среди Pulmonata, разыгрываются процессы раскручивания и укорочения коннективов, ведущие к ликвидации хиастоневрии. Однако наблюдаемое в обоих отрядах укорочение коннективов, ведущее к концентрации всех ганглиев вокруг пищевода, имеет и другое, более общее значение. Оно представляет дальнейший важный шаг в централизации нервного аппарата. У таких форм, как *Tethys leporina* (Nudibranchia), у которой все ганглии, кроме маленьких буккальных и висцерального, слились в одну общую массу, достигается одна из наиболее высоких степеней централизации нервного аппарата во всем животном мире (рис. 91, В). Однако надо помнить, что и у заднежаберных, как и у всех моллюсков, наряду с этим сохраняется и диффузное подкожное нервное сплетение.

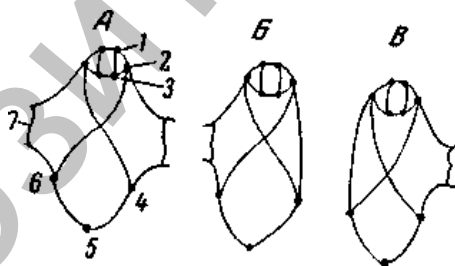


Рис. 92. Схема диалинервного и зигонервного типов строения центрального нервного аппарата Prosobranchia

А – диалинервный тип; Б – правосторонняя зигоневрия; В – левосторонняя зигоневрия: 1 – церебральный ганглий; 2 – плевральный ганглий; 3 – педальный ганглий; 4 – субинтестинальный ганглий; 5 – висцеральный ганглий; 6 – супраинтестинальный ганглий; 7 – мантийная анастомоза между симметричным и асимметричным мантийными нервами (из Lang)

Нервный аппарат Lamellibranchia (рис. 93) построен по одному типу с таковым Gastropoda. Главные отличия заключаются, понятно, в отсутствии хиастоневрии, а кроме того, в упрощении, связанном со значительной редукцией головных органов чувств и упрощением ротового аппарата. По степени централизации своего нервного аппарата низшие

пластинчатожаберные стоят приблизительно на уровне высших Prosobranchia: он полностью ганглионизован, но не сконцентрирован, коннективы длинные. Концентрация ганглиев наблюдается и здесь, а именно – в некоторых мономиарных семействах. Высшей степени она достигает у *Lima*. Однако, в отличие от гастропод, здесь все ганглии подтягиваются не к церебральным, утратившим свое значение главного центра, а к висцеральным, иннервирующим мантию, края которой являются у пластинчатожаберных главной чувствительной зоной тела. Таким образом, концентрация всех ганглиев происходит и здесь вокруг физиологически доминирующих центров.

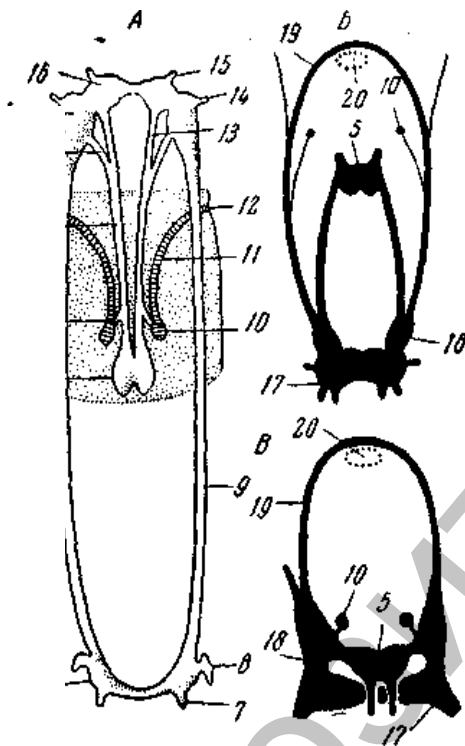


Рис. 93. Центральный отдел нервного аппарата Lamellibranchia

А – *Nucula nucleus* (Protobranchia), один из наиболее примитивных типов центрального отдела нервного аппарата у двустворчатых (по Pelseneer); Б – *Spondylus* (Filibranchia), начало концентрации нервных узлов; В – *Lima squamosa* (Filibranchia), крайняя степень концентрации нервного аппарата Bivalvia (из С.М. Yonge); 1 – плевральный ганглий; 2 – плевро-педальная комиссура; 3 – участки плевро-педальных комиссур, спаянные с церебро-педальными коннективами; 4 – нервы кстатоцистам; 5 – педальные ганглии; 6 – висцеро-бранхиальный ганглий; 7 – задний мантийный нерв; 8 – осфрадий; 9 – плевро-висцеральный коннектив; 10 –статоцист; 11 – его канал; 12 – наружное отверстие каналастатоциста; 13 – церебро-педальный коннектив; 14 – передний мантийный нерв; 15 – нерв ротовых лопастей; 16 – церебральный ганглий; 17 – висцеральные ганглии; 18 – церебро-плевральные ганглии; 19 – церебральная комиссура; 20 – рот

Scaphopoda по строению своего нервного аппарата приближаются к наиболее примитивным из Lamellibranchia, вроде *Nucula* (Protobranchia), но буккальный отдел развит лучше.

Мы видели, что у брюхоногих централизация нервного аппарата сводится к двум процессам: ганглионизации стволов и укорочению коннективов и комиссур. По существу оба эти процесса между собой независимы, что видно при сравнении брюхоногих с головоногими. У брюхоногих сначала происходит ганглионизация стволов, а затем укорочение. У головоногих мы видим обратный порядок.

Низшей ступени в развитии центрального отдела нервного аппарата моллюсков – длинных недифференцированных стволов – мы ни у кого из современных головоногих не находим. Зато укороченные нервные стволы,

еще, однако, не дифференцированные на ганглии и коннективы, мы находим у *Nautilus*.

Центральный отдел нервного аппарата *Nautilus* (рис. 94, А) состоит из трех дуг, образованных широкими тяжами, которые сплошь покрыты нервными клетками. Все тяжи укорочены и помещаются в голове. Один из них огибает пищевод с дорсальной стороны: это церебральный тяж; оба другие огибают пищевод с вентральной стороны. Передний из них соответствует педальным стволам хитонов, задний – плевро-висцеральным.

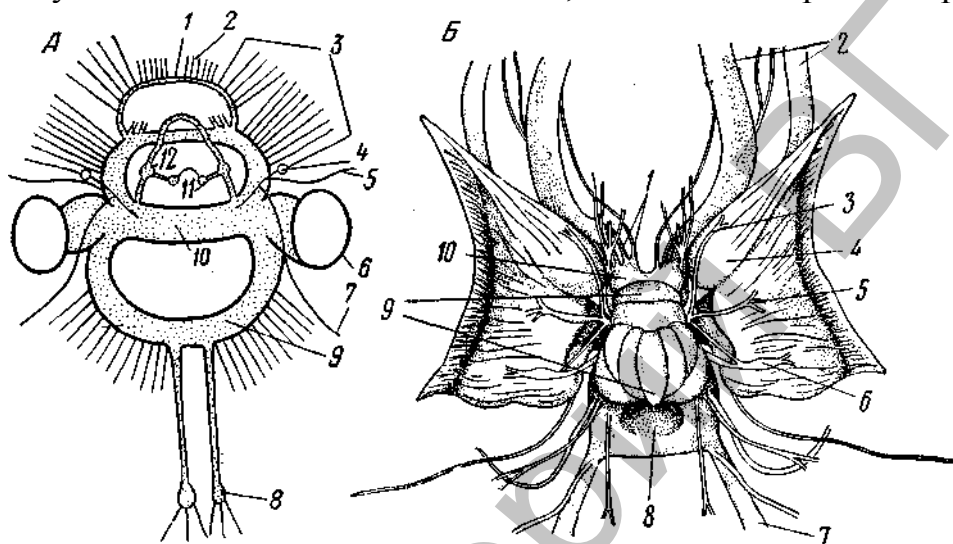


Рис. 94. Центральный нервный аппарат головоногих

А – *Nautilus* (Totrabranchia), вид сверху, схематизовано, щупальцевые нервы изображены частично: 1 – препедальное нервное кольцо; 2 – нервы пластинчатого органа; 3 – нервы к щупальцам; 4 –статоцист; 5 и 7 – нервы к передним и задним глазным щупальцам; 6 – глаза; 8 – абдоминальные ганглии; 9 – плевро-висцеральный тяж; 10 – церебральный тяж; 11 – буккальные ганглии; 12 – лабиальные ганглии; Б – *Eledone moschata* (Dibranchia Octoroda), вид с дорсальной стороны: 1 – лабиальные нервы; 2 – нервы рук; 3 – переднеглазничный нерв; 4 – зрительные ганглии; 5 – среднеглазничный нерв; 6 – верхние глазничные ганглии; 7 – мантийные нервы; 8 – висцеральные ганглии; 9 – церебральные ганглии, расчлененные на несколько долей; 10 – верхние буккальные ганглии (из Hanstrom).

Кроме того, от церебрального тяжа отходит буккальная комиссура и от педального – препедальное кольцо. Последнее иннервирует часть ножных щупалец. Непосредственно от педальных тяжей иннервируются остальные щупальца и воронка, также представляющая одно из производных ноги, по мнению некоторых – гомолог эпиподия *Rhipidoglossa*. От плевро-висцерального тяжа, помимо многочисленных нервов к мантии и другим органам, отходят два коннектива к абдоминальным ганглиям, иннервирующим жабры и внутренности.

Сдвиг педального кольца кпереди, наблюдаемый у всех головоногих, связан с характерным для них сдвигом кпереди и большей части зачатка самой ноги.

В отличие от *Nautilus*, центральный отдел нервного аппарата всех двужаберных (рис. 94, Б) состоит не из недифференцированных тяжей, а из ганглиев. При этом коннективы и комиссуры чрезвычайно укорочены, так что основные ганглии – церебральные, pedalные и висцеральные – сливаются вокруг пищевода в одну массу, внешне расчлененную лишь слабыми перетяжками.

В то же время за счет периферического сплетения у головоногих дифференцируются дополнительные ганглии, отсутствующие у других моллюсков. Крупнейшими из них являются следующие: брахиальные ганглии, иннервирующие руки и стоящие в связи с pedalными ганглиями, но также и непосредственно с церебральными; губные (лабиальные) или верхние буккальные ганглии, стоящие в связи с церебральными, но соединенные комиссурами также и с брахиальными; и, наконец, звездчатые ганглии (*ganglia stellata*), иннервирующие мантию и при помощи паллиальных нервов связанные с висцеральными ганглиями.

Процесс ганглионизации периферического сплетения и вовлечение его в состав центрального нервного аппарата зашел у головоногих настолько далеко, что диффузные участки сплетения, если они и сохранились, не играют больше никакой роли ни в локомоторной деятельности животного, ни в игре хроматофоров кожи. Диффузное нервное сплетение сохранилось во внутренних органах (стенки кишечника и т.д.), а по некоторым данным, – и в той его части, которая связана с мускулатурой головы.

В нервном аппарате головоногих имеются гигантские двигательные волокна. Они отличаются громадным диаметром (у *Loligo* – 700 μ) и большой быстротой проведения, почти такой же, как в миэлиновых волокнах позвоночных. Гигантские волокна имеются у многих животных и обычно обслуживают особенно быстрые реакции бегства или укрытия в трубку, но у головоногих – нормальную функцию реактивного плавания. Впрочем филогенетически это последнее, вероятно, возникло из реакции, первоначально используемой при бегстве.

Все головоногие – активные хищники; органы чувств и локомоторный аппарат двужаберных достигают высокого совершенства. В соответствии с этим для мозга головоногих характерно чрезвычайное развитие зрительных центров, громадный общий объем мозга, его сложное внутреннее расчленение и высокосовершенная микроархитектоника. Мозг головоногих защищен хрящевым черепом, у *Nautilus* – снизу, у двужаберных – почти со всех сторон. Мозг двужаберных и в особенности осьминогов – высшая точка в развитии центрального отдела нервного аппарата моллюсков и один из наиболее совершенных нервных приборов у всех беспозвоночных вообще.

11.4. Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика первичных нервных клеток.
2. Нервная система кишечнополостных.
3. Нервная система турбеллярий.
4. Эволюция нервной системы турбеллярий.
5. Строение нервной системы хитонов и моноплакофор.
6. Нервная система пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков.
7. Особенности строения и функционирования нервной системы головоногих моллюсков.

ТЕМА 12

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ И ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ АННЕЛИД И ЧЛЕНИСТОНОГИХ

12.1. Нервная и эндокринная система аннелид

У некоторых примитивных аннелид, например у *Dinophilus*, у *Aeolosoma*, брюшные стволы широко расставлены и соединены длинными поперечными комиссурами, так что возникает «лестничная нервная система».

У большинства происходит сближение стволов и укорочение комиссур, приводящие к большей или меньшей степени слияния ганглиев и коннективов правой и левой сторон, так что из лестницы образуется цепочка. Во внутреннем строении этой цепочки у типичных аннелид всегда можно различить ее парное строение. Слияние парных брюшных стволов в цепочку является одним из процессов централизации нервного аппарата. Дальнейшей централизации, которая выжалась бы в укорочении коннективов, в сближении и слиянии последовательных пар ганглиев, мы ни у типичных полихет, ни у олигохет почти не видим, если не считать слияния части передних ганглиев в подглоточный ганглий (*Nereis*, рис. 95, А; *Hermione* из *Phyllodoceomorpha*, *Muxicola* из *Serpulimorpha* и другие). У пиявок, помимо слияния большей частью четырех передних ганглиев в подглоточную массу, происходит слияние семи (у *Acanthobdella* – четырех) задних ганглиев в ганглиозную массу задней присоски.

Таким образом, в пределах всего подтипа аннелид централизация нервного аппарата делает лишь небольшие успехи по сравнению с наиболее примитивными представителями этой группы. Лишь у высших представителей аберрантного, олигомерного отряда *Myzostomida* вся брюшная цепочка оказывается слита в одну сплошную нервную массу.

От каждого из ганглиев брюшной цепочки полихет отходят, как правило, 3 пары периферических нервов; но при значительном увеличении длины отдельных сегментов, как, например, в семействе *Maldanidae* (*Drilomorpha*), число периферических нервов в каждом невросомите увеличивается. В типичном случае передняя и задняя пары нервов – преимущественно двигательные, средняя – преимущественно чувствительная. Оба нерва каждой из двигательных пар соединяются между собой на спинной стороне, образуя таким образом кольцевые нервы. У блуждающих полихет, как указано выше, имеется при основании каждой параподии небольшой подиальный ганглий, соединяющийся с нервом средней пары, а через него – с брюшной цепочкой. В семействе *Amphinomidae* (*Nereimorpha*) все подиальные ганглии каждой стороны

соединены также и непосредственно между собой при помощи продольных коннективов, известных под именем латеральных нервов (рис. 95, В); подиальные ганглии первого сегмента туловища продолжениями латеральных нервов соединяются с мозгом в местах впадения в этот последний дорсальных корешков окологлоточных коннективов.

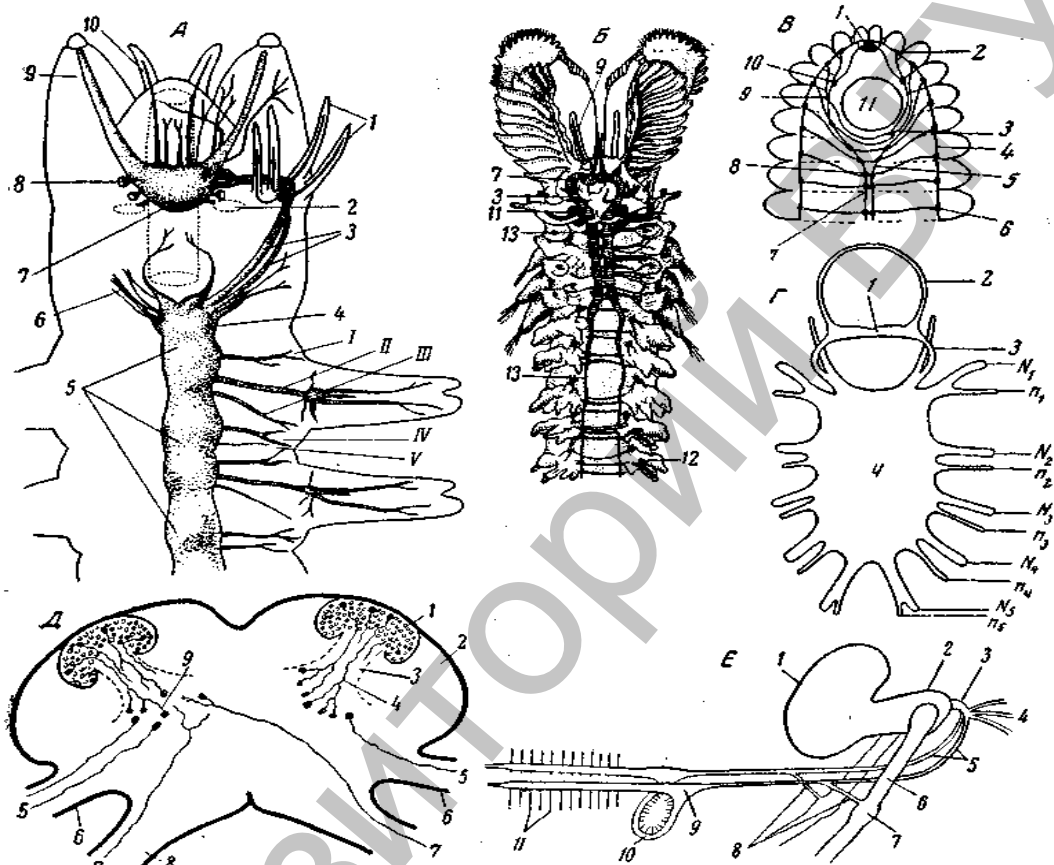


Рис. 95. Центральный нервный аппарат полихет

А – *Nereis virens* (Polychaeta), передний конец тела (из Догеля); Б – *Sabellaria alveolata* (Polychaeta Hermellidae), передний конец тела (по К.Е. Johansson): 1 – перистомиальные цирры; 2 – нухальные органы; 3 – окологлоточные коннективы; 4 – ганглии перистомия; 5 – брюшная нервная цепочка; 6 – нерв перистомия; 7 – мозг; 8 – глаза; 9 – пальпы; 10 – антенны; 11 – экскреторные нефромиксии в тораксе; 12 – половые нефромиксии; 13 – брюшная нервная лестница со сближенными коннективами в тораксе; I–V – пять пар нервов каждого невросомита, из которых II несет параподиальный ганглий; В – *Hermodice* (Polychaeta, Amphinomidae), схема нервного аппарата передней части тела: 1 – мозг; 2 – параподиальные ганглии 1-го туловищного сегмента; 3 – комиссуры I и II пары брюшных ганглиев, огибающие глотку; 4 – боковой нерв; 5 и 7 – коннективы брюшных стволов; 6 – параподиальные ганглии 8-го сегмента; брюшные ганглии: 8–6-го сегмента; 9–2-го сегмента; 10–1-го сегмента; 11 – глотка (по Gustafson); Г – центральный отдел нервного аппарата самки *Pulvinomyzostomum pulvinar* (Myzostomida) – пример концентрации брюшного мозга у аннелид: 1 – мозг; 2 – глоточное кольцо (стоматогастрический отдел); 3 – окологлоточные коннективы; 4 – брюшной мозг; N₁ – N₅ – главные метамерные нервы; n₁ – n₅ – добавочные метамерные нервы (по Jagersten); Д – схематический фронтальный разрез через мозг *Stenelais picta* (Polychaeta Aphroditidae): 1 – globulus стебельчатого тела; 2 – надглоточный ганглий; 3 – стебелек стебельчатого тела; 4 – невриты клеток globuli; 5 –

чувствительные волокна из нервов пальпов; 6 – пальпы; 7 – волокна из окологлоточных коннективов; 8 – окологлоточные коннективы; 9 – glomerulus пальпального нерва (по Hanstrom);

Е – схема передней части центрального нервного аппарата полихет семейства Amphinomidae: 1 – задний мозг; 2 – передний мозг; 3 – стоматогастрический ганглий; 4 – нервы к губам; 5 – мозговые корешки стома-тогастрического отдела; 6 – окологлоточные коннективы; 7 – первый ганглий брюшной цепочки; 8 – брюшномозговые корешки стоматогастрического отдела;

9 – глоточные ганглии; 10 – их комиссура; 11 – глоточные нервы (по Gustafson)

В отличие от амфиномид и сферодорид ни у кого из других блуждающих полихет продольных коннективов между всеми подиальными ганглиями не известно.

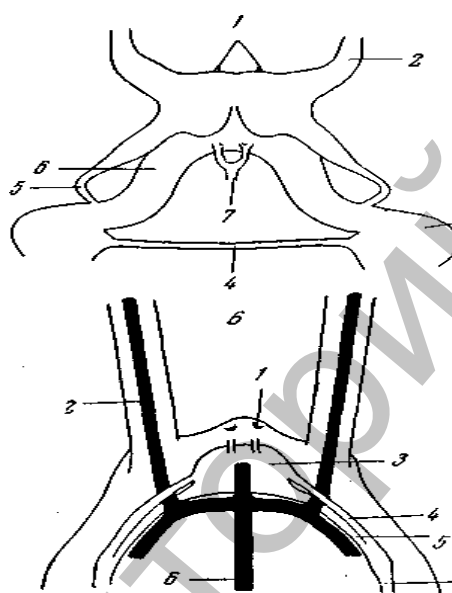


Рис. 96. Мозг сидячих полихет

А – схема строения мозга *Serpula vermicularis* (вид с дорсальной стороны): 1 – передние медиальные нервы; 2 – нервы к пальпам; 3 – 1-я пара ганглиев брюшной цепочки; 4 – их комиссура; 5 – спинные корешки окологлоточных коннективов; 6 – брюшные корешки окологлоточных коннективов; 7 – нервы к спинному сосуду; Б – схема взаимоотношений мозга и сосудов головы у *Stylarioides* (сем. Chlothaemidae): 1 – глаза; 2 – сосуды пальпов; 3 – мозг; 4 – спинные корешки окологлоточных коннективов; 5 – брюшные корешки окологлоточных коннективов; 6 – спинной сосуд; 7 – окологлоточные коннективы (по К.Е. Johansson)

У некоторых блуждающих полихет непосредственные соединения между подиальными ганглиями все же имеются, но лишь на протяжении нескольких первых сегментов, и отсутствуют в остальных; так, у *Nereis* соединены между собой подиальные ганглии 4 передних сегментов, несущих тентакулярные цирры; считает это соединением следствием цефализации. У большинства сидячих полихет подиальных ганглиев нет или встречаются их рудименты.

Мозг аннелид, в примитивных случаях развивающийся из множества самостоятельных зачатков (*Lopadorhynchus*), у многих других полихет

образуется из одного зачатка, а у олигохет – даже за счет общего зачатка с брюшными стволами. Последний способ развития несомненно является вторичным. Независимо от способов образования мозг взрослой аннелиды представляет монолитное образование, и лишь при сильном развитии самого мозга и иннервируемых им органов чувств (у блуждающих полихет) в нем обособляются три отдела: передний мозг, иннервирующий пальпы; средний мозг, иннервирующий глаза и тентакулы; задний мозг, иннервирующий нухальные органы. Ввиду того, что зачатки пальпов образуются по бокам теменной пластинки трохфоры, можно принять, что передний мозг возник за счет зачатков, расположенных вокруг аборального полюса, а задний мозг, как и обслуживаемые им нухальные органы, – в спинном (*D*) квадранте верхнего полушария; таким образом, задний мозг вполне оправдывает свое название.

Чем сильнее развиты какие-либо органы чувств, тем сильнее развит и соответствующий отдел мозга: амфиномиды с их громадными нухальными органами имеют большой задний отдел с хорошо развитыми ассоциативными центрами (гломерулами). У *Alciopidae* (*Phyllodoceomorpha*), имеющих большие и относительно совершенные глаза, хорошо развит средний мозг и зрительные центры. У nereid и афродитид, обладающих хорошо развитыми пальпами, сильно развит передний мозг. *Eunicidae* имеют из всех полихет наиболее сложно устроенную глотку, с вентральным слепым мешком и наиболее сложным глоточным отделом нервного аппарата, и это обстоятельство тоже усиливает развитие у них переднего мозга, посылающего у полихет нервы к глоточному отделу.

Сидячие полихеты, перешедшие к питанию грунтом или к седиментации наннопланктона, наряду с приобретением многих признаков специализации, утрачивают совершенство органов чувств и хищную глотку бродячих семейств; в связи с этим их головной мозг также значительно упрощается (рис. 96).

Во внутреннем строении мозга полихет наиболее замечательной особенностью является возникновение стебельчатых тел (*сogroga pedunculata*), являющихся высшими ассоциативными центрами в мозгу *Articulata* (рис. 95, Д). У сидячих полихет они редуцированы, у олигохет и пиявок отсутствуют. Стебельчатые тела полихет возникают в связи с нервами пальпов, обеспечивая их ассоциативные связи с другими частями мозга. Особенно сильно они развиты у компактных, активных, подвижных афродитид.

Быстро прячущиеся в норку аннелиды содержат в своих двигательных центрах «гигантские» клетки, от которых отходят «гигантские» волокна, тянущиеся вдоль брюшной цепочки. Мы видели, что «гигантские» волокна имеются и у других удлинённых беспозвоночных, совершающих быстрые движения, как прячущиеся в

норку *Enteropneusta* и *Lingula*, прыгающие десятиногие раки и саранчевые. Имеются они и у ланцетника. У личинки стрекозы *Anax* гигантские волокна брюшной цепочки участвуют в рефлексе выбрасывания воды из прямой кишки. У *Anax* и *Sepia* «гигантские» волокна являются лишь крайним «плюс-вариантом» в ряду изменчивости диаметров двигательных волокон.

Полихеты имеют хорошо развитый глоточный нервный аппарат, ганглии которого развиваются за счет эпителия глотки и который соединяется с мозгом, с околототовыми коннективами или с первыми брюшными ганглиями иногда несколькими парами корешков (рис. 95, E). С буккальным нервным аппаратом моллюсков он, вероятно, гомологичен, хотя, может быть, и в самой общей форме, так же, как и со стоматогастрическим нервным аппаратом членистоногих.

В некоторых случаях нервные клетки аннелид берут на себя инкреторную функцию. Так, в ганглиях брюшной цепочки многих полихет, пиявок и дождевых червей имеются двигательные клетки, посылающие свои отростки к мышцам кровеносных сосудов и одновременно выделяющие адреналин; другими словами, эти клетки воздействуют на кровеносный аппарат животного двояким путем – нервным и гуморальным. Далее, по-видимому, мозг полихет до надлежащей поры тормозит своим присутствием эпитокное преобразование задних сегментов; удаление средней части простомия *Nereis* вызывает эпитокную перестройку даже незрелых особей; по аналогии с насекомыми можно предположить выделение частью мозговых клеток специального гормона, тормозящего «метаморфоз».

В последние годы, в мозгу и брюшной цепочке нереид, а также ряда сидячих полихет, олигохет и сипункулид доказано присутствие невроинкреторных клеток. Для нереид доказано совпадение их циклов секреции с половыми циклами. У *Nephthys*, нереид, дождевых червей аксоны невроинкреторных клеток мозга в значительной своей части заканчиваются в кровяном синусе или сплетении кровеносных сосудов, подстилающем надглоточный ганглий. Этот цереброваскулярный комплекс является типичным неврогемальным органом.

Очень важную, но очень трудную задачу представляет гомологизация различных отделов нервного аппарата полихет, с одной стороны, сколецид и моллюсков – с другой. Говоря в самой общей форме, нервный аппарат высших турбеллярий состоит из кожного сплетения (ортогона) и церебрального ганглия (эндона), нервный аппарат трохефоры *Lopadorhynchus* – из нервного сплетения, соответствующего ортогону турбеллярий, и из циркумбластопорального сплетения, отсутствующего у этих последних. Часть ортогона личинки, лежащая в ее верхнем полушарии, дает начало головному мозгу взрослой полихеты; часть его, переходящая в нижнее полушарие, дает окологлоточные коннективы, а за счет

циркумбластопорального сплетения образуются брюшные стволы. Таким образом, в состав мозга полихет входят части нервного аппарата личинки, отвечающие передней части ортогона турбеллярий. Но имеется ли в составе мозга полихет что-либо гомологичное эндону турбеллярий? Как мы видели, этот последний возникает в связи с аборальным органом чувств низших турбеллярий, статоцистом, и в соответствии с этим лежит на морфологической оси тела. У ряда полихет, например у *Polygordius*, в число зачатков, дающих начало мозгу, входят и элементы, связанные первоначально с теменной пластинкой, являющейся аборальным органом чувств трохофоры. Как легко видеть, эти элементы в какой-то мере являются гомологами эндона турбеллярий; однако в мозгу полихет они играют лишь незначительную роль. Тем не менее, теменная пластинка в качестве одного из зачатков мозга представляет значительное постоянство и, кроме полихет, прослеживается у моллюсков и даже у низших раков.

12.2. Нервная система членистоногих

Центральный отдел нервного аппарата *Onychophora* и членистоногих состоит, как и у аннелид, из мозга, окологлоточных коннективов и брюшных стволов. Однако, как мы видели, в состав мозга представителей обоих подтипов входит по меньшей мере одна пара брюшных ганглиев, образующая тритоцеребральный отдел мозга. В силу этого мозг высших *Articulata* всегда лежит глубоко внутри тела и никогда не занимает у некоторых аннелид. Однако брюшная нервная лестница *Notostraca* лежит кнаружи от хорошо выраженного у них слоя продольных мышц, т.е. занимает более поверхностное положение, чем у многих полихет.

Брюшные стволы всех членистоногих никогда не соединяются над анальным отверстием и почти всегда полностью ганглионизованы, причем в каждом сегменте обычно образуется по одной паре ганглиев. Однако у *Scutigera* ганглии брюшной цепочки не вполне обособлены от продольных коннективов, которые тоже покрыты клетками. Брюшная нервная лестница с широко расставленными стволами и длинными, притом двойными, поперечными комиссурами из всех современных членистоногих свойственна листоногим ракам (рис. 97, А) и *Gephalocarida*. У всех других членистоногих оба ганглия одного сегмента сближаются до соприкосновения, так что поперечная комиссура внешне становится невидимой, хотя коннективы очень часто остаются разделенными (большинство многоножек и ракообразных, часть насекомых). У многих раков, насекомых и всех наземных хелицерных происходит, по крайней мере по внешности, полное слияние не только ганглиев, но и коннективов, в одну непарную цепочку. В этом отношении процессы централизации протекают у аннелид и членистоногих параллельно и в различных группах членистоногих независимо.

Однако, в отличие от аннелид, у членистоногих широкое развитие

получает также и концентрация брюшной цепочки путем укорочения продольных коннективов и слияния последовательных метамерных ганглиев. Явление это вполне аналогично такой же концентрации ганглиев моллюсков, но вследствие иного общего плана нервного аппарата протекает у членистоногих несколько иначе. В отдельных группах членистоногих характер и степень концентрации брюшной цепочки тесно связаны с характером и степенью гетерономности их метамерии, с объемом и степенью интеграции тагм, длиной и степенью интеграции всего тела.

Нервный аппарат Phyllozoa представляет прототип гомономной брюшной лестницы, состоящей из независимых друг от друга ганглиев. В том числе независимы от мозга и тритоцеребральные ганглии. У всех остальных членистоногих, в связи с образованием головы, тритоцеребральные ганглии сливаются с мозгом. Но и все ганглии, кроме тритоцеребральных, остаются независимыми между собой лишь у немногих ракообразных. У громадного большинства ракообразных и Atelocerata сливаются между собой по меньшей мере ганглии мандибул и двух пар максилл в один подглоточный ганглий, однако у Chilopoda Anamorpha ганглии максилл II еще не вошли в его состав (рис. 98, Б). У всех насекомых и Chilopoda ганглии последних сегментов тела (9–11-й сегменты брюшка у насекомых, половые сегменты у Chilopoda) сливаются с ганглием предшествующего сегмента: 8-го брюшного сегмента у насекомых, сегмента последних бегательных ног у Chilopoda (рис. 98, Г).

Дальнейшее слияние идет довольно разнообразными путями. У Crustacea Malacostraca прежде всего сливаются с подглоточным ганглием ганглии максиллипед (Decapoda Macrura, рис. 97, Е), затем другие грудные ганглии и, наконец, у крабов (Brachiura, рис. 97, Н) все ганглии брюшной цепочки сливаются в одну общую массу.

Столь же высокая концентрация брюшной цепочки наблюдается и у некоторых Entomostraca (часть Coleoptera и Cirripedia), у которых, впрочем, она облегчается уменьшением числа сегментов тела. Во всех этих случаях централизация нервного аппарата достигает почти такой же степени, как и у заднежаберных улиток или головоногих. Тогда как у полихеты или листоногого рака каждый ганглий лежит в том сегменте тела, который он иннервирует, у краба все они сдвинуты в передние сегменты гнатоторакса, но каждый сохраняет связь со своей областью иннервации, каждый продолжает иннервировать свой сегмент. Таким образом, коннективы укорачиваются в той же мере, в какой удлиняются периферические нервы, и достигается основная задача централизации нервного аппарата – укорочение межцентральных путей.

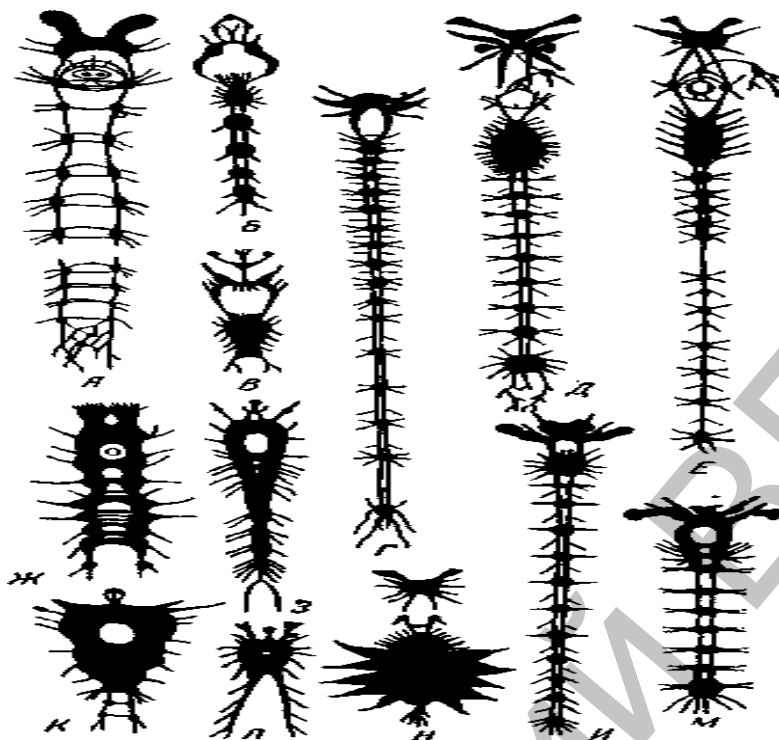


Рис. 97. Типы строения центрального нервного аппарата ракообразных
 А – Phyllopoda; Б – Cirripedia Pedunculata; В – Cirripedia Operculata; Г – Euphausiacea;
 Д – Stomatopoda; Е – Decapoda Macrura; Ж – Cladocera; З – Copepoda; И – Amphipoda
 Gammaroidea; К – Ostracoda; Л – Copepoda; М – Isopoda Oniscoidea; Н – Decapoda Bracliura (из
 Догеля)

Тот же процесс концентрации брюшной цепочки независимым путем или, вернее, множеством независимых путей, протекает и в других классах членистоногих – у насекомых, хелицерных и пантопод. Исключение составляют только многоножки, у которых в связи с незначительной интеграцией их туловища концентрация брюшной цепочки также останавливается на одной из первоначальных, вышеупомянутых ступеней развития (рис. 98, А).

Среди насекомых даже наиболее примитивные формы, вроде *Machilis* (*Thysanura*, рис. 98, Д), имеют во взрослом виде уже лишь 8 свободных абдоминальных ганглиев. В большинстве случаев такое число ганглиев свойственно только личинкам. Почти все взрослые насекомые представляют более значительные степени концентрации брюшной цепочки. Прежде всего первый брюшной ганглий очень часто сливается с третьим грудным, и притом даже не только у тех насекомых, у которых сливаются соответствующие сегменты.

У некоторых бабочек и прямокрылых с третьим грудным сливается не 1, а 2 первые брюшные ганглия (например, у *Telea*, сем. Saturniidae), у *Locusta* – целых три. Далее происходит слияние грудных ганглиев между собой и с подглоточным ганглием, а брюшных – между собой. И, наконец, у некоторых форм происходит, как у крабов, полное слияние всех ганглиев брюшной цепочки в одну общую подглоточную массу. Разнообразие сочетаний в отдельных случаях очень велико. Общее разнообразие еще

усиливается наличием в некоторых случаях полового диморфизма, а у *Holometabola* – различиями между окрыленными насекомыми и личинками.

Пользуясь главным образом данными Е. Brandt, изучившего анатомическое строение нервного аппарата очень многих насекомых, а также и другими источниками, можно составить следующую таблицу.

Рассматривая эту таблицу, мы можем заметить несколько общих закономерностей.

1. Максимальной концентрации ганглиев головы и груди всегда соответствует высокая концентрация ганглиев брюшка. В силу этого в первых рядах отсутствуют наименее централизованные формы нервной цепочки брюшка.

2. Большинство *Diptera* располагается во втором ряду и очень немногие остаются за пределами этого ряда, т.е. для двукрылых характерно большое постоянство в числе ганглиев груди и головы при последовательном сокращении числа свободных ганглиев брюшка.

3. Все клопы оказываются в нулевом столбце, т.е. у всех *Heteroptera* ганглии брюшка слиты с последними грудными (рис. 99, 3), тогда как ганглии головы и груди представляют ряд последовательных стадий слияния между собой. Клопы – группа палеонтологически довольно древняя однако во многих отношениях высоко специализованная. Чертой специализации является у них и полная концентрация брюшной цепочки. Высокая степень концентрации брюшной цепочки свойственна также *Homo-ptera* и другим отрядам (*Thysanoptera*, *Psocoptera*, *Anoplura*).

РАЗЛИЧНЫЕ СТУПЕНИ КОНЦЕНТРАЦИИ БРЮШНОЙ НЕРВНОЙ ЦЕПОЧКИ У НАСЕКОМЫХ
(зависимость между числом свободных ганглиев в брюшке и в голове и груди)

Ступень	Голова	Брюшко								
		0	1	2	3	4	5	6	7	8
I	1+1	<i>Hydrometra</i> <i>Rhizotrogus</i>	<i>Stylops</i>	-	-	-	-	-	-	-
II	2+1	<i>Pentatoma</i> <i>Nera</i> <i>Serica</i> <i>Musca</i> <i>Sarcophaga</i> <i>Lucilia</i>	<i>Conops</i> <i>Ortalis</i> <i>Myopa</i>	<i>Syrphus</i> <i>Volucella</i>	<i>Cyrtus</i> <i>Oncodes</i>	<i>Chrysozona</i> <i>Stratiomya</i>	<i>Tabanus</i> <i>Chrysops</i>	<i>Pangonia</i>	-	-
III	2+2	<i>Lygaeus</i> <i>Cetonia</i> <i>Melolontha</i> <i>Acylius</i> <i>Bostrichus</i>	<i>Gyrinus</i> <i>Phora</i>	Curculionidae	<i>Agrilus</i> <i>Eucera</i> <i>Crabro</i>	<i>Vanessa</i> <i>Argynnis</i> <i>Apis</i> ♀ и ♂	<i>Necrophorus</i> <i>Apis</i> ♀ <i>Bombus</i> ♂ <i>Vespa</i> ♀	<i>Acerentomon</i> <i>Bombus</i> ♀ ♀	-	-
IV	2+3	<i>Podura</i> <i>Psocus</i> Bce Mallophaga <i>Phthirus</i> <i>Geotrupes</i> <i>Aphodius</i> <i>Ateuchus</i>	<i>Hister</i> <i>Scaphidium</i> <i>Coccinella</i> <i>quinquepunctata</i>	<i>Melasoma</i> <i>Chrisomela</i> <i>Harpalus</i> <i>Coccinella</i> <i>septempunctata</i>	<i>Cassida</i> <i>Mutilla</i> <i>rufipes</i> ♂	<i>Callidium</i> <i>Donacia</i> <i>Meloe</i> <i>Cossus</i> <i>Mutilla</i> <i>europaea</i> ♂	<i>Creophilus</i> <i>Silpha</i> <i>Hepialus</i> <i>Locusta</i>	<i>Forficula</i> <i>Blatta</i> <i>Cicindella</i> <i>Chironomus</i> <i>Culex</i> <i>Tipula</i> <i>Cloeon</i>	<i>Eosentomon</i> <i>Aeschna</i> <i>Elater</i> <i>Telephorus</i> <i>Pulex</i> ♀ <i>Mantodea</i> поденки большинство	<i>Machilis</i> <i>Dictyopterus</i> <i>Corydalis</i> <i>Pulex</i> ♂

Примечание. В таблице приведено число свободных ганглиев головы, груди и брюшка у различных насекомых. Значение сочетаний числа ганглиев головы и груди следующее: 1+1 означает 1 ганглий (надглоточный) в голове и в груди (последний охватывает подглоточный и все грудные ганглии и всю брюшную цепочку); 2+1 означает надглоточный, подглоточный и один, общий грудной; 2+2 означает надглоточный, подглоточный и 2 грудных; 2+3 означает надглоточный, подглоточный и 3 самостоятельных грудных

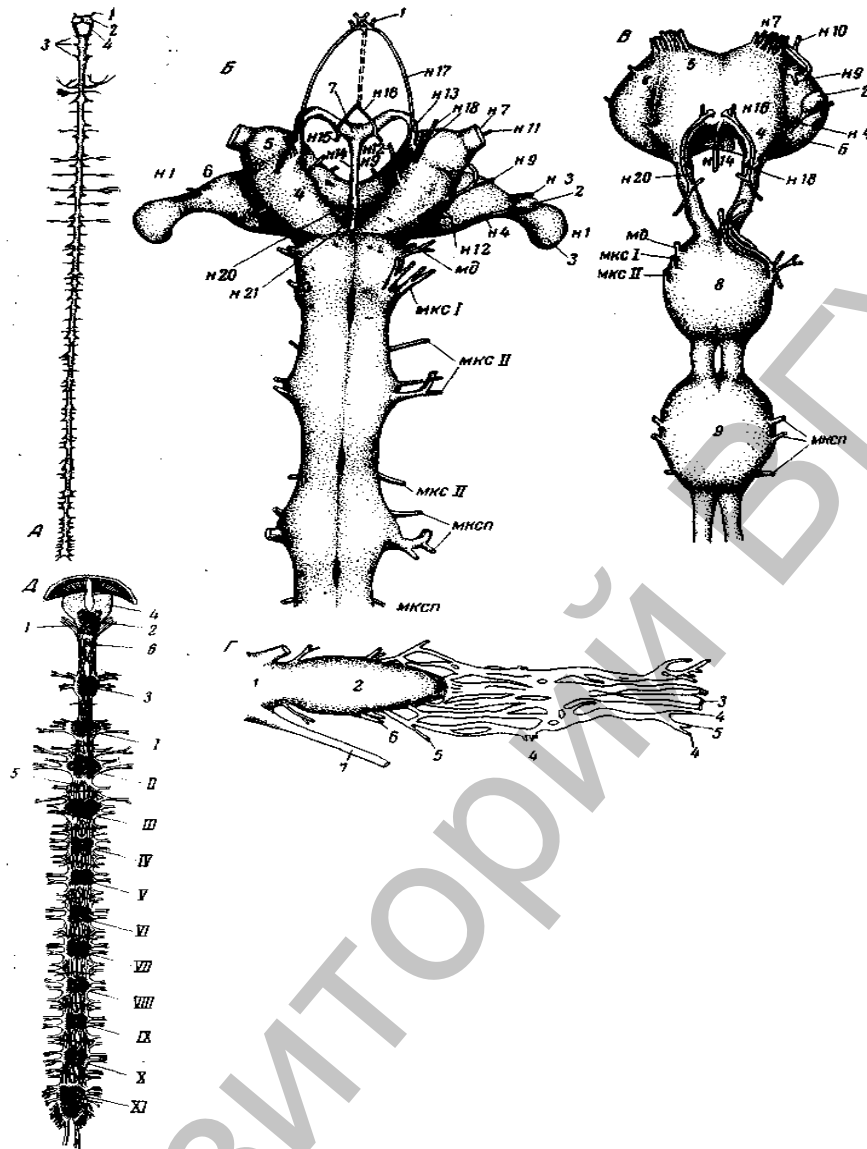


Рис. 98. Центральный отдел нервного аппарата низших членистоногих
 А – *Polydesmus verhoeffi* (Diplopoda): 1 – нерв антенн; 2 – надглоточный ганглий; 3 – подглоточный ганглий; 4 – глоточные коннективы (по Newport); Б – *Thereuopoda clunifera* (Chilopoda Scutigermorphia), мозг и передняя часть брюшной цепочки, вид с брюшной стороны; обратить внимание на примитивные черты: отсутствие слияния ганглиев мандибул и максилл в один подглоточный ганглий и слабую ганглионизацию брюшной цепочки; В – *Scolioptanes hirtipes* (Chilopoda, Geophilomorpha), мозг и передняя часть цепочки, вид с брюшной стороны; обратить внимание на редукцию зрительных долей и всего протоцеребра под влиянием слепоты, связанной с роющим образом жизни, при общем более высоком уровне строения брюшной цепочки: 1 – предлобное сплетение, дающее нервы наличнику (clypeus) и верхней губе; 2 – мозговая железа; 3 – зрительные доли; 4 – тритоцеребрум; 5 – дейтоцеребрум; 6 – протоцеребрум; 7 – фронтальный ганглии; 8 – подглоточный ганглий; 9 – ганглий сегмента максиллипед; *md* – нервы мандибул; *мкс I* – нервы максилл первых; *мкс II* – нервы максилл вторых; *мксп* – нервы максиллипед. Нервы, отходящие от протоцеребра: *н₁* – к сложным глазам; *н₃* – к органу Томешвари; *н₄* – к мозговой железе. Нервы, отходящие от дейтоцеребра: *н₇* – чувствительный нерв антенн; *н₉- н₁₁* – двигательные антенн; *н₁₂* – двигательный к

некоторым мышцам головы; n_{13} – коннективы к фронтальному ганглию; n_{14} – возвратный нерв (n. recurrens), по ходу его вздутия – стоматогастрический ганглий; n_{15} – двигательный к глотке; n_{16} – корни непарного нерва, сопровождающего аорту; n_{17} – лабральные к предлобному сплетению; n_{18} – чувствительные к боковым частям ротовой полости; n_{20} – тритоцеребральная комиссура; n_{21} – к ретрактору языка; Г – *Thereuopoda clunifera*, задний конец брюшной нервной цепочки: 1 – ганглий 21-го сегмента; 2 – концевой ганглий, продукт слияния ганглиев генитального и прегенитального сегментов; нервы: 3 – к ректальному сплетению; 4 – к половым протокам; 5 – к париетальной мускулатуре; 6 – к гоноподиям; 7 – к последней паре бегательных ног (по К. Fahlander); Д – *Machilis* (Insecta, Thysanura), надглоточный ганглий и брюшная цепочка: 1 – нервы к антеннам; 2 – надглоточный ганглий; 3 – подглоточный ганглий; 4 – зрительные доли; 5 – непарный медиальный (Заварзинский) нерв; 6 – пищевод; I–III – ганглии груди; IV–XI – ганглии брюшка (последний из них состоит из трех слившихся ганглиев) (по Oudemans)

4. Среди Coleoptera и Diptera высшие представители (Lamellicornia среди жуков, Muscoidea среди двукрылых) обладают наиболее концентрированной нервной цепочкой, наиболее примитивные (Diptera Nematocera, жуки *Cicindela*, *Dictyopterus*) наименее концентрированной (рис. 99, А–Ж).

5. Бабочки почти все сосредоточены в четвертом столбце третьего и четвертого рядов, т.е. обладают четырьмя ганглиями брюшка и только *Hepialus*, форма очень примитивная и в других отношениях, попадает в пятый столбец, так как имеет пять ганглиев брюшка; у самки чехлоноски *Pachytelia* сохраняется гусеничное число брюшных ганглиев, однако эта форма вообще сильно упрощенная, с рядом неотенических признаков.

6. Представители примитивных отрядов (Protura, Thysanura, Odonata, ортоптероидные отряды, Neuroptera), как правило, обладают весьма низкой степенью концентрации брюшной цепочки, но специализированные формы среди низших отрядов могут попадать и в нулевой столбец, как, например, *Podura* (Collembola).

Таким образом, таблица в целом с несомненностью показывает, что у насекомых процесс концентрации брюшной цепочки происходит независимо в различных отрядах, а иногда даже и в различных семействах одного и того же отряда (Coleoptera).

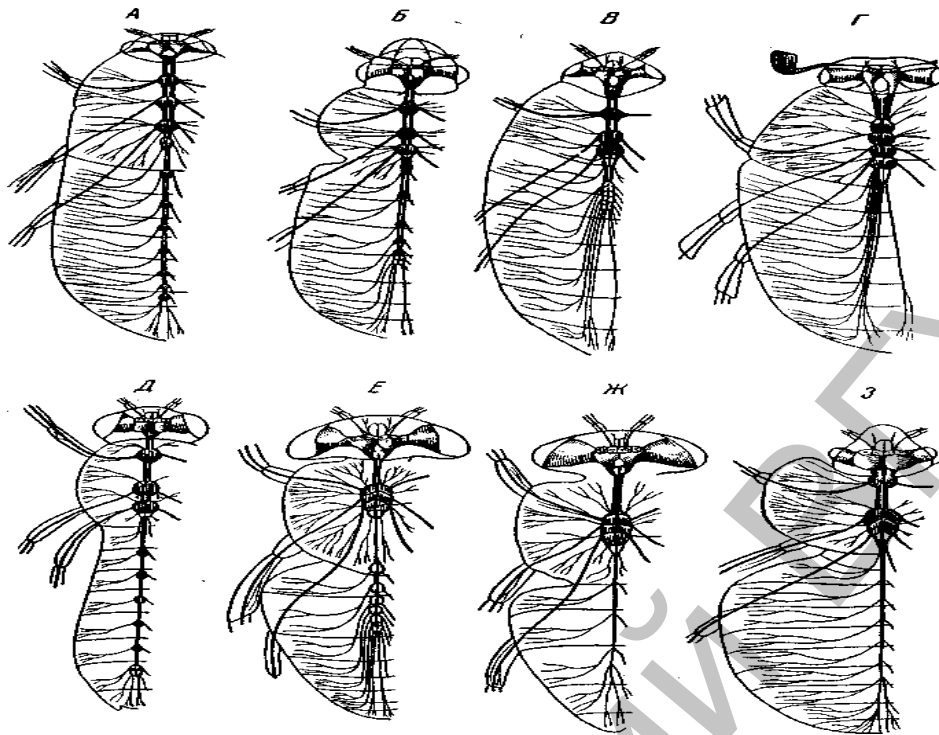


Рис. 99. Схема строения центрального нервного аппарата насекомых

А – *Dictyopterus sauguineus*; Б – *Cicindela sylvatica*; В – *Gyrinus natator*; Г – *Rhizotrogus solstitialis* (вес четыре – Coleoptera); Д – *Chironomus plumosus*; Е – *Tabanus bovinus*; Ж – *Sarcophaga carnaria* (всё три Diptera); З – *Cimex lectularius* (Rhynchota Heteroptera) (по Э.К. Брандту).

Несколько слов относительно развития брюшной цепочки. У зародышей насекомых все ее ганглии независимы друг от друга. У личинки, как общее правило, цепочка концентрирована больше, чем у зародыша, у взрослого насекомого – еще больше (рис.100, А, Б). Но из этого правила существует несколько интересных исключений, особенно среди личинок мух. Так, у личинки *Syrphus* или *Volucella*, по Брандту, брюшная цепочка полностью концентрирована, тогда как у взрослых сирфид в брюшке имеются два свободных ганглия (рис. 100, В, Г). Другими словами, с развитием здесь происходит децентрализация. Этот случай представляет один из примеров биогенетического «закона» наизнанку: личинка сирфа в строении своей брюшной цепочки как бы забегает вперед в общем направлении эволюции данной группы, а имагинальная форма отстает.

Понятно, что отдельные метамерные компоненты концентрированного брюшного мозга личинки мухи посылают периферические нервы к своим сегментам (закон сохранения области иннервации), но они получают и трахейные веточки от метамерных веток своих сегментов (рис. 100, Д). Сохранение области иннервации или области питания есть своего рода инерция, и в дальнейшем ходе эволюции

вполне возможны перестройки.

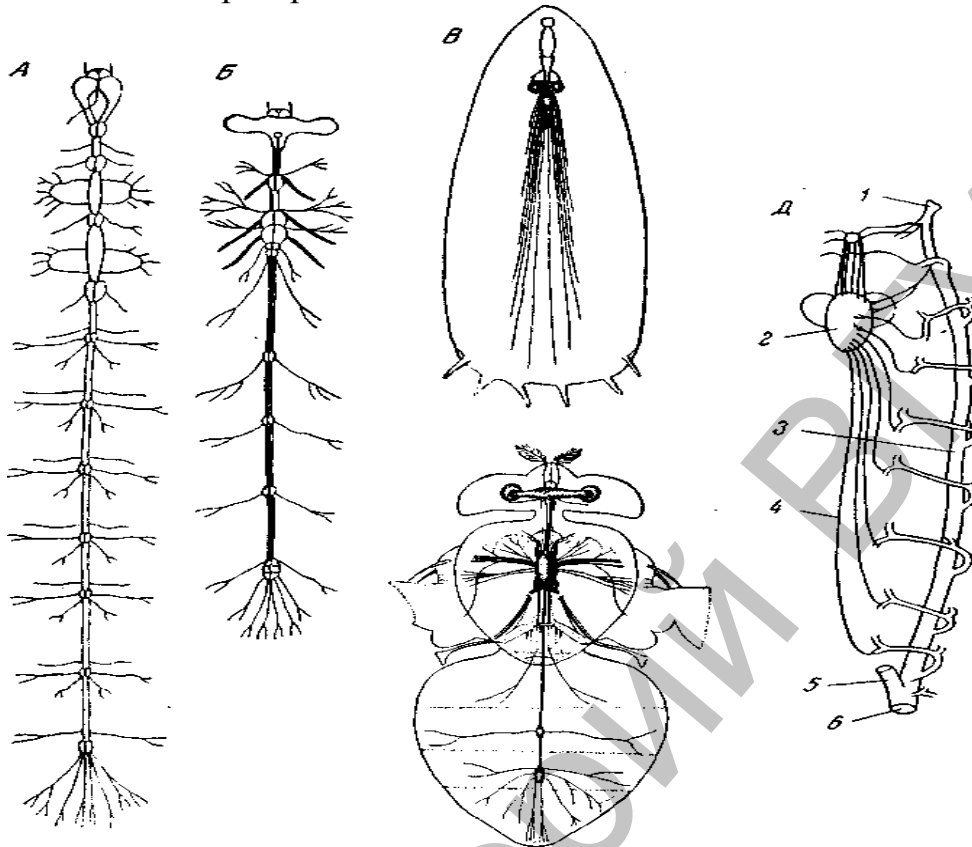


Рис. 100. Развитие брюшной нервной цепочки у насекомых

Нервный аппарат: А – гусеницы-капустницы *Pieris brassicae* (Lepidoptera); Б – взрослой бабочки того же вида (по Брандту); В – личинки *Volucella zonaria* (Diptera); Г – взрослой мухи (по Kunckel d'Herculais); Д – личинки *Phormia regina* (Diptera), изображены метамерные нервы, идущие от лежащих в груди брюшных ганглиев к своим сегментам, и метамерные ветви трахей, идущие к тем же сдвинутым вперед и слитым в одну массу ганглиям: 1 – переднее дыхальце; 2 – мозг; 3 – спинной трахейный ствол; 4 – трахеи к нервной массе; 5 – висцеральный ствол; 6 – заднее дыхальце (по Buck and Keister)

В классе Chelicerata мы также наблюдаем постепенную концентрацию брюшной цепочки, однако ранних стадий этого процесса мы здесь уже не застаем. Наименее концентрирована брюшная цепочка у мечехвоста; однако и у него все ганглии просомы слиты воедино вблизи пищевода; зато все ганглии мезосомы остаются независимыми и имеется отдельный ганглий для трех слитых вместе сегментов метасомы. Кроме того, оба брюшных ствола личинки мечехвоста довольно далеко расставлены друг от друга, напоминая в этом отношении Phyllopora.

У скорпионов (рис. 101, А) все ганглии просомы и 4 ганглия мезосомы слиты в одну подглоточную массу, за которой идет цепочка из 7 ганглиев, иннервирующих два сегмента мезосомы и 6 сегментов метасомы. Последний ганглий метасомы, залегающий в 5-м ее сегменте, иннервирует также 6-й сегмент и тельсон.

У Telyphones (рис. 101, Б) все ганглии брюшной цепочки слиты воедино, и лишь один из них, тройной по своему происхождению, вынесен

далеко кзади (так же как у *Stylops* из отряда Strepsiptera среди насекомых) и иннервирует три последних сегмента тела. Такое же строение сохраняется у бихорок (Solifugae). У Araneina весь центральный отдел нервного аппарата, включая мозг и брюшные стволы, сливается в одну сплошную массу, пронизанную пищеводом. Однако у Mesothelae (= Liphistiomorpha) в ней хорошо различимы 17 невромер (рис. 101, Г), отвечающих полному числу постхелицеральных сегментов. У остальных Araneina закладывается столько же невромер, но 5 задних дегенерируют и в состав брюшной нервной цепочки входят только 12. Так же слиты в одну массу все ганглии тела и у лжескорпионов (рис. 101, В), сенокосцев и у всех изученных в этом отношении клещей.

Из всего сказанного видно, что среди Chelicerata, так же как и в других классах, существует корреляция между степенью укорочения и интеграции тела с одной стороны, и степенью концентрации брюшной цепочки – с другой. Кроме того, мы еще видим, что ганглии просомы сливаются между собой первыми, ганглии мезосомы – за ними, а ганглии метасомы почти всюду, где сохраняются сегменты метасомы, обладают частичной независимостью, и полная концентрация брюшной цепочки обычно достигается лишь после полной редукции метасомы. Однако при высоко интегрированной форме тела полная концентрация брюшной цепочки встречается и при наличии остатков метасомы, как, например, у лжескорпионов.

Итак, среди Chelicerata многие отряды достигают такой же или еще более высокой концентрации нервного аппарата, какой среди ракообразных достигают крабы и некоторые специализованные группы Entomost-raca, среди насекомых – *Hydrometra* или *Rhizotrogus* и среди аннелид – *Myzostomum*. Таким образом, процесс укорочения коннективов и комиссур, ведущий к централизации нервного аппарата, независимо разыгрывается в различных классах, отрядах и даже семействах членистоногих так же, как независимо он разыгрывается у головоногих, пластинчатожаберных и в различных отрядах улиток.

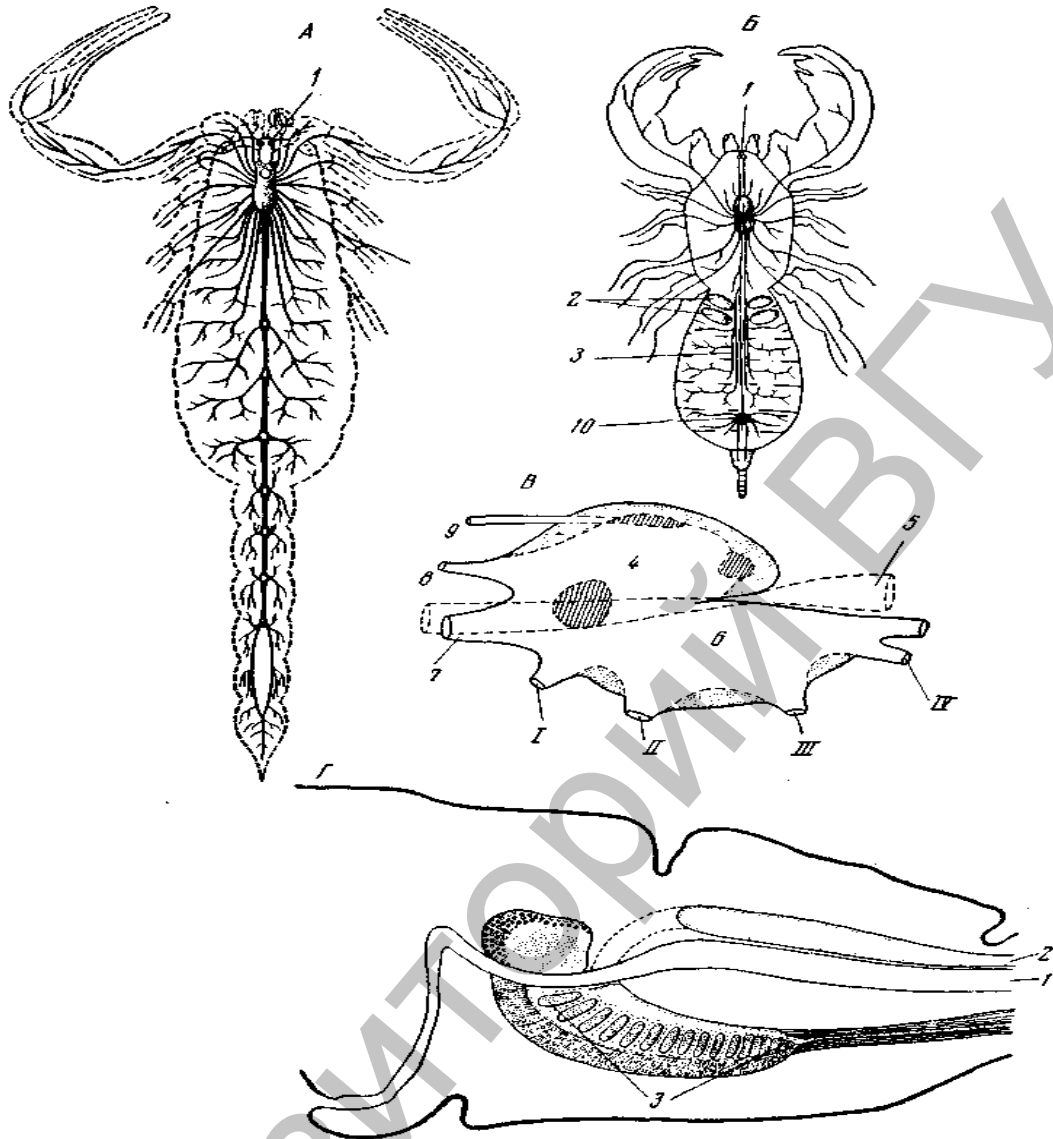


Рис. 101. Схемы центрального нервного аппарата паукообразных
 А – *Androctonus* (Scorpionoidea); Б – *Telyphonus caudatus*, оба с дорсальной стороны;
 В – мозг и брюшная нервная масса *Chelifer* (Pseudoscorpionoidea), вид слева: 1 – глаза;
 2 – легочные мешки; 3 – абдоминальные нервы; 4 – мозг; 5 – пищевод; 6 – брюшная
 нервная масса; 7 – нервы педипальп; 8 – нервы хелицер; 9 – зрительные нервы; 10 –
 сложный ганглий трех последних сегментов тела; I–IV – нервы ходильных ног (из
 Hanstrom); Г – *Liphistius desultor* (Araneina); медиальный разрез через просому,
 показывающий переднюю часть кишечника (1), переднюю часть аорты (2), мозг и
 брюшную нервную массу, в которой видны разрезы 17 комиссур между ганглиями
 последовательных метамерных пар (3) (из Millot)

Во внутреннем строении мозга отметим только некоторые черты. Для большинства членистоногих характерно мощное развитие и громадная роль зрительных центров, что, несомненно, связано с развитием сложных глаз. Зрительные центры входят в состав протоцеребра и здесь же располагаются стебельчатые тела, также достигающие у членистоногих высшей степени развития. Стебельчатые тела членистоногих связаны как

со зрительными, так и с обонятельными центрами (антеннальные гломерулы), расположенными в дейтоцеребре. Можно сказать, что первоначальное развитие мозга членистоногих идет под влиянием двух главных органов чувств – глаз и антенн. У хелицеровых вместе с антеннами исчезает дейтоцеребрум. У Chilopoda Erimorpha параллельно с редукцией глаз идет и редукция зрительных долей переднего мозга, наиболее полная у вполне безглазых Geophilomorpha (рис. 98, В). Вообще сильная редукция органов чувств, там, где она имеет место, обычно вызывает у членистоногих значительные упрощения в строении мозга, что мы наблюдаем у большинства паукообразных, у пантопод, у паразитических ракообразных и других.

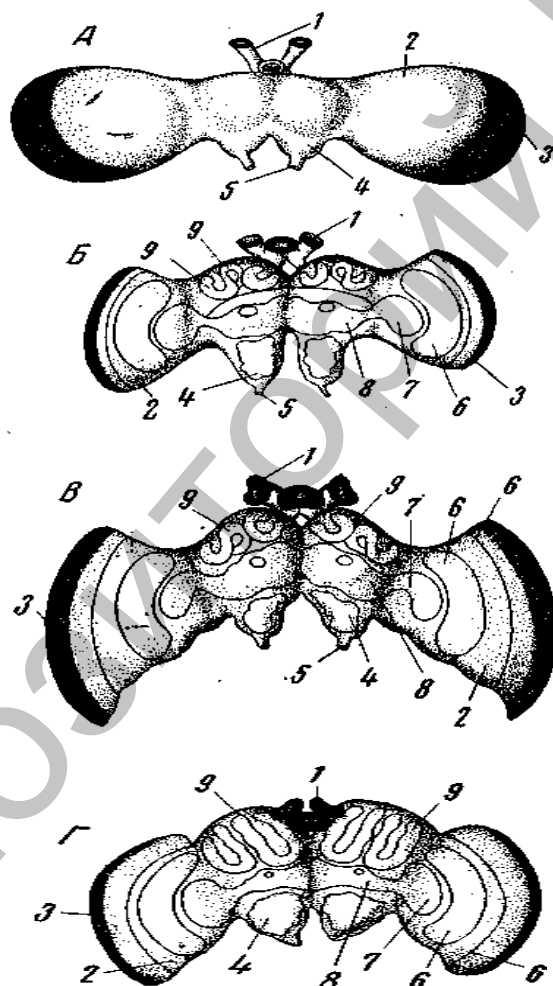


Рис. 102. Усиление стебельчатых тел мозга с осложнением поведения у перепончатокрылых

А – мозг *Tenthredo flava* (пилильщик), вид спереди; Б – *Ichneumon obsessor* (наездник); В – *Andrena albicans* (одиночная пчела); Г – *Vespa vulgaris* (общественная оса); 1 – лобные глазки; 2 – зрительные доли; 3 – сетчатка сложного глаза; 4 – дейтоцеребрум; 5 – нервы антенн; 6 и 7 – зрительные центры; 8 – протоцеребрум; 9 – стебельчатые тела (по Alten)

По внутреннему своему строению мозг всех членистоногих представляет видоизменения одного общего плана, причем ракообразные,

многоножки и насекомые и в этом отношении стоят ближе друг к другу, нежели те и другие к Chelicerata. Детальное сравнение структуры мозга насекомых с таковой ракообразных и многоножек позволяет сделать вывод, что по основным организационным признакам мозг насекомых несколько ближе к таковому многоножек, тогда как по уровню дифференциации своего мозга высшие насекомые очень близки к десятиногим ракам, а многоножки и низшие насекомые, например Campodeoidea, стоят приблизительно на уровне Phyllopora. При этом направление развития в обоих стволах очень сходно; особенно велико сходство между насекомыми и десятиногими раками в строении сложных глаз и зрительных центров.

Степень развития стебельчатых тел у различных членистоногих представляет некоторые замечательные закономерности, заставляющие думать, что эти образования являются высшими центрами, обеспечивающими возможность наиболее сложных форм поведения, свойственных членистоногим. Действительно, ряд данных указывает, что качественное и количественное развитие этих органов стоит в прямой корреляции со сложностью поведения животного. Среди перепончатокрылых наименее развиты стебельчатые тела у пилильщиков (Tenthredinidae, рис. 102, А) и рогахвостов (Siricidae), имеющих наиболее простые материнские инстинкты, лучше развиты они у наездников (Ichneumonidae, рис. 102, Б), еще лучше – у одиночных пчел (*Andraena*, рис. 102, В; *Anthophora*, и лучше всего – у общественных ос (*Vespa*, рис. 102, Г), обладающих из всех изученных им насекомых наиболее сложными инстинктами. Среди пчел наибольшего развития стебельчатые тела достигают у общественных форм, *Apis* и *Bombus*. При этом, в соответствии с их ролью в жизни вида, самки шмелей имеют стебельчатые тела, развитые не хуже, чем у рабочих, тогда как у домашней пчелы рабочие бесспорно стоят на первом месте. У муравья *Camponotus*, зрительные центры развиты лучше всего у самцов, затем у самок, затем у рабочих, развитие же обонятельных центров и стебельчатых тел стоит в обратном порядке: объемы стебельчатых тел у рабочих, самок и самцов этого муравья относятся друг к другу, как 8:4:1. По относительным размерам своих стебельчатых тел рабочие муравьи занимают среди насекомых первое место. Наряду с указанной корреляцией существует другая: чем больше размеры тела какого-либо членистоногого, тем сильнее, при прочих равных условиях, развиты его стебельчатые тела. Из всех изученных членистоногих сильнее всего они развиты у *Limulus*. У крупной *Vespa crabro* они развиты сильнее, чем у более мелкой *V. vulgaris*. Очень крупных размеров достигают они у десятиногих раков и у некоторых из телифонов. При этом ни *Limulus*, ни телифоны не отличаются сложностью поведения. На основании этих данных некоторые авторы возражали против значения стебельчатых тел, как центров высшей нервной

деятельности. Однако возражения эти вряд ли справедливы, как легко видеть из аналогии с млекопитающими, у которых степень развития извилин коры большого мозга также связана не только со сложностью поведения того или иного животного, но и с размерами его тела.

12.3. Эндокринная система членистоногих

Инкреторный аппарат десятиногих раков состоит из нервно-секреторных клеток, расположенных как в мозгу, так и в брюшной цепочке и, кроме того, в паре обособленных скоплений, которые лежат в глазных стебельках и известны под именем Х-органов. У *Isopoda* органы также лежат вблизи глазных ганглиев. Секрет всех этих клеток идет по их аксонам (на протяжении которых его можно обнаружить в виде небольших капель) и концентрируется в двух синусовых железах, также лежащих в глазных стебельках. Эти «железы» являются местами накопления инкретов и поступления их в гемолимфу и представляют, таким образом, неврогемальные органы, как и церебро-васкулярный комплекс аннелид. Обычно синусовая железа наряду с этим содержит также и железистые клетки, выделяющие собственный инкрет. Х-орган вырабатывает вещества, тормозящие линьку. Кроме того, в синусовой железе скопляются гормоны, влияющие на обмен веществ, рост, половую активность, на деятельность хроматофоров кожи, на адаптацию сетчатки глаза к изменениям освещения и пр.

Х-органы высших раков (*Malacostraca*), являются рудиментарными органами чувств и у некоторых форм частично сохраняют строение органов чувств. У наиболее примитивных из раков, у *Phyllopora Anostraca*, есть невро-инкреторные клетки как в мозгу, так и в подглоточном ганглии, но синусовой железы нет.

Кроме синусовой железы, у высших раков описаны и другие неврогемальные органы, например перикардиальные органы декапод, вносящие в кровь гормон-акцелератор сердца.

У *Chilopoda* невро-инкреторные клетки лежат в процеребре, их аксоны заканчиваются в так называемых мозговых железах (рис. 98), между клетками которых изливается их секрет. Железы эти, быть может, гомологичны *corpora pharyngea* насекомых, а может быть и синусовой железе раков. Сходные взаимоотношения имеют место и у *Diplopoda*.

Кроме нервной регуляции деятельности органов и систем, у животных существует еще и гуморальная, или гормональная, регуляция. Гомеостаз организма поддерживается координированной работой обеих систем. Как указывалось ранее, нервная система передает сигналы в виде нервных импульсов, а эндокринная использует для этого внутренние секреты – гормоны, которые поступают в кровь или другую внутреннюю жидкость.

Железы, выделяющие гормоны, называются *эндокринными* или *железами внутренней секреции*. Сами гормоны могут рассматриваться в качестве химических посредников, целенаправленно влияющих на отдаленные клетки определенных органов.

Все гормоны описываются по следующей схеме: какой эндокринной железой секретируются; препятствует ли нормальному развитию или нормальной функции каких-либо органов удаление такой железы; восстанавливает ли нормальные размеры и функциональные свойства изменившихся органов искусственное введение гормона (при отсутствии соответствующей эндокринной железы). Иначе говоря, хирургическое удаление должно прекращать действие предположительно вырабатываемого железой гормона, а ее реимплантация или инъекция гормона этой железы должна это действие восстанавливать.

Несмотря на различия в механизме передачи информации общим для нервной и эндокринной систем является высвобождение химических веществ в качестве средств сообщения между клетками. Гормоны могут продуцироваться и в специализированных нервных клетках, так называемых нейросекреторных, проходить по аксонам до их вздутых окончаний и выделяться затем в кровь. Такие процессы характерны для насекомых, у которых нейросекреторные клетки находятся в головном ганглии ЦНС. Таким образом, между нервной и гуморальной регуляциями оказывается связующее звено. Большинство гормонов беспозвоночных являются нейросекретами, а по своей химической природе – пептидами или белками. Можно считать, что нервная, эндокринная и нейросекреторная системы образуют у высокоорганизованных беспозвоночных общие нейроэндокринные системы.

Действие гормона может сказываться сразу на целом организме, но чаще его активность высокоспецифична. Результат гормонального сигнала зависит от рецепторов на клетках-мишенях.

Хорошо изучены эндокринная система и внутренняя секреция насекомых. Удобными моделями их делает своеобразный характер развития, включающий линьки и метаморфоз. Гормоны эндокринных желез регулируют обмен и развитие насекомых, а также связанные с ними процессы – личиночный рост, линьку, диапаузу (прекращение развития), половое созревание, поведение и т.д. Наиболее изучены четыре вида эндокринных желез: нейросекреторные клетки ЦНС, прилежащие тела, кардиальные тела и проторакальные (переднегрудные) железы. Кардиальные и прилежащие тела вместе составляют так называемый *ретроцеребральный комплекс*.

Нейросекреторные клетки находятся в разных ганглиях ЦНС. Они вырабатывают нейрогормоны. Мозговые нейросекреторные клетки выделяют активационный гормон, управляющий активностью проторакальных желез. Ретроцеребральный комплекс состоит из двух пар

мозговых желез, называемых кардиальными и прилежащими телами. Кардиальные тела располагаются позади мозга и соединяются с ним нервами. От кардиальных тел отходят нервы к прилежащим телам. Функции ретроцеребрального комплекса состоят в запасании материала, который поступает из мозговых нейросекреторных клеток, и в продуцировании собственных гормонов, регулирующих обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых. Органы, запасающие нейросекреторные продукты и выделяющие их в гемолимфу, называются *нейрогемальными*. У большинства насекомых главными нейрогемальными органами являются кардиальные тела. В них различают два отдела – запасающий и железистый. Именно во втором отделе синтезируются собственные гормоны.

Основная функция прилежащих тел заключается в синтезе и выделении ювенильных гормонов, которые у личинок насекомых задерживают метаморфоз, а у взрослых – стимулируют развитие половых желез. Проторакальные железы имеют вид тяжей, расположенных в переднегрудном отделе тела.

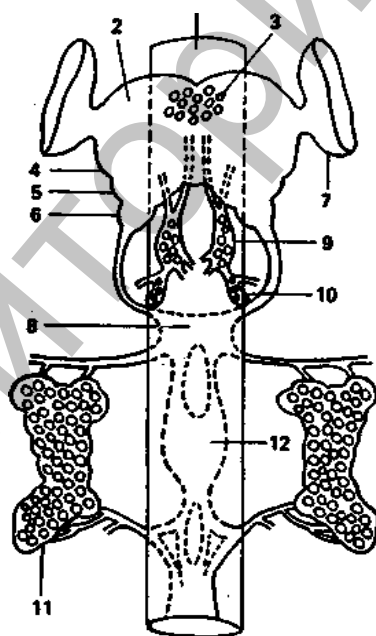


Рис. 103. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела ЦНС:

- 1 – кишечник; 2 – надглоточный узел; 3 – нейросекреторные клетки головного мозга;
 4 – протоцеребрум; 5 – дейтоцеребрум; 6 – тритоцеребрум; 7 – глазные доли; 8 –
 подглоточный узел; 9 – кардиальные тела; 10 – прилежащие тела; 11 – переднегрудная
 железа;
 12 – ганглии брюшной нервной цепочки

Они являются источниками гормонов, вызывающих линьку насекомых. Вся эта система (рис. 103) работает слаженно. Нейрогормоны,

выделяемые нейросекреторными клетками насекомых, представляют собой большую группу физиологически активных веществ – пептидов. Различают четыре нейроэндокринные системы насекомых. Первая имеет один гормональный этап: нейросекреторные клетки мозга синтезируют диуретический гормон, который по аксонам переходит в запасную часть кардиального тела, а из них выделяется в кровь. Гормон стимулирует образование мочевины мальпигиевыми сосудами. Вторая система состоит из нервных волокон, идущих от нейросекреторных клеток головного мозга к железистой части кардиальных тел. Там волокна образуют синапсы с железистыми клетками, работой которых они управляют, выделяя нейромедиатор окто-памин. При его стимуляции железистые клетки выделяют гормон, получивший название *адипокинетического*. Этот гормон мобилизует липиды жирового тела, служащие источником энергии при полете насекомого. Третья система – комплекс *мозг – кардиальные тела*. Этот комплекс вырабатывает проторакотропный гормон, стимулирующий секрецию переднегрудными (проторакальными) железами гормона экдизона, который запускает линьку. Эта система имеет два эндокринных этапа. Четвертая система секретирует ювенильный гормон прилежащими телами при стимуляции их активационным гормоном нейросекреторных клеток головного мозга. Все эндокринные системы действуют по принципу обратной связи. Например, высокое содержание экдизона в гемолимфе, влияя на нейросекреторные клетки мозга, тормозит синтез экдизона проторакальными железами. У насекомых есть и другие гормоны. Гормон эмбриональной диа-паузы продуцируется нейросекреторными клетками подглоточного ганглия и там же накапливается. Этот процесс характерен для гусениц старших возрастов и куколок бабочек. В конце кукольного развития выделенный в гемолимфу гормон переходит в яйцеклетки, а его присутствие в яйцах вызывает эмбриональную диапаузу. Если в гемолимфе этого гормона нет, яйца развиваются без задержки. Еще один нейрогормон – бурсикон – действует на покровные ткани и вызывает затвердение кутикулы во время линьки. Он продуцируется нейросекреторными клетками, расположенными в разных ганглиях ЦНС – брюшных, грудных и даже головных. Гормоны, выделяемые нейросекреторными клетками, могут стимулировать также деятельность сердца, вызывать сокращение задней кишки или (у неоплодотворенных самок) выделение феромонов.

Гормональная регуляция обнаружена у многих беспозвоночных, таких, как кольчатые черви, моллюски, ракообразные и др. В частности, у раков обнаружен и линичный, и ювенильный гормоны. Но в отличие от насекомых, на половую дифференциацию которых влияет непосредственно генотип, у них присутствует также половой гормон. У раков же мужской гормон секретируется специальными (андрогенными) железами, имеющими связь с семяпроводами. Женский гормон вырабатывается яичниками. Пересадка андрогенной железы самкам

приводит к смене пола. У ракообразных гормоны регулируют также и изменение окраски. В покровах тела этих животных есть клетки, содержащие гранулы пигмента определенного цвета. Эти клетки (хроматофоры) контролируются гормонами. Два гормона-антагониста действуют в противоположных направлениях. Один из них вызывает концентрацию пигмента, а другой – его рассеивание. Как правило, гормоны подобного рода выделяются в ответ на поступающие извне стимулы, такие, как освещение фона, смены дня и ночи, приливно-отливные ритмы.

12.4. Вопросы для самоконтроля

1. Строение нервной и эндокринной системы аннелид.
2. Особенности строения нервной системы ракообразных.
3. Нервная система многоножек.
4. Строение центрального нервного аппарата паукообразных.
5. Общие закономерности строения нервной системы насекомых.
6. Отличия строения нервной системы членистоногих от нервной системы аннелид.
7. Эндокринная система членистоногих.

ТЕМА 13

РЕЦЕПТОРЫ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

13.1. Предварительные замечания

В простейшей своей форме органы чувств представлены отдельными чувствительными клетками, и, таким образом, всецело входят в состав нервной системы. Нервная ткань продолжает составлять важнейшую и наиболее специфическую часть также и самых сложных органов чувств; однако в состав этих последних включаются вспомогательные образования не нервной, а частью даже и не киобластической природы. Глаз головоногого не всецело принадлежит к нервной системе (т.е. к совокупности нервных элементов тела), так как включает сложные вспомогательные части не нервной природы, но он остается частью нервно-чувствительного аппарата животного. В силу далеко идущей интеграции всех своих частей, нервных и вспомогательных, отдельные сложные органы чувств приобретают значительную степень самостоятельности, и очень часто их эволюция оказывает решительное влияние на эволюцию всего нервного аппарата.

В развитии органов чувств может быть яснее, чем в развитии любых других органов, проявляются основные пути совершенствования органов, повышения их эффективности и усложнения функций. Этими путями являются: 1) собирание воедино специфических клеток, первоначально разбросанных по всему пласту (сегрегация); 2) объединение их в планомерно построенный орган (интеграция); 3) вовлечение в состав этого органа других типов клеток и тканей и создание за их счет вспомогательных приспособлений. При этом часто оказывается, что очень сходные чувствительные клетки, входя в состав различно устроенных органов, снабженных различными вспомогательными приспособлениями, служат для восприятия совершенно различных раздражений.

Органы чувств отличаются колоссальным разнообразием. Существует общепринятое их разделение по локализации воспринимаемых раздражителей на: 1) экстерорецепторы, воспринимающие раздражения со стороны внешней среды, 2) проприорецепторы, воспринимающие положение тела и взаимное положение и движение его частей, и 3) интерорецепторы, воспринимающие раздражения, исходящие от внутренних органов. Наряду с этой, скорее физиологической классификацией, возможна и морфологическая, кладущая в основу разделения органов чувств особенности входящих в их состав чувствительных клеток и вспомогательных приспособлений.

Взрослые губки, лишенные нервной системы, вообще не имеют органов чувств. Однако личинки губок, подвижные и, в связи с этим,

обладающие более высокой степенью интеграции, чем взрослые особи, в ряде случаев обладают чем-то вроде чувствительного органа (глазка).

Среди всех остальных Metazoa наиболее примитивно построенными органами чувств снабжены гидроидные полипы и Anthozoa, т.е. все полипидные кишечнополостные. Они обладают лишь разрозненными эпителиальными чувствительными клетками. Это и есть то исходное состояние, из которого выводятся системы органов чувств всех остальных Metazoa. Единственная дифференцировка, которая наблюдается у полипов, это неравномерное и в то же время планомерное расположение чувствительных клеток по поверхности их тела, стоящее в связи с неравномерным распределением всего нервного сплетения, т.е. с планом строения их нервно-чувствительного аппарата.

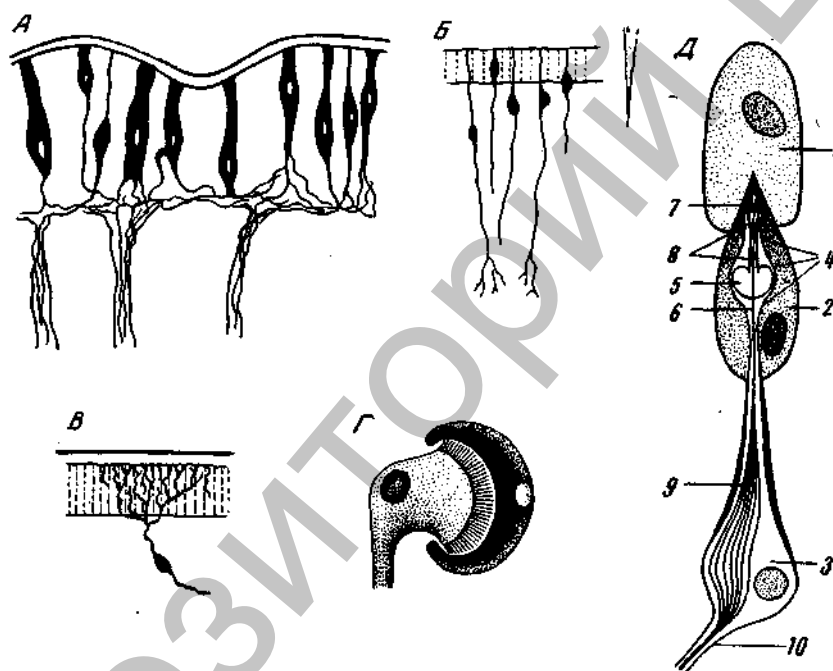


Рис. 104. Основные типы чувствительных клеток беспозвоночных

А – эпителиальные чувствительные клетки кожи *Lumbricus* (Oligochaeta) (по Retzius); Б – уход чувствительных клеток из эпителия в глубь кожи; эпителий щупальца виноградной улитки *Helix pomatia* (Pulmonata) (по Hanstrom); В – чувствительные клетки с сильно ветвящимся периферическим отростком (щупальце *Helix pomatia*) (по Hanstrom); Г – зрительная и примыкающая к ней пигментная клетка *Polycelis felinea* (Turbellaria Triclada); Д – сколопальный аппарат насекомого:

1 – гиподермальна кроющая клетка; 2 – обкладочная клетка; 3 – чувствительная клетка; 4 – ее контуры внутри обкладочной клетки; 5 – вакуоль; 6 – осевой стержень; 7 – его концевое утолщение; 8 – утолщение на стенке вакуоли; 9 – неврофибрилы; 10 – неврит (из Stempel)

Первичная чувствительная клетка кишечнополостных является эпителиальной клеткой, переходящей на своем базальном конце в нервное

волокно и снабженной на апикальном конце воспринимающим окончанием. У червей, моллюсков, иглокожих и т.д. часть чувствительных клеток полностью сохраняет эпителиальное положение (рис. 104, А), но наряду с этим уже у турбеллярий чувствительные клетки испытывают общую тенденцию нервной системы к уходу в глубь тела. В этом процессе мы наблюдаем ряд последовательных ступеней (рис. 104, Б). В одних случаях погружается лишь ядродержащая часть клетки, тогда как ее апикальный конец продолжает входить в состав эпителиальной пластинки; такая чувствительная клетка подобна клеткам погруженного эпителия. В других случаях периферическая часть клетки, суживаясь и удлиняясь все более, превращается в длинный и тонкий периферический отросток, в силу чего тело клетки оказывается лежащим очень глубоко под эпителием. Если периферический отросток при этом начинает ветвиться, первичная чувствительная клетка превращается в чувствительную клетку со свободными окончаниями (рис. 104, В). Такие клетки известны уже у некоторых турбеллярий (*Triclada*). Окончания такой клетки могут по-прежнему находиться в эпидермисе, но они могут войти во вторичную связь с глубже лежащими тканями, обеспечивая чувствительную иннервацию этих последних. Лежащая глубоко в толще фагоцитобластических тканей чувствительная клетка, интимно связанная с этими тканями своими отростками, утратившая связь с эпидермисом, но соединенная невритом с центральным отделом нервного аппарата, представляет наглядный пример взаимного проникновения первичных пластов, нарастающего по мере осложнения структуры животного. Первичные чувствительные клетки и клетки со свободными окончаниями являются единственными типами чувствительных клеток беспозвоночных. Вторичные чувствительные клетки, лишенные собственных нервных отростков, широко распространенные в органах чувств позвоночных, у беспозвоночных совершенно отсутствуют.

Главным материалом при построении сложных органов чувств у беспозвоночных служат первичные чувствительные клетки. Эти последние бывают нескольких родов. Простейшим их типом являются первичные чувствительные клетки, лишенные каких-либо воспринимающих приспособлений или снабженные простыми чувствительными ресничками, жгутиками, щетинками или шипиками (индифферентные чувствительные клетки). В других случаях мы встречаем первичные чувствительные клетки, снабженные специальными воспринимающими аппаратами, обеспечивающими возможность восприятия специальных видов раздражений. Таковы, во-первых, зрительные клетки (рис. 104, Г) и, во-вторых, снабженные с к о л о ф о р а м и клетки хордотональных органов насекомых (рис. 104, Д). Наряду с этим встречаются обыкновенные чувствительные клетки, воспринимающие концы которых приходят в сообщение с внешним миром лишь через посредство

приспособлений, образованных другими – не нервными клетками; таковы клетки, иннервирующие основания чувствительных волосков членистоногих (рис. 110), клетки, входящие в состав различных органов статического чувства, и т.п.

13.2. Низшие органы чувств

Низшими органами чувств являются те органы чувств, которые построены из индифферентных чувствительных клеток и лишены приспособлений, преобразующих внешние воздействия в доступную для восприятия форму. По своей функции, в тех случаях, где об этой последней можно судить, органы эти являются либо осязательными, либо хеморецепторными. У наземных членистоногих гигрорецепторы (органы восприятия влажности воздуха) по своему строению существенно не отличаются от хеморецепторов. У некоторых турбеллярий описаны реорецепторы, воспринимающие движение воды, и по своей природе, вероятно, близкие к осязательным органам.

Мы видели, что единственными органами всех чувств полипов являются первичные чувствительные клетки, не собранные в комплексы и лишённые каких-либо вспомогательных аппаратов, образованных за счёт других типов клеток. Такие же элементарные органы чувств продолжают встречаться у остальных беспозвоночных, хотя чаще наряду с ними появляются и более сложные. При диффузном расположении чувствительных клеток очень трудно судить, какие именно раздражения они воспринимают. Эксперимент показывает, что гидра обладает и осязанием, т.е. способностью к восприятию механических раздражений, и химическим чувством; но воспринимаются ли оба рода раздражений одними и теми же окончаниями или разными типами этих последних, мы сказать не можем. Возможность ответить на этот вопрос появляется при неравномерном, а именно региональном, распределении чувствительных клеток, когда отдельные группы их оказываются приуроченными к определенным частям тела. Так, у пресноводной триклады *Euplanaria lugubris* большое количество чувствительных клеток сосредоточено, во-первых, на переднем краю головы и, во-вторых, в так называемых аурикулярных органах, расположенных по бокам головы. Аурикулярные органы представляют собой ямки, выстланные мерцательными и чувствительными клетками, издали работой ресниц привлекающие к себе воду. Присутствие добычи приводит планарию в возбужденное состояние: она ползает, поворачивает голову в разные стороны и получает в аурикулярные органы порции воды из различных направлений. Таким образом, она определяет направление, в котором находится добыча, и ползет прямо туда. Если отрезать края головы с аурикулярными органами, планария теряет способность отыскивать

добычу, но, случайно наткнувшись на нее, узнает и начинает пожирать. Наоборот, если ей отрезать передний край головы, не повреждая боков, она легко находит добычу, но найдя – не ест. Очевидно, чувствительные окончания переднего края головы служат у *Euplanaria lugubris* органами вкуса, позволяющими ей узнавать добычу при непосредственном прикосновении к последней, тогда как аурикулярные органы играют роль органов обоняния.

Этот пример позволяет наглядно показать различие между тремя точками зрения на органы чувств: точкой зрения морфологической, физиологической и экологической. С морфологической точки зрения мы находим и в аурикулярных органах, и на переднем краю головы скопления первичных чувствительных клеток, лишь довольно незначительно различающихся своим строением друг от друга, но расположенных различно: в одном случае – в совершенно открытом месте, на краю головы, в другом случае – в глубине мерцательных ямок. С физиологической точки зрения и те и другие чувствительные клетки почти одинаковы, так как и те и другие служат для восприятия растворенных в воде веществ. С этой точки зрения все они являются вкусовыми. Однако с экологической точки зрения оба комплекса чувствительных клеток служат для различных целей: одни служат для получения химических раздражений издалека, служат для отыскания добычи, другие – для получения химических раздражений при непосредственном соприкосновении, т.е. для опознавания найденной добычи. С экологической точки зрения первые являются дальностными хеморецепторами, т.е. органами обоняния, вторые – контактными хеморецепторами, т.е. органами вкуса.

В отношении органов химического чувства наземных животных физиологическая классификация совпадает с экологической. С физиологической точки зрения обонятельные органы служат для получения химических раздражений от газообразных, вкусовые – от жидких тел; но и с экологической точки зрения первые являются обонятельными органами, а вторые – вкусовыми. И действительно, для наземных животных получение химических раздражений издалека возможно только через посредство атмосферы. Наоборот, в отношении органов химического чувства водных животных обе эти точки зрения, как мы только что видели, расходятся полностью.

Итак, среди элементарных органов мягкокожих беспозвоночных распознать осязательные, вкусовые и обонятельные чисто морфологически невозможно, физиологически и экологически это становится возможным лишь тогда, когда они собраны в более мощные комплексы.

Как мы уже говорили, в примитивном случае элементарные органы чувств бывают представлены отдельными чувствительными клетками. Наряду с этим уже у бескишечных турбеллярий путем агрегации нескольких одинаковых чувствительных клеток образуются более мощные

чувствительные органы, обозначаемые как сенсиллы (рис. 105). У многих аннелид и моллюсков сенсиллы представляют плотные скопления довольно большого числа первичных чувствительных клеток (рис. 106), тела которых нередко еще сохраняют эпителиальное положение. Такие сенсиллы нередко выступают небольшим бугорком над поверхностью кожи. Весьма вероятно, что они несут и осязательную функцию, но несомненно также и хеморецепторную; так, например, у *Lumbricidae* при смазывании отдельных частей тела раствором хинина реакция тем сильнее, чем больше число сенсилл в данной части тела.

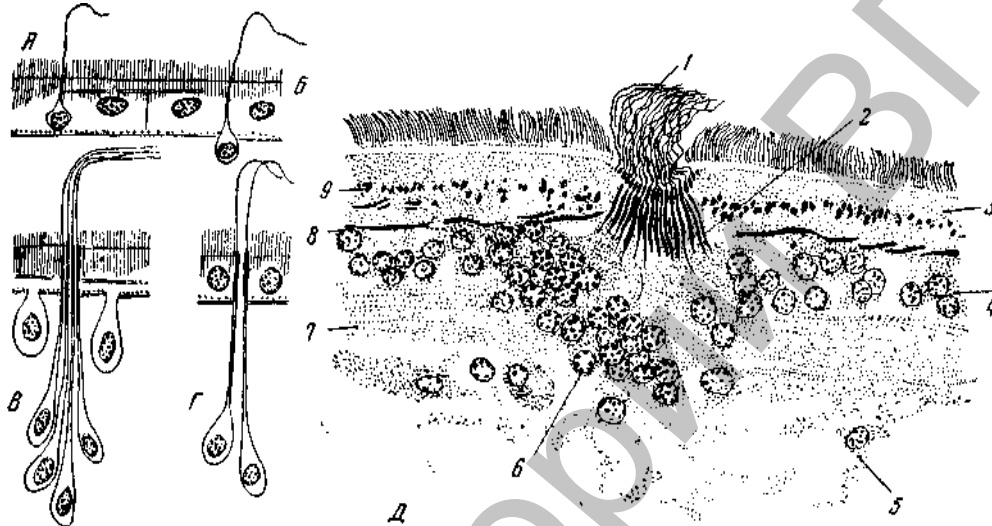


Рис. 105. Возникновение сенсилл у турбеллярий

А и Б – *Anaperus tvaerminnensis* (Acoela); В – *Chidia groenlandica* (Acoela); Г – *Macrostomum* (Macrostomida) (по Luther); Д – *Cunvoluta sagittifera* (Acoela) – сенсилла на продольном разрезе (по А. В. Иванову): 1 – чувствительные жгуты; 2 – периферические отростки чувствительных клеток; 3 – эпителиальная пластинка; 4 – погруженные ядра эпителия; 5 – клетки паренхимы; 6 – ядра чувствительных клеток; 7 – продольный нервный тяж; 8 – продольные мышцы кожи; 9 – кольцевые мышцы кожи

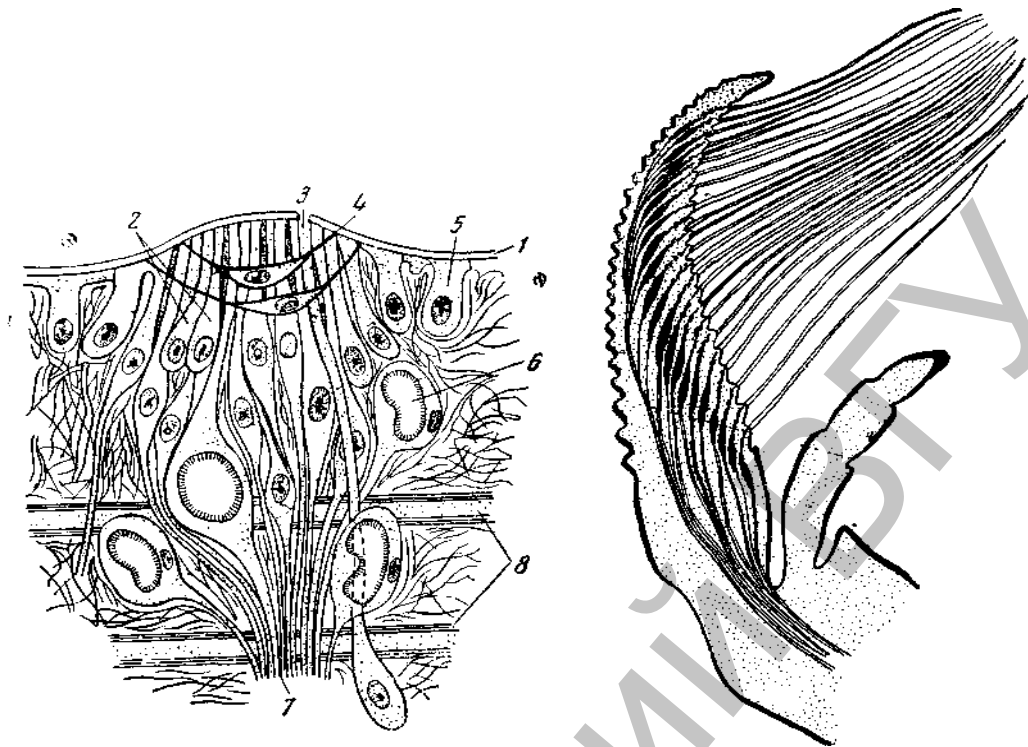


Рис. 106. Сенсилла пиявки *Hirudo medicinalis*

1 – кутикула; 2 – чувствительные клетки; 3 – железистая клетка; 4 – мышечные клетки, служащие для выпячивания сенсиллы; 5 – кроющая клетка; 6 – зрительная клетка; 7 – нерв сенсиллы; 8 – кольцевые мышцы кожи (из Butschli)

У членистоногих, покрытых толстой кутикулой, индифферентные чувствительные клетки образуют органы химического чувства – вкуса и обоняния, а также гигрорецепторы, воспринимающие степень влажности воздуха. Тело клетки всегда лежит под гиподермой и к поверхности этой последней подходит лишь тонкий периферический отросток. В месте его подхода к эпителию кутикула всегда бывает утончена, так что конец отростка, проходящий сквозь толщу эпителия, оказывается отделен от внешней среды лишь тончайшей пленкой кутикулы. Таким образом создается возможность воспринимать химические свойства среды, несмотря на ту изоляцию, которую, казалось бы, создает толстый панцирь. Такого рода элементарные хеморецепторы встречаются у членистоногих в нескольких различных формах. В некоторых случаях периферический отросток чувствительной клетки проникает в полость тонкостенного волоска и тянется по всей длине этого последнего (т р и х о и д н а я сенсилла). Так устроены, например, обонятельные волоски на первых антеннах многих ракообразных, обонятельные волоски мечехвоста и многие другие. В органах химического чувства наземных членистоногих волосок иногда бывает редуцирован, но часто он сохраняется, например, в очень характерной форме – в обонятельных органах многих клещей.

Органы вкуса насекомых обычно устроены в виде базико-нических сенсилл, т. е. торчащих сосочков (рис. 107, А) или же в виде тонкостенных волосков (трихоидных сенсилл), в силу чего вкусовые окончания легко приходят в соприкосновение с исследуемыми предметами. Наличие вкусовых окончаний, способных воспринимать присутствие сахара, экспериментально доказано на ротовых органах насекомых: у насекомых с грызущими частями рта – на концах губных и челюстных щупиков, максилл, гипофаринкса, у насекомых с сосущими частями рта – на конце хоботка, у мух – на губных щупиках (лабеллах), у пчелы – на антеннах. Кроме того, у мух, дневных бабочек, пчел, некоторых клопов контактные хеморецепторы встречаются также и на члениках лапок, у наездников – на яйцекладе.

Органы обоняния насекомых (дальностные хеморецепторы) обычно имеют вид окруженной текой ямки (рис. 107, Б); вместо волоска на ее дне может иметься небольшой сосочек, едва выдающийся над уровнем покровов, но его может и не быть. И дно ямки, и сосочек бывают выстланы тончайшей пленкой кутикулы, к которой и подходят окончания чувствительных клеток. Запрятанные в глубине ямки чувствительные окончания не могут вступать в непосредственный контакт с предметами, но запахи имеют к ним полный доступ.

Органы обоняния располагаются главным образом, но не исключительно, на антеннах. В зависимости от роли обоняния в жизни насекомого число их колеблется в широких пределах, доходя у пчел (*Apis mellifera*) до 14–15 тысяч ямок на каждой антенне и спускаясь у стрекоз (*Libellula depressa*) до 10–12 штук.

Наряду с ними на антеннах в некоторых случаях, например у муравьев, встречаются и контактные хеморецепторы, снабженные не ямкой, а сосочком. Ощупывая какие-либо предметы своими антеннами, муравей непосредственно прикладывает чувствительные окончания к пахнущей поверхности. Благодаря этому острота его «нижнего чутья» чрезвычайно возрастает, а в связи с тонкостью и точностью движений антенн муравей получает возможность воспринимать размеры и форму пахнущей поверхности. В результате обоняние таких насекомых приобретает иное и гораздо большее значение, нежели обоняние большинства животных.

Вообще говоря, элементарные органы осязания и химического чувства в теле каждого животного распределяются не равномерно, а в соответствии со строением его нервно-чувствительного аппарата. Эта неравномерность выражается в: 1) неравномерном распределении органов по областям тела, 2) сосредоточении их на придатках тела, 3) объединении их в органы высшего порядка.

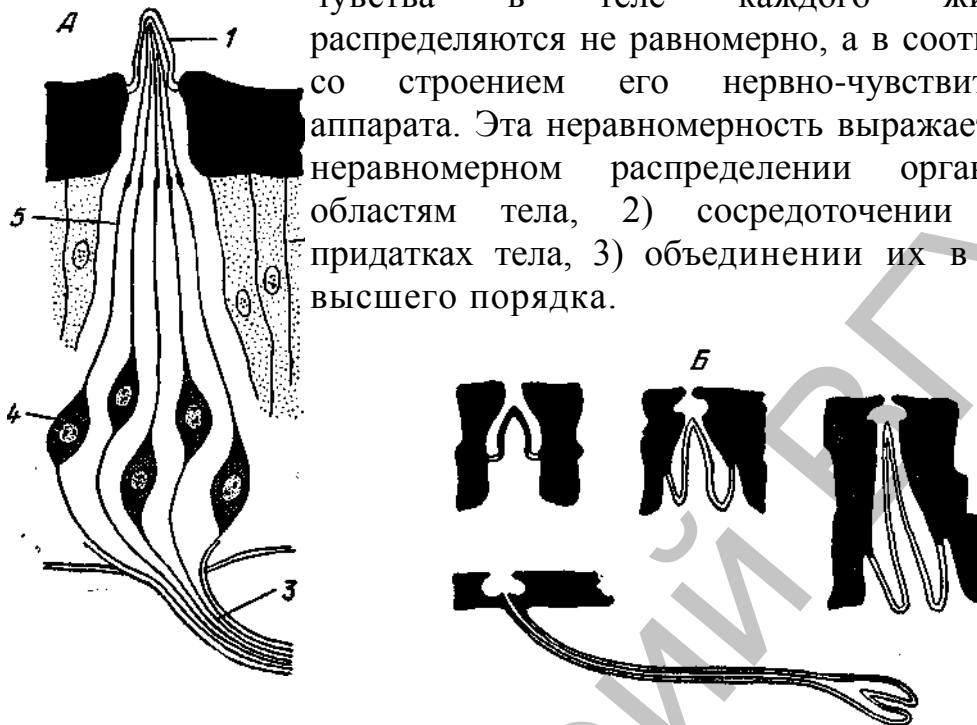


Рис. 107. Сенсиллы химического чувства насекомых

А – схема строения базиконической сенсиллы; Б – кутикулярные составные части целокопической сенсиллы (несколько примеров); 1 – чувствительный сосочек; 2 – гиподерма; 3 – нервные отростки; 4 – чувствительные клетки; 5 – их периферические нервные отростки (по Snodgrass)

Неравномерное региональное распределение элементарных органов чувств в той или иной мере свойственно всем беспозвоночным. В отдельных группах оно весьма разнообразно и трудно поддается сжато описанию. Так, у гидры чувствительных клеток много на щупальцах, на ротовом диске и на подошве, у других гидроидов – на щупальцах и на ротовом диске, у гребневиков – на краях рта и на щупальцах, у турбеллярий, как и у планул гидроидов, – на переднем конце тела; у многих плоских триклад имеется скопление чувствительных клеток вдоль краев тела («чувствительный кант»). У паразитических платод богаты чувствительными клетками присоски. У обладающих постоянством клеточного состава нематод и коловраток число чувствительных клеток ограничено и расположение их приобретает постоянство и правильность. В вышестоящих группах разнообразие еще больше благодаря возросшей сложности нервного аппарата.

Щупальца кишечнополостных, как мы видели, богаты чувствительными клетками, но они являются придатками универсального назначения, главным образом хватательными. Некоторые из их вероятных или предполагаемых гомологов у первичноротых сохранили из их функций одну чувствительную: таковы теменные щупальца поликлад,

пальпы, тентакулы и цирры большинства полихет, головные и эпиподиальные щупальца моллюсков и т.п. Антенны членистоногих также являются, по существу, органами чувств, в частности органами осязания и обоняния. У насекомых они могут нести и гигрорецепторы, имеющие вид базиконических сенсилл (например, у жуков *Tenebrio*, и *Tribolium*). В ряде случаев антенны в качестве органов чувств достигают высокой степени сложности и совершенства, как мы отчасти видели уже на примере антенн муравьев.

Другие конечности членистоногих также могут принимать на себя чувствительную функцию, например, первая пара ног щитней, телифонов, пауков и части клещей, педипальпы *Opiliones* и т.п. Чаще всего это имеет место у лишенных антенн хелицероных; щитни тоже имеют сильно редуцированные антенны.

Из моллюсков *Neopilina* имеет одну, брюхоногие – одну или две пары головных щупалец, из которых задняя пара у *Opisthobranchia* образует специализированные обонятельные органы – ринофоры. Быть может, гомологами ринофоров являются головные обонятельные ямки (или изредка бугорки) головоногих. Обонятельные ямки головоногих несомненно являются органами охотничьего обоняния. В ряде случаев моллюски имеют заведомо вторичные щупальцевидные придатки, также несущие чувствительную функцию, вроде краевых мантийных щупалец различных пластинчатожаберных. Чрезвычайно богаты чувствительными окончаниями и руки головоногих, являющиеся выростами края ноги и выполняющие в основном локомоторные и хватательные функции.

Скопления чувствительных клеток на придатках тела иногда являются диффузными, иногда хорошо обособленными. Обособленные скопления чувствительных клеток мы встречаем и в других местах тела. У моллюсков и полихет скопления чувствительных клеток, по размерам своим далеко превосходящие обычные сенсиллы, широко распространены. У моллюсков их больше всего в мантийной полости, хотя такие же скопления встречаются и в других местах, например во рту, где они играют роль органов вкуса (вкусовые бугорки *Rhipidoglossa*, субрадулярный орган хитонов и его гомологи у *Neopilina*, лопатоногих и головоногих).

Из многочисленных чувствительных органов мантийной полости наиболее постоянными являются осфрадии, от природы парные органы, располагающиеся вблизи ктенидиев. Они имеются у брюхоногих (кроме утративших ктенидии), у пластинчатожаберных и у *Nautilus* – из головоногих; гомологи их существуют и среди мантийных органов чувств хитонов. У *Fissurellidae* осфрадии встречается еще в примитивной форме рыхлого сгущения чувствительных клеток на стенке мантийной полости, у других улиток он хорошо обособлен, а у высших *Prosobranchia* представляет обычно валик, покрытый перисто расположенными

складками, эпителий которых содержит наряду с мерцательными и железистыми множество чувствительных клеток. Осфрадий считается органом дыхательного обоняния, исследующим качество воды, поступающей к ктенидиям. По мнению некоторых авторов, основная функция осфрадия – восприятие количества взвеси в той воде, которая поступает в мантийную полость.

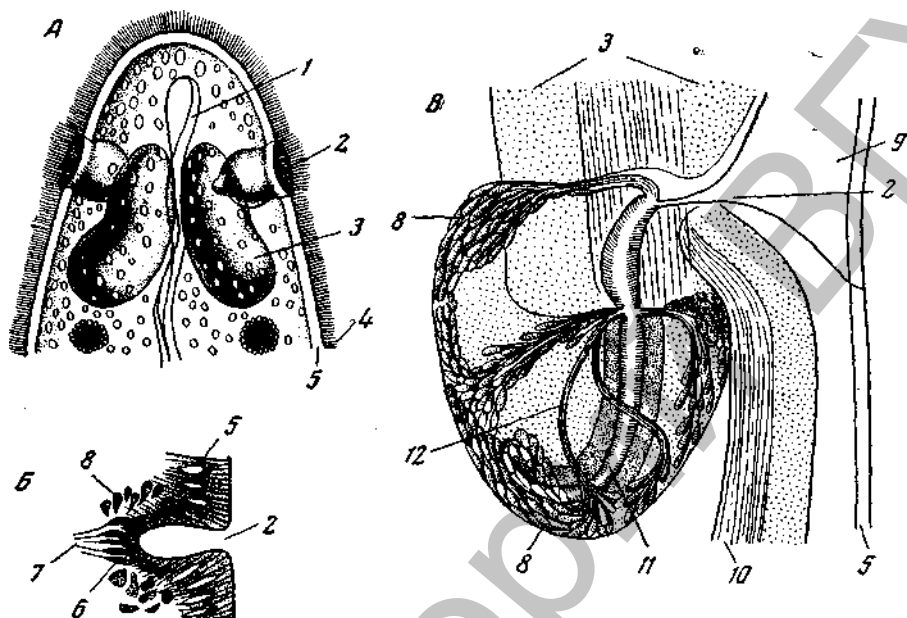


Рис. 108. Головные чувствительные ямки низших Protostomia

А – *Stenostomum leucops* (Turbellaria Notandropora) (no Graff); Б – *Tubulanus annulatus* (Palaeonemertini) (из Butschli); В – *Micrura fasciolata* (Heteronemertini) (из Butschli); 1 – нефридий; 2 – отверстие ямки или канала; 3 – мозг; 4 – ресницы; 5 – эпидермис; 6 – чувствительные клетки; 7 – нерв чувствительной ямки; 8 – железы чувствительного органа; 9 – головные щели; 10 – продольный нервный ствол; 11 – канал чувствительного органа; 12 – проток желез

Из низших органов чувств далеко идущие гомологи представляют головные обонятельные ямки первичноротых. Впервые мы их встречаем у турбеллярий. В простейшей своей форме они представляют два пятна чувствительного эпителия, свободные от рабдитов, расположенные на голове (например, у некоторых Turphloplariidae из прямокишечных и у некоторых триклад). У *Stenostomum* (Notandropora) (рис. 108, А) они представляют хорошо обособленные чашковидные углубления покровов, расположенные по бокам головы; эпителий их содержит чувствительные клетки и наряду с ними железистые и мерцательные; последние создают сильный водоворот, привлекающий к обонятельной ямке струю воды. Сюда же относятся аурикулярные органы триклад и другие органы охотничьего обоняния (Н. Muller, 1936) турбеллярий. Все подобные органы иннервируются непосредственно от передней части мозга. Чрезвычайно сходные образования представляют а м ф и д ы нематод (правда, лишенные

ресничек, как и все тело нематод), а также церебральные органы немертин и н у х а л ь н ы е органы полихет. Церебральные органы палеонемертин (рис. 108, Б) немногим отличаются от обонятельных ямок турбеллярий; в других отрядах немертин они достигают значительной сложности (рис. 108, В).

У моллюсков и членистоногих достоверных гомологов головных обонятельных ямок неизвестно. Попытки найти гомологи этих ямок у кишечнополостных или вторичноротых делались, но вряд ли могут считаться удачными.

13.3. Органы статического чувства

Уже в обонятельных ямках червей мерцательные клетки играют роль вспомогательного механизма, служащего для создания тока воды и таким образом усиливающего функцию органа. Однако, усиливая чувствительность органа и видоизменяя его экологическое значение для животного (возможность воспринимать свойства отдаленных предметов), эти вспомогательные механизмы не служат для видоизменения самой формы энергии и для превращения ее из недоступной непосредственному восприятию формы в доступную. Механизмы последнего рода совершенно необходимы в органах статического чувства.

Ни одно нервное окончание, естественно, не может непосредственно воспринимать направление силы тяжести. Очень многие животные вообще, по-видимому, неспособны ориентироваться относительно направления силы тяжести и принимают определенное положение по отношению к субстрату, руководствуясь лишь осязательными восприятиями (планария, морская звезда). С другой стороны, многие животные, лишенные специальных органов равновесия, например клещи *Ixodidae* из отряда *Parasitiformes*, принимают на вертикальной плоскости определенное «геотактическое» положение, ориентируясь относительно направления силы тяжести при помощи мышечного чувства – восприятия степени натяжения мышц и механических тканей своего тела. То же самое доказано и для ряда пауков.

Наряду с этим ряд других животных выработал специальные приспособления, позволяющие более тонким и точным путем воспринимать направление силы тяжести. Такие органы статического чувства возникают чаще всего в больших группах планктических *Metazoa*, начиная с гребневиков и медуз. Незамкнутый статоцист гребневиков представляет результат прямого прогрессивного развития аборального скопления чувствительных клеток, свойственного первично-планктическим личинкам кишечнополостных. У наркомедузы *Hydroctena salenskii* два укороченные щупальца, содержащие статоцисты, сдвинуты на аборальный полюс зонтика, где и помещаются в ямке, стимулируя аборальный орган чувств.

Органы равновесия остальных медуз расположены на краю зонтика и бывают построены по двум различным типам. У сцифомедуз, трахимедуз и наркомедуз органы равновесия представляют видоизмененные щупальца, у лептомедуз – ямки или пузырьки.

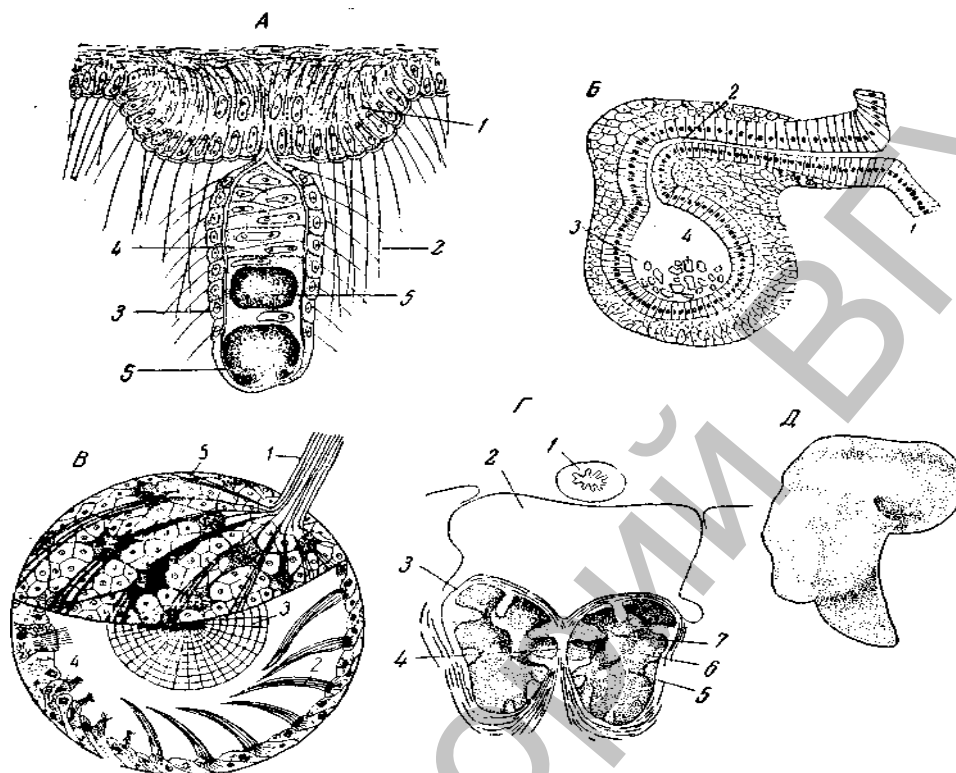


Рис. 109. Органы статического чувства

А – булавовидно измененное щупальце медузы *Cunina lativentris* (Narcomedusae): 1 – чувствительный бугорок; 2 – чувствительные волоски; 3 – эктодерма; 4 – энтодерма булавы; 5 – статолиты; Б – статоцист *Arenicola marina* (Polychaeta Drilomorpha): 1 – эпидермис; 2 – проток статоциста; 3 – его пузырек; 4 – зерна кварца, играющие роль статолитов; В – статоцист *Pterotrachea* (Gastropoda Prosobranchia): 1 – нерв статоциста; 2 – ресничные клетки; 3 – статолит; 4 – чувствительные клетки; 5 – нервные волокна (из Butschli); Г – *Sepia officinalis* (Cephalopoda), передние половины статоцистов на поперечном разрезе через голову, вид сзади: 1 – пищевод; 2 – подпищеводная ганглиозная масса; 3 – капсула статоциста; 4 – перегородка между статоцистами; 5 – «слуховой» гребешок; 6 – искривленные бугорки внутренней поверхности статоциста; 7 – статолит;

Д – статолит правого статоциста каракатицы (из А.В. Иванова)

Примитивный пример органов равновесия первого типа представляет наркомедуза *Cunina* (рис. 109, А), у которой некоторые из краевых щупалец сильно укорочены, утолщены и соединены с краем зонтика тонкими стебельками. В энтодерме щупальца образуются отяжеляющие его известковые конкреции. Эпителий края зонтика вокруг места прикрепления стебелька утолщен в подушечку и содержит множество чувствительных клеток, снабженных длинными чувствительными волосками. При всяких наклонах тела щупальце перегибается на стебельке и давит на волоски соответствующей стороны.

У трахимедуз, вроде *Carmaria*, край зонтика разрастается вокруг статического щупальца, образуя нечто вроде колокола, стенки которого также несут чувствительные волоски.

Другого рода органами равновесия обладают лептомедузы. В простейшем случае – это небольшие ямки, расположенные у основания паруса и не имеющие никакого отношения к щупальцам. У большинства лептомедуз ямка замыкается в пузырек – с т а т о ц и с т. Часть клеток его эпителия выделяет внутри себя конкреции и выпадает в полость статоциста, образуя статолиты. Другие клетки являются чувствительными, воспринимают давление статолита, и животное получает возможность регулировать свои движения в зависимости от того, на какие из чувствительных клеток статоциста давит статолит.

Естественно, что, кроме направления силы тяжести, органы обоих описанных типов способны воспринимать и сотрясения, и всякие резкие движения, в частности сокращения зонтика самой медузы, т.е. являются с е й с м о р е ц е п т о р а м и и п р о п р и о р е ц е п т о р а м и; в силу этого они играют роль и в регулировке ритма сокращения зонтика, по крайней мере у сцифомедуз. Сидячие Scyphozoa (Lucernariida) органов равновесия не имеют.

Органы равновесия, построенные по типу булавовидного придатка, встречаются в животном царстве редко и возникают в отдельных случаях весьма различными путями. Сюда относятся внутримозговой орган равновесия личинок асцидий, булавовидные волоски (т р и х о б о т р и и) акариформных клещей, а также с ф е р и д и и морских ежей. Последние представляют короткие, булавовидные иглы, пассивно вращающиеся на своем сочленовном бугорке и оказывающие давление на волоски чувствительных клеток, расположенных у их основания. Наоборот, орган равновесия в виде статоциста, т.е. пузырька или ямки (еще незамкнувшегося пузырька) со статолитами, мы встречаем у самых разнообразных животных: гребневиков, турбеллярий, немертин, аннелид (рис. 109, Б), моллюсков (рис. 109, В), высших раков, голотурий, оболочников (*Doliolum*), позвоночных. Все эти органы по своему строению во многом сходны между собой, но очень различны по положению и возникали независимо в разных группах. Правда, непарный внутримозговой статоцист турбеллярий, как мы уже видели, гомологичен аборальному статическому органу гребневиков. У *Xenoturbella* он еще лежит в субэпителиальном нервном сплетении переднего конца тела. Выше мы видели роль статоциста турбеллярий в возникновении их мозгового ганглия. За пределами класса Turbellaria первичный аборальный статоцист, гомологичный таковому гребневиков, больше не встречается, и аборальный орган чувств бывает представлен простой теменной пластинкой. Статоцисты всех остальных животных представляют новообразования.

У полихет статоцисты располагаются над щетинковым мешком нотоподиев; у Ariciidae они метамерны и встречаются в нескольких передних сегментах тела, (например, у *Scoloplos* – в 4–13-м сегментах); у Arenicolidae они лежат в 1-м, у Terebellidae и Sahellidae – во 2-м сегменте тела.

Статоцисты моллюсков также парные, и хотя иннервируются от церебральных ганглиев, лежат всегда в области педальных ганглиев. В связи с общей асимметрией их тела, правый статоцист рудиментарен. Из моллюсков совсем лишены статоцистов только боконервные. Большой сложности достигают органы равновесия головоногих, заключенные в особые камеры хрящевого черепа (рис. 109, Г).

Статоцисты десятиногих раков расположены в основном членике антенул, у мизид – в последней паре плеопод, у амфипод и изопод – в различных местах тела. Для десятиногих раков статическая роль статоцистов экспериментально строго доказана. Наряду с этим они, несомненно, могут воспринимать и сотрясения.

В жизни очень многих животных, например всех роющих форм, статоцисты являются не столько органами равновесия, сколько именно сейсморецепторами – органами восприятия сотрясений. Когда вы подходите к норке литоральной полихеты *Arenicola*, она вас не видит, но моментально исчезает в норке, воспринимая сотрясения почвы при ходьбе. Сейсморецепторами являются, в основном, статоцисты и у других сидячих полихет. Наоборот, органом слуха статоцисты не являются, в отличие от мнения старых авторов, и дававшееся им прежде название отоцистов (слуховых пузырьков) сейчас оставлено.

13.4. Осязательные волоски членистоногих

При тонкой кутикуле, например у гусениц или в тонких участках кожи других членистоногих, осязание осуществляется при помощи чувствительных клеток со свободными окончаниями; клетка лежит на некоторой глубине внутри тела, периферические окончания распределены по известному участку кожи и воспринимают всякую деформацию этой последней, всякое прикосновение (рис. 110). Однако склериты при легком прикосновении не поддаются заметным деформациям, и здесь осязание осуществляется при помощи осязательных волосков (рис. 110). Каждый осязательный волосок насекомого выделяется одной трихогенной клеткой. Окружающая ее текогенная клетка выделяет теку, или кольцо, с которым при помощи тонкой соединительной кутикулы подвижно сочленяется волосок. Тека очерчивает узкий канал, пронизывающий толщу кутикулы по направлению к основанию волоска и заполненный протоплазмой трихогенной клетки. Каждый волосок такого рода бывает снабжен одной или несколькими чувствительными клетками (рис. 110), которые лежат под

кожей, но посылают свои неразветвленные периферические отростки сквозь канал теки к месту сочленения волоска с кутикулой. При легчайшем прикосновении к волоску он выводится из своего положения, и вызванное этим давление на сочленение воспринимается окончаниями чувствительных клеток. Таким образом достигается чрезвычайная тонкость осязания при любой толщине и прочности кутикулы.

Такого рода волоски свойственны всем членистоногим и в большом количестве покрывают их тело, служа элементарными органами осязания и одновременно выполняя ряд других функций. У мелких членистоногих, например, у многих клещей, число и расположение чувствительных волосков на поверхности тела и конечностях (хетотаксия) очень часто бывает строго постоянным, так что строение осязательного аппарата (хетомы) животного приобретает чрезвычайную правильность. Во многих случаях осязательные волоски могут принимать на себя и специальные функции.

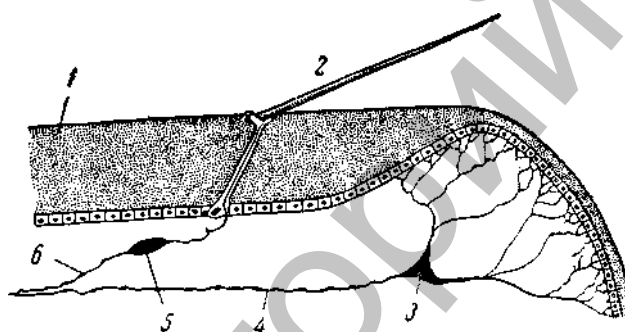


Рис. 110. Осязательные окончания насекомых (схематизовано)

1 – кутикула склерита; 2 – волосок; 3 – чувствительная клетка с многочисленными окончаниями на тонкой кутикуле сочленовной перепонки; 4 – ее центральный отросток; 5 – чувствительная клетка с окончаниями при основании волоска; 6 – ее центральный отросток (по А.А. Заварзину)

Так, у десятиногих раков чувствительные волоски, сидящие кольцом на дистальном конце каждого из члеников ног, бывают направлены параллельно следующему членику и играют роль проприорецепторов: при всяком сгибании конечности она прикасается к некоторым из этих волосков, и таким образом животное воспринимает положение своих конечностей, что, очевидно, необходимо для координации движений. Ряд насекомых бесспорно воспринимает при помощи чувствительных волосков вибрации воздуха, т.е. звуковые волны, эта же способность предполагается и у пауков.

Волоски на церках таракана воспринимают звуковые волны с частотой до 3000 колебаний в секунду.

Немногие приведенные примеры показывают разностороннее использование чувствительных волосков в теле членистоногих.

Сколпофоры (рис. 104, Д) также свойственны членистоногим, но распространены значительно меньше, чем чувствительные волоски.

Основной частью типичного сколопофора является воспринимающая биполярная клетка. От одного ее полюса отходит центральный отросток, от другого – воспринимающий аппаратик, состоящий из упругой нити, которая натянута в полости, образованной так называемой обволакивающей клеткой, или свободно заканчивается своим дистальным концом в этой полости. Полость эта выстлана кутикулой. Обволакивающая клетка большей частью теряет непосредственную связь с гиподермой и соединяется с ней лишь при помощи удлиненной клетки, так называемого колпачка.

Обычно сколопальные клетки располагаются группами в различных частях тела насекомого, образуя так называемые х о р д о т о н а л ь н ы е органы. Им приписывается, прежде всего, восприятие натяжений в тех частях кутикулы, с которыми они связаны, а также восприятие сотрясений того субстрата, в котором или на котором находится насекомое. Очень многие насекомые реагируют на сотрясения с большой чуткостью. Иногда насекомые могут при помощи хордотональных органов воспринимать и звуковые вибрации субстрата, но, судя по их устройству, вряд ли эти органы способны сами по себе воспринимать звуковые волны непосредственно с воздуха. Обычно это осязательное восприятие звука, в известной мере напоминающее восприятия звуковых вибраций рукой, положенной на спину говорящему человеку. У личинок насекомых хордотональные органы располагаются чаще всего в туловище, у взрослых насекомых – в крыльях и конечностях, включая антенны.

Однако хордотональные органы послужили материалом для образования и настоящих слуховых органов. Это тимпанальные органы (рис. 111), независимо возникшие в нескольких отрядах насекомых. При этом в разных группах они различны и по местоположению, и по деталям строения, и, таким образом, в каждой из них возникали независимо: у кобылок тимпанальные органы располагаются на первом сегменте брюшка, у близко родственных им кузнечиков и сверчков – на голених передних ног, у цикад – на втором сегменте брюшка; среди бабочек в семействах *Pyrallidae*, *Geometridae*, *Brephidae* и *Cymatophoridae* и у самок *Uraniidae* – на 1 сегменте брюшка, у самцов семейства *Uraniidae* – на 2-м сегменте брюшка, у бабочек-ночниц (*Noctuidae*) – на боках заднегруди. Основным компонентом тимпанальных органов является барабанная перепонка, образованная участком кожи с тонкой кутикулой, к которой изнутри тесно прилежит кутикулярная пленка большого трахейного ствола. Наружная пластинка барабанной перепонки бывает натянута на раму из утолщенной кутикулы и обычно лежит на дне углубления, представляющего как бы «наружное ухо». Барабанная перепонка вибрирует под влиянием звуковых волн и передает свои вибрации собственно тимпанальному органу. Последний у кузнечиков представляет набор сколопофоров различной длины, расположенных в один ряд в порядке убывающей длины. Уже это устройство позволяет

предполагать, что тимпанальный орган является анализатором, способным не только воспринимать звук, но и отдельно воспринимать звуковые колебания различной частоты. И действительно, тимпанальные органы саранчевых воспринимают звуковые волны 500–10 000 колебаний в секунду. Физиологическая роль тимпанальных органов как органов слуха была впервые несомненно доказана для кузнечика *Thamnotrizon aperlus*. В дальнейшем восприятие звука прямокрылыми, цикадами и бабочками было подробно изучено путем измерения токов действия, возникающих в тимпанальном нерве при воздействии на тимпанальный орган звуковых волн различной частоты). Большинство насекомых, обладающих тимпанальными органами, одновременно обладает и голосовыми органами; таковы кобылки, сверчки, кузнечики, цикады. Во всех этих случаях голос и слух служат средством координации поведения особей одного вида и, прежде всего, помогают взаимному нахождению полов. Каменноугольные Protorthoptera еще ни голосовыми, ни слуховыми органами не обладали; не было ни тех, ни других и у примитивных юрских прямокрылых Locustopsidae и Elcariidae. Однако в юре же появляются и настоящие кузнечики и сверчки, мало отличные от современных. Итак, пением насекомых и природными слушателями этого пения мир обогатился лишь в мезозое.

Бабочки голосовых органов, вообще говоря, лишены, кроме, например, мертвой головы (*Acherontia*) и немногих других, и тимпанальные органы имеют для них иное значение: орган слуха ночниц настроен на голос летучих мышей; на звуки, сходные с этим голосом, одни виды ночниц (Noctuidae) реагируют бегством, другие – немедленным приземлением и посадкой.

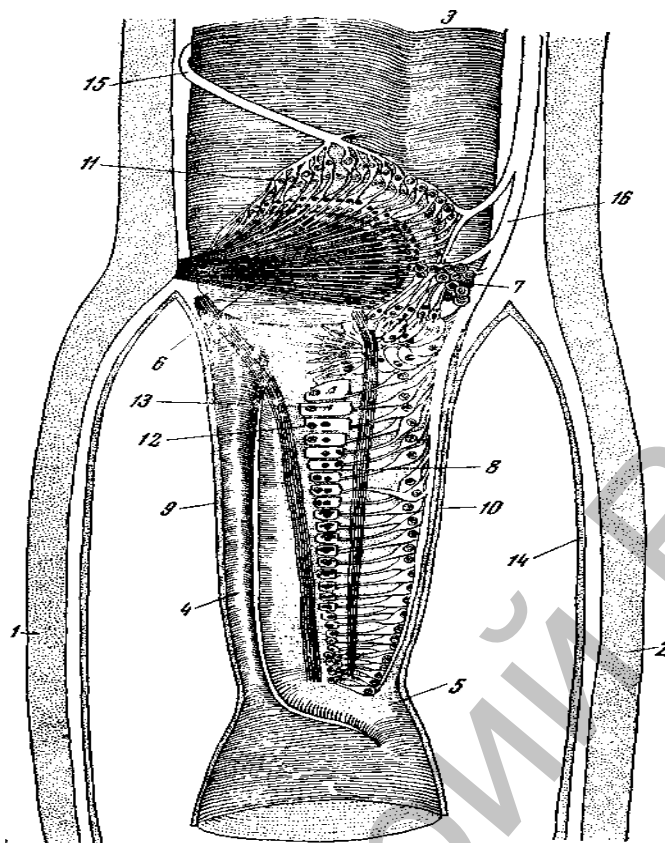


Рис. 111. Тимпальный орган кузнечика, вскрытый с передней стороны
 1 и 2 – наружная кутикула; 3, 4 и 5 – трахейные стволы; 6 – подколенный орган; 7 – промежуточный орган; 8 – луховой гребень (*crista acustica*); 9 и 10 – барабанные перепонки; 11 – чувствительные клетки подколенного органа; 12 – концевые клетки слухового гребня; 13 – чувствительные палочки; 14 – кутикула слуховой раковины; 15 – подколенный нерв; 16 – тимпальный нерв (по Schwabe)

13.5. Органы зрения

Чувствительные клетки, служащие для восприятия света, всегда бывают снабжены специальным воспринимающим приспособлением в виде слоя палочек, окаймляющего апикальную поверхность клетки (рис. 112, А). Каждая палочка, по-видимому, продолжается в неврофибриль. В простейшем случае палочки располагаются в направлении воспринимаемого луча. Однако нередко апикальная поверхность клетки вместе со слоем палочек изгибается, принимая выпуклую (рис. 112, В), вогнутую или складчатую форму (последнее – в глазах полихеты *Polyophthalmus* из отряда *Drilomorpha*) (рис. 112, Г). У олигохет и пиявок палочковый слой выстилает лежащую внутри клетки замкнутую полость, или вакуоль (рис. 112, Д); такое строение легче всего объяснялось бы смыканием вогнутой, высланной палочками поверхности клетки. В других случаях происходит слияние отдельных элементов палочкового слоя в более крупные образования, как, например, в

случае образования рабдомеров зрительных клеток многих членистоногих (рис. 112, 3).

Первоначальным положением зрительных клеток, как и всех первичных чувствительных клеток, является эпителиальное. Поэтому простейший тип зрительных органов представляет разрозненные зрительные клетки, разбросанные в эпителии. У кишечнополостных и турбеллярии подобные зрительные органы пока не описаны, но они известны у дождевых червей и в метамерных сенсиллах пиявок.

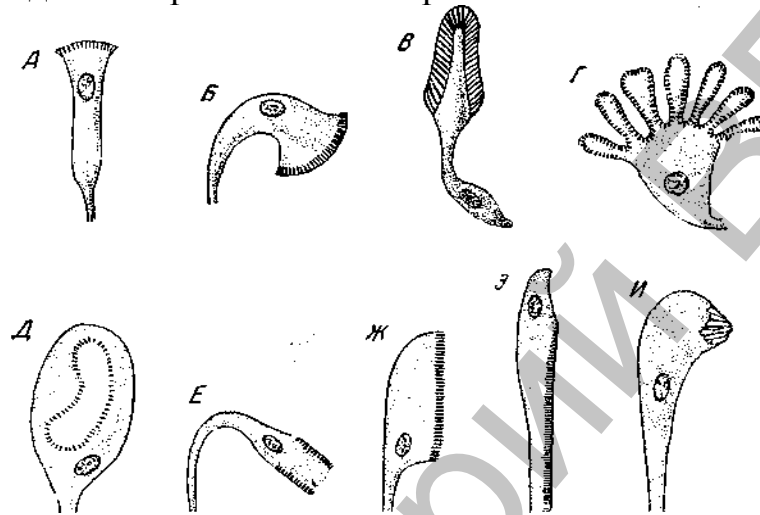


Рис. 112. Некоторые формы зрительных клеток беспозвоночных

А – зрительная клетка из эпителиального глаза медузы; Б – инвертированная клетка паренхимного глаза турбеллярии; В – клетка из глаза *Limax* с резко выпуклым палочковым слоем; Г – клетки из бокового глаза *Polyopthalmus* (Polychaeta Drilomorpha) со складчатым палочковым слоем; Д – зрительная клетка пиявки с палочковым слоем, замкнувшимся в пузырек; Е – клетка из медиального глаза *Cypris* (Ostracoda), палочковый слой развит только на боках; Ж – клетка из глаза *Lithobius* (Chilopoda), палочковый слой равномерно покрывает апикальную поверхность клетки, но ось последней изогнута под прямым углом; З – клетка из омматидия сложного глаза *Branchipus* (Phyllopora), как Ж, но вся апикальная поверхность клетки сильно вытянулась и сузилась, а палочковый слой слился в рабдомер; И – клетка из глазки гусеницы *Gaslepacha* (Lepidoptera), как Ж, но протяжение палочкового слоя сильно укорочено

Изменения этого первичного типа идут по нескольким направлениям: 1) агрегация многих зрительных клеток в компактные, отграниченные скопления; 2) уход зрительных клеток внутрь тела; 3) создание пигментных экранов; 4) создание диоптрических приспособлений; 5) создание защитных приспособлений; 6) создание аккомодационных и глазодвигательных приспособлений.

Несмотря на громадное разнообразие в деталях, основные типы конструкции зрительных органов немногочисленны и повторяются в различных стволах животных, независимо эволюционируя в каждом из них. Основных типов глаз два: паренхимные глаза и эпителиальные.

П а р е н х и м н ы е глаза возникают в силу ухода зрительных клеток из эпителия в глубже лежащие ткани. Отдельными

зрительными клетками, разбросанными под кожей, представлен зрительный аппарат пиявки *Pontobdella muricata* (Rhynchobdellea) и некоторых турбеллярий, а также *Balanoglossus*. Сами по себе отдельные зрительные клетки способны отличать свет от тьмы и перемены в интенсивности освещения, но не могут помочь животному реагировать на направление падающего света. Для того чтобы воспринять это последнее, зрительная клетка должна быть заэкранирована со всех сторон пигментом и открыта лучам только с одной стороны.

Однако множество изолированных зрительных клеток, разбросанных в коже животного, в своей совокупности представляет зрительный аппарат, позволяющий сделать то, на что неспособна одна изолированная клетка: животное может воспринимать различную освещенность различных частей своего тела, и, таким образом, в отдельных случаях реагировать и на градиенты освещения, и на направления падения лучей света.

Заэкранирование зрительной клетки пигментом в глазах многих турбеллярий достигается тем путем, что зрительная клетка примыкает к пигментной клетке, которая охватывает ее с одной или нескольких сторон. Слой зрительных палочек бывает при этом обращен к пигменту, т.е. прочь от света, который попадает на палочки, пройдя через тело зрительной клетки. Поэтому такие глаза называются инвертированными. У *Mesostomum ehrenbergii* (Rhabdocoela) (рис. 113, А) каждый глаз состоит из одной зрительной и одной чашковидной пигментной клетки, и отверстия пигментных чашек обоих глаз направлены в разные стороны. У *Planaria torva* (Triclada) в каждом глазу две зрительные клетки и одна пигментная, у другой триклады, *Euplanaria gonosephala*, пигментная чашка каждого из ее двух глаз образована несколькими пигментными клетками и содержит несколько десятков зрительных клеток, расположенных беспорядочно и во много слоев. При таком устройстве глаз животное может ориентироваться в направлении падающего света даже после удаления одного из глаз. В глазу поликлад зрительные клетки правильным эпителиеобразным слоем выстилают внутреннюю поверхность пигментного бокала, что составляет значительный шаг в сторону образования настоящей сетчатки. Для восприятия изображения не хватает только, чтобы отдельные воспринимающие аппаратики были изолированы друг от друга прослойками пигмента. Эта ступень достигается в глазу многих двуглазых наземных триклад из семейств Rhynchodemidae и Cotyloplanidae. Здесь мы находим пигментную чашку, образованную эпителиеобразно расположенными пигментными клетками. Зрительные клетки узкие и расположены радиально вокруг глаза. Их центральные отростки теряются в зрительном ганглии, а периферические концы проходят между пигментными клетками; на уровне этих последних они образуют зрительные палочки, а внутри глазного яблока расширяются в

прозрачные светопреломляющие призмы, образующие в своей совокупности стекловидное тело (рис. 113, В). Подобный глаз несомненно позволяет животному в какой-то мере воспринимать изображение предметов.

Зрительный аппарат большинства турбеллярий характеризуется наличием одной пары глаз, расположенных в области мозга; реже встречаются 4 глаза (некоторые *Alloeoacoela* *Holocoela*, единичные *Acoela*, *Rhabdocoela* и *Triclada*); наличие парных, симметрически расположенных глаз позволяет животному даже и при несовершенном их строении реагировать на направление падающего света.

Один-единственный глаз встречается в виде исключения среди *Alloeoacoela*, например у *Otomesostoma* или некоторых *Monocelididae*. Многим *Triclada* и большинству *Polyclada* свойственны многочисленные глаза, расположенные кучками в области мозга, а иногда сверх того и по краям тела. Зрительный аппарат, состоящий из множества глазков, и притом направленных в разные стороны, должен представлять более совершенный анализатор, чем одна пара глаз такого же устройства. Глаза немуртин очень сходны с глазами турбеллярий и стоят большей частью на уровне развития *Euplanaria gonosephala* (рис. 113, Б) или поликлад и расположены в числе 2, 4 или множества на головной лопасти.

Просто устроенные, инвертированные глазки, стоящие на уровне развития *Mesostomum ehrenbergii*, довольно распространены у сидячих полихет (*Spionidae*, *Capitellidae*, *Terebellomorpha*, *Serpulidae* и другие). У пиявок мы встречаем все ступени развития паренхимных глаз, от одиночных рассеянных зрительных клеток (*Pontobdella*,) через инвертированные глаза типа *Planaria* или *Euplanaria*, встречающиеся у *Rhynchobdella* (рис. 113, Г), и кончая вторично ревертированными глазами (*Hirudo*, рис. 113, Д, Е), напоминающими в этом отношении глаза *Rhynchodemidae*, однако менее совершенными.

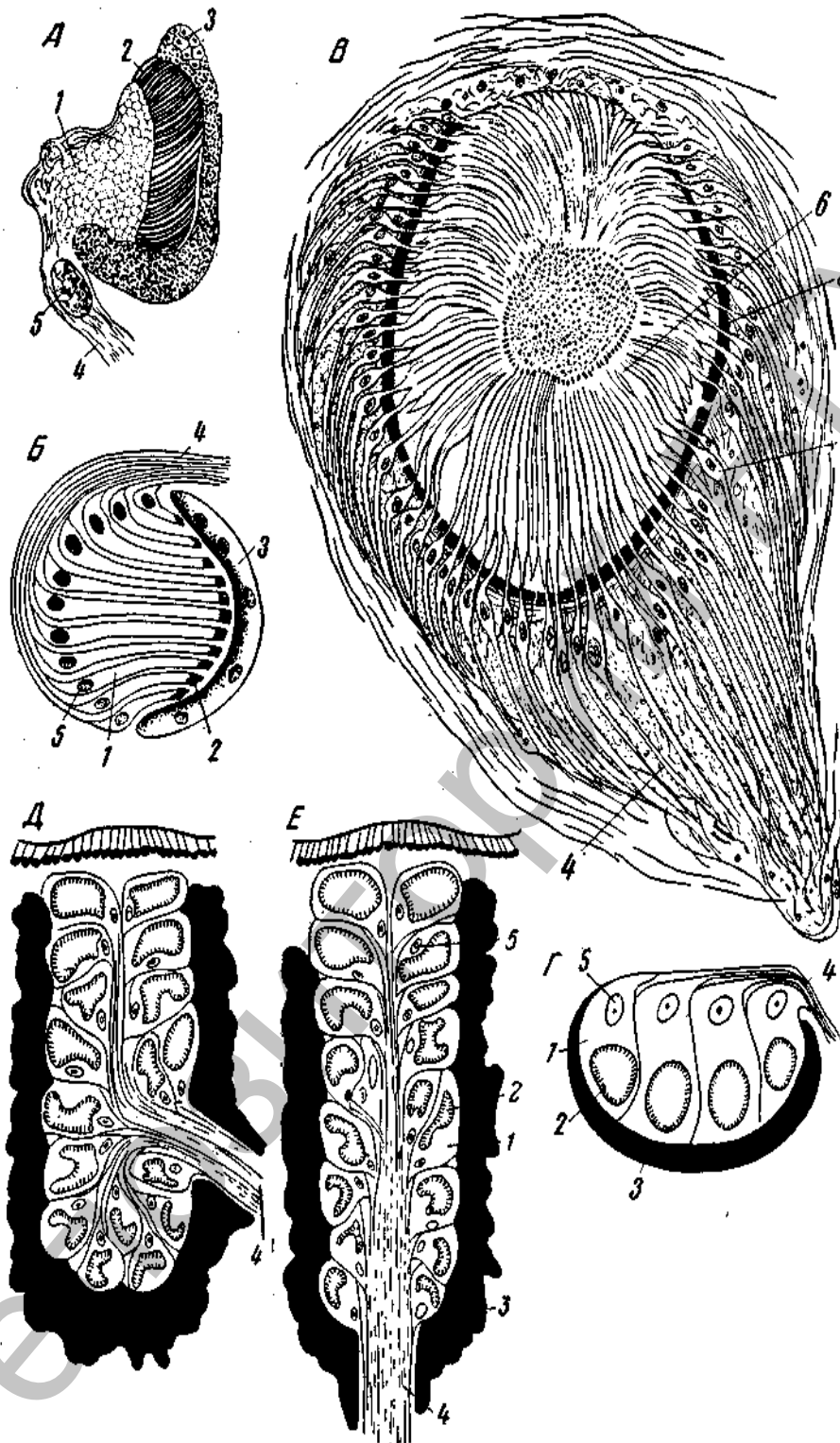


Рис. 113. Паренхимные глаза турбеллярий, немертин и пиявок
 А – *Mesostomum ehrenbergii* (Rhabdocoela) (по Luther); Б – *Baseodiscus delineatus* (Heteronemertini) (по Hesse); В – *Platydemus grandis* (Triclada Terricola) (по Graff, но схематизовано); Г – Rhynchobdellida (по Hesse); Д и Е – *Hirudo* (Gnathobdellida) (по Hesse); 1 – зрительные клетки; 2 – светочувствительные палочки; 3 – пигментные клетки; 4 – нервные отростки зрительных клеток; 5 – ядра зрительных клеток; 6 – стекловидное тело

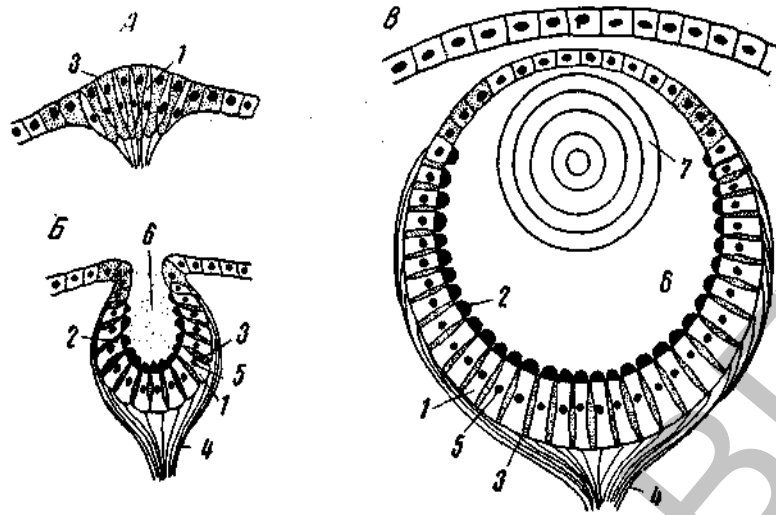


Рис. 114. Эпителиальные глаза гидромедуз (схема)
 А – глазное пятно; Б – глазная ямка; В – глазной пузырь; 7 – хрусталик;
 остальные обозначения, как на предыдущем рисунке (из Догеля)

За пределами сколецид и аннелид глаза этого типа встречаются редко. Сюда относятся, например, внутримозговые глазки *Amphioxus*, построенные по типу *Mesostomum*, и глаза личинок *Ceratopogon* (Diptera Heleidae), приближающиеся к типу *Planaria torva*. К этому же типу отчасти приближаются и несколько более сложные науплиальные глаза ракообразных. Эти примеры показывают, насколько легко подобные простые структуры независимо возникают в самых разнообразных группах животных.

Второй основной тип глаз – э п и т е л и а л ь н ы е г л а з а. Если не считать упомянутых выше разрозненных эпителиальных зрительных клеток Lumbricidae, наиболее простым глазом этого типа являются глазные пятна турбеллярий и медуз. Среди турбеллярий они встречаются у Acoela (*Otocelis rubropunctata*) и Macrostomida (*Microstomum*, *Alaurina*) и представляют парные скопления эпителиальных зрительных клеток, содержащих в своих базальных частях пигмент. Глаза эти лежат по бокам головы, и у микростомид связаны с мозгом. Тонкое их строение, к сожалению, неизвестно, но, по-видимому, одни и те же клетки являются и зрительными и пигментными. В глазных пятнах антормедуз (например, *Oceania*) и некоторых сцифомедуз (*Aurelia*) зрительные клетки лишены пигмента и чередуются с пигментными клетками (рис. 114, А); таким образом, глазные пятна медуз несколько совершенней глазных пятен турбеллярий. У турбеллярий эпителиальный тип глаз не получил дальнейшего развития, тогда как у медуз они развились дальше в глазные ямки, глазные бокалы и глазные пузыри. Впячивание эпителия глазного пятна в виде ямки (рис. 114, Б) создает для него лучшую защиту и в то же время первый шаг в сторону развития камерного глаза.

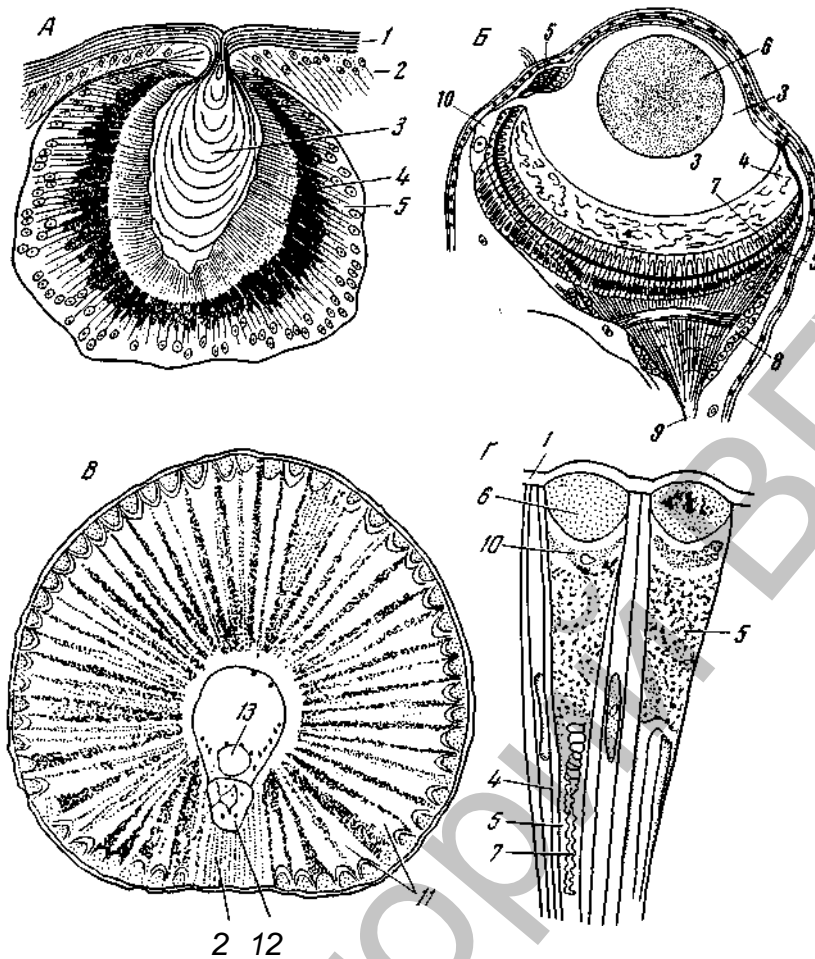


Рис. 115. Бокаловидные, пузыревидные и сложные глаза полихет

А – разрез через бокаловидный глаз *Eunice torquata*; Б – разрез через глаз *Alciopa cantrainii* (Phyllodoceomorpha); В – *Branchiomma* (Serpulimorpha), поперечный разрез через жаберную нить со сложным глазом; Г – такой же разрез, два отдельных глазка, сильно увеличены; 1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – стекловидное тело; 4 – пигментные клетки; 5 – сетчатка или ее отдельные клетки; 6 – хрусталик; 7 – палочки и другие световоспринимающие окончания; 8 – зрительный ганглий; 9 – зрительный нерв; 10 – клетка, выделяющая хрусталик или стекловидное тело; 11 – глазки сложного глаза; 12 – хрящевой тяж жаберной нити; 13 – кровеносный сосуд (из Н.А. Ливанова)

Когда ямка замыкается в пузырек (рис. 114, В), его наружная стенка утрачивает зрительные и пигментные клетки, а эпителий ее становится прозрачным, как и все вышележащие ткани. Пузырек обычно бывает заполнен студнем, образующим стекловидное тело. Иногда путем утолщения глазного пузыря образуется хрусталик. Таким образом, уже у медуз возникают основные диоптрические приспособления, свойственные камерным глазам высших животных. Из всех глаз медуз наиболее совершенное строение имеют некоторые из глаз *Charybdea*.

Совершенно аналогичные ряды развития представляют головные глаза полихет и моллюсков (брюхоногих и головоногих) и многие неголовные глаза сидячих полихет, пластинчатожаберных и брюхоногих. Головные глаза блуждающих полихет — бокаловидные (рис. 115, А; Amphinomidae) или пузыревидные; последние в большинстве случаев бывают снабжены хрусталиком. Высшей степени усложнения они достигают в пелагическом семействе Alciopidae и у некоторых Aphroditidae. У Alciopidae, наряду с совершенным диоптрическим аппаратом (рис. 115, Б), вырабатывается и способность аккомодации: под действием сократимых волокон хрусталик может приближаться к ретине и удаляться от нее под влиянием упругости глаза.

Наиболее совершенными глазами среди всех моллюсков, а также и среди всех беспозвоночных вообще, обладают высшие головоногие (Dibranchiata, рис. 116, Б). Внутренняя стенка глазного пузыря образует у них сетчатку, наружная спаивается с наружным эпителием, образует так называемое эпителиальное тело. Его центральная часть выделяет две половины сферического хрусталика; одна из них образуется за счет глазного пузыря, другая — за счет наружного эпителия. В периферической части эпителиального тела развиваются радиальные мышечные волокна — цилиарная мышца. Надвигающаяся на глаз диафрагмообразная складка пигментированной кожи образует радужину (iris); ее отверстие представляет зрачок, способный расширяться и суживаться под влиянием мышц-дилататоров и сфинктера. Кругом радужины образуется концентрическая ей вторая складка кожи, совершенно прозрачная. Она смыкается над радужиной, образуя роговицу и отграничивая переднюю камеру глаза. Иногда в роговице остается небольшое отверстие. У некоторых Octopoda дополнительные складки кожи образуют веки. Вокруг глазного яблока образуется хрящевая защитная капсула — склера, к которой прикрепляются глазодвигательные мышцы. Благодаря сокращению цилиарной мышцы хрусталик удаляется от сетчатки, и фокусное расстояние глаза укорачивается так, что глаз головоногого способен и к аккомодации. Детали гистологического строения не меньше свидетельствуют о совершенстве строения глаза головоногого, нежели его общий план строения. Глаза головоногих наглядно отражают необычайную высоту организации этой группы. Зрение головоногих, вероятно, очень близко к зрению позвоночных. Сходство в строении их глаз с глазами позвоночных поразительно, несмотря на совершенно иной способ развития большинства частей глаза и совершенно иной ход эволюции глаза. Это сходство представляет один из удивительнейших примеров конвергенции во всей сравнительной анатомии животных.

Глаза членистоногих, подобно головным глазам других трохофорных животных, в простейшем случае имеют форму эпителиальных бокалообразных глазков, но дальнейшее их развитие

резко расходуется с развитием головных глаз аннелид, онихофор и моллюсков.

Ближе всего к исходному типу стоят глазки многоножек, вроде *Julus* (Diplopoda, Proterandria) или *Lithobius*.

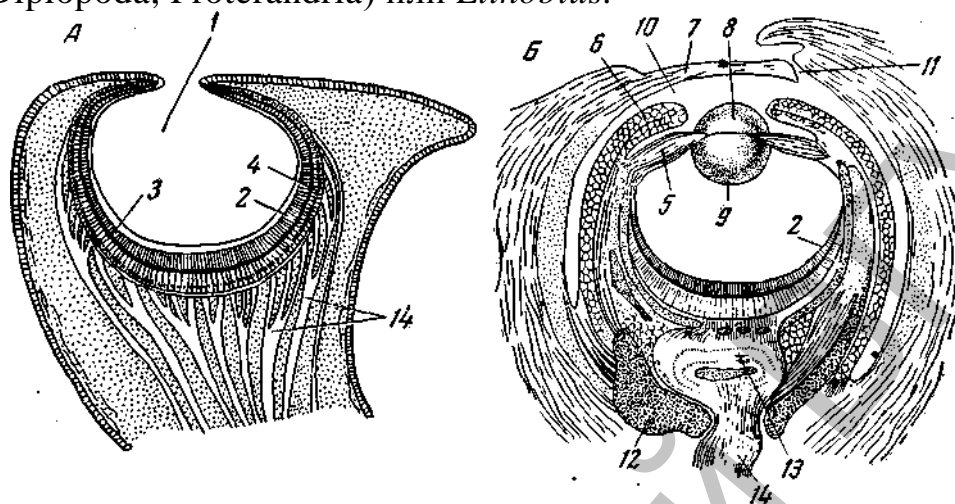


Рис. 116. Глаза головоногих

Продольный разрез через глаза: А – *Nautilus*; Б – *Sepia*; 1 – полость глазной ямки; 2 – слой зрительных палочек; 3 – пигментный слой; 4 – слой ретинальных клеток; 5 – эпителиальное тело; 6 – радужина; 7 – роговица; 8 – наружная половина хрусталика; 9 – внутренняя половина хрусталика; 10 – передняя камера глаза; 11 – ее отверстие; 12 – хрящевая оболочка глаза (склера); 13 – зрительный ганглий; 14 – зрительный нерв (из Lang)

Глаз *Lithobius* (рис. 117, А) представляет бокал, образованный эпителиальными клетками; тела их содержат пигмент, апикальные стороны клеток, обращенные к оси глаза, выстланы слоем световоспринимающих палочек. Центральные отростки зрительных клеток отходят от их базальных концов не прямо по оси клетки, как это обычно бывает у других животных; место их отхождения сдвинуто по направлению к дну глазного бокала. Кутикула наружной кожи над входом в глазной бокал образует чечевицеобразное утолщение – **к о р н е о л у**, которая, однако, не заполняет собой всю полость глазного бокала. Под ее основание вдвигаются отдельные эпидермальные клетки. Остальная часть полости бокала занята мало дифференцированным стекловидным телом. Среди насекомых весьма сходными глазками обладает личинка плавунца (*Dytiscus*) (рис. 117, Б). У *Scutigera* многочисленные глазки группируются в пару сложных глаз. Каждый из глазков или омматидиев, взятый в отдельности (рис. 117, В), напоминает глаза *Lithobius*, но обладает меньшим числом клеток; зрительные (ретинальные) клетки располагаются в два яруса. Стекловидное тело укоротилось, так что ретинальные клетки базального яруса сталкиваются между собой своими палочковыми слоями. В то же время стекловидное тело приобретает более обособленный,

дифференцированный характер. Корнеола всегда подостлана корнеагенными клетками.

В омматидиях сложного глаза *Lepisma* (Thysanura; рис. 117, Г) происходит сближение также и верхнего яруса зрительных клеток; вместо стекловидного тела развивается кристаллический конус, всецело расположенный между верхним ярусом зрительных клеток и хрусталиком и выделяемый особыми клетками из числа корнеагенных. Омматидии тараканов, например *Periplaneta*, также имеют еще два яруса зрительных клеток и отличаются от омматидиев *Lepisma* главным образом более вытянутой и более компактной формой и более совершенным развитием кристаллических конусов (рис. 117, Д).

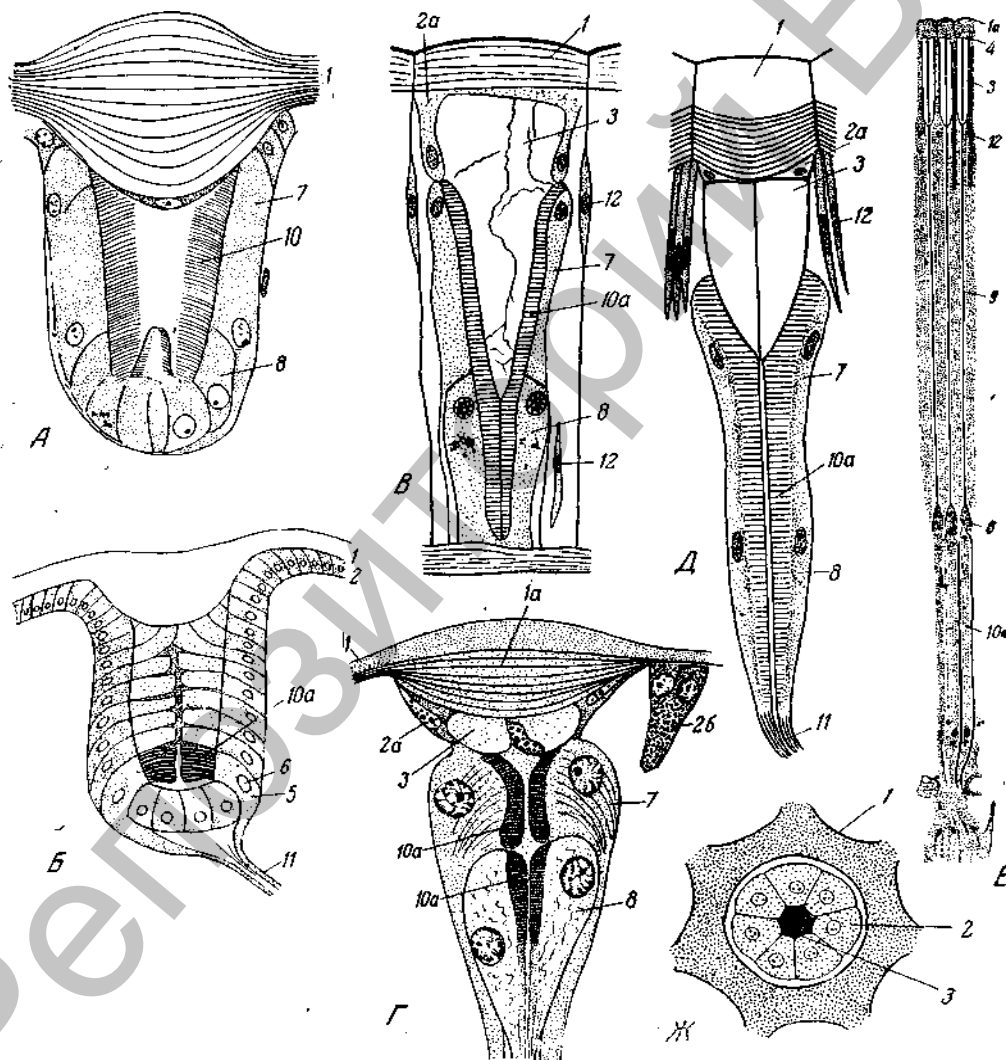


Рис. 117. Бокаловидные глаза многоножек и личинок насекомых (археоммы) и переход от них к омматидиям сложного глаза

А – археомма *Lithobius* (Chilopoda); Б – археомма личинки *Dytiscus* (Goleoptera); омматидий сложного глаза: В – *Scutigera* (Chilopoda); Г – *Lepisma* (Thysanura); Д – *Periplaneta* (Blattoidea) Е – *Macroglossa* (Lepidoptera); 1 – кутикула; 1а – корнеолы; 2 – гиподерма; 2а – корнеагенные клетки; 2б – гиподермальные

пигментные клетки; 3 – клетки хрустального конуса; 4 – ядра клеток хрустального конуса; 5 – зрительные клетки; 6 – ядра зрительных клеток; 7 – дистальные зрительные клетки; 8 – проксимальные зрительные клетки; 9 – дистальная, нитевидная часть ретинулы; 10 – палочковый слой; 10а – рабдом; 11 – нервные отростки зрительных клеток; 12 – ядра пигментных клеток (рисунки заимствованы из Hesse); Ж – схематический поперечный разрез омматидия на уровне рабдома; 1 – пигментные клетки; 2 – зрительные клетки (ретинула); 3 – рабдом (из Imms)

Вообще у низших насекомых еще преобладает двухъярусное расположение зрительных клеток, у высших насекомых (рис. 117, Е) – обычно остается лишь один ярус. Число элементов ретинулы¹ строго фиксируется (у насекомых чаще всего 7); радиальное расположение зрительных клеток и принадлежащих им рабдомеров (рис. 117, Ж) позволяет омматидию, как принято думать, различать направление плоскости поляризации света, падающего на сложный глаз. Так же фиксировано и число всех остальных клеток омматидия. Между отдельными омматидиями обычно бывают прослойки из пигментных клеток.

При интеграции множества простых глазков (а р х е о м м) в один сложный глаз в них происходит уменьшение числа элементов, они подвергаются упрощению и специализации и превращаются в омматидии, с первого взгляда весьма отличные от исходных бокалообразных глазков. Зрительные клетки омматидиев сильно вытянуты вдоль оси глаза, центральные отростки отходят от их проксимальных концов, так что создается впечатление, что рабдомер образуется на боковой стороне клетки. Часто так и говорят. В действительности же та сторона клетки, на которой располагается рабдомер, является ее апикальной поверхностью, базальные поверхности клеток обращены к периферии омматидия, а центральные отростки отходят от проксимального бока клеток (проксимального по отношению к дну того глазного бокальчика, из которого развился омматидий) (рис. 117).

Следует подчеркнуть чрезвычайную близость в строении сложных глаз насекомых и ракообразных. Не существует, по-видимому, признаков, которые всегда позволяли бы отличать одни от других. В какой-то мере это одинаковое устройство глаз унаследовано от общих предков, но в значительной мере оно развилось в обоих классах параллельно.

13.6. Вопросы для самоконтроля

1. Основные типы чувствительных клеток беспозвоночных.
2. Низшие органы чувств.
3. Органы статического чувства.

¹ Ретинулой называется совокупность зрительных клеток одного омматидия.

4. Осязательные волоски членистоногих.
5. Строение и значение сколопофоров.
6. Строение и функции органов слуха.
7. Строение и функции органов зрения.

Репозиторий ВГУ

ТЕМА 14

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

14.1. Пищеварение у губок и кишечнополостных

Основная часть каждого пищеварительного аппарата – пищеварительный отдел кишечника, образованный за счет центрального фагоцитобласта.

Губки обособленного пищеварительного органа не имеют, а потому о пищеварительном аппарате губок, в настоящем смысле слова, говорить не приходится. Правда, у губок существует ирригационный аппарат – сложная система каналов, выстланных пинакоцитами и приводящих воду и пищу к жгутиковым камерам и отводящих воду от этих камер. Однако жгутиковые камеры – не кишечник и не части кишечника, и весь ирригационный аппарат не гомологичен никаким частям пищеварительного аппарата других животных. Это образование *suigeneris*, свойственное одним губкам. И лишь с чисто физиологической точки зрения можно сказать, что ирригационный аппарат, приводящий пищу внутрь тела, наряду с множеством других функций, выполняет и функцию своеобразного пищеварительного аппарата губок, в котором, однако, центральное звено – кишечник – отсутствует.

Пищеварительный аппарат большинства гидроидных полипов и наркомедуз состоит из одного пищеварительного отдела, представляющего мешок, образованный амебоидным эпителием и открывающийся наружу ротовым отверстием. Осложнения в его строении встречаются у крупных полипов и, очевидно, связаны с необходимостью увеличения удельной поверхности энтодермы при больших размерах тела. Так, у крупных видов *Corymorpha* и *Tubularia* гастральная полость стебля гидранта разбивается на продольные, анастомозирующие каналы (рис. 118, В), залегающие в заполняющей ткани, по-видимому также фагоцитобластического происхождения. Наиболее сложна и вполне своеобразна система энтодермальных каналов у дисконант.

У *Myriothela* увеличение поверхности энтодермы достигается совершенно иначе – путем образования кишечных ворсинок (рис. 118, Г); они имеются и у гастрозоидов *Physalia*. Таким образом, у гидрополипов встречаются лишь отдельные, разнообразные, явно вторичные осложнения пищеварительного аппарата. В отличие от этого, в вышестоящих классах кишечнополостных, а также у гидромедуз мы находим закономерные ряды осложнения пищеварительного аппарата, развертывающиеся на протяжении больших групп; во всех случаях мы видим расчленение пищеварительного аппарата на центральный отдел и периферический, причем последний несет наряду с функцией пищеварительной также и функцию распределения.

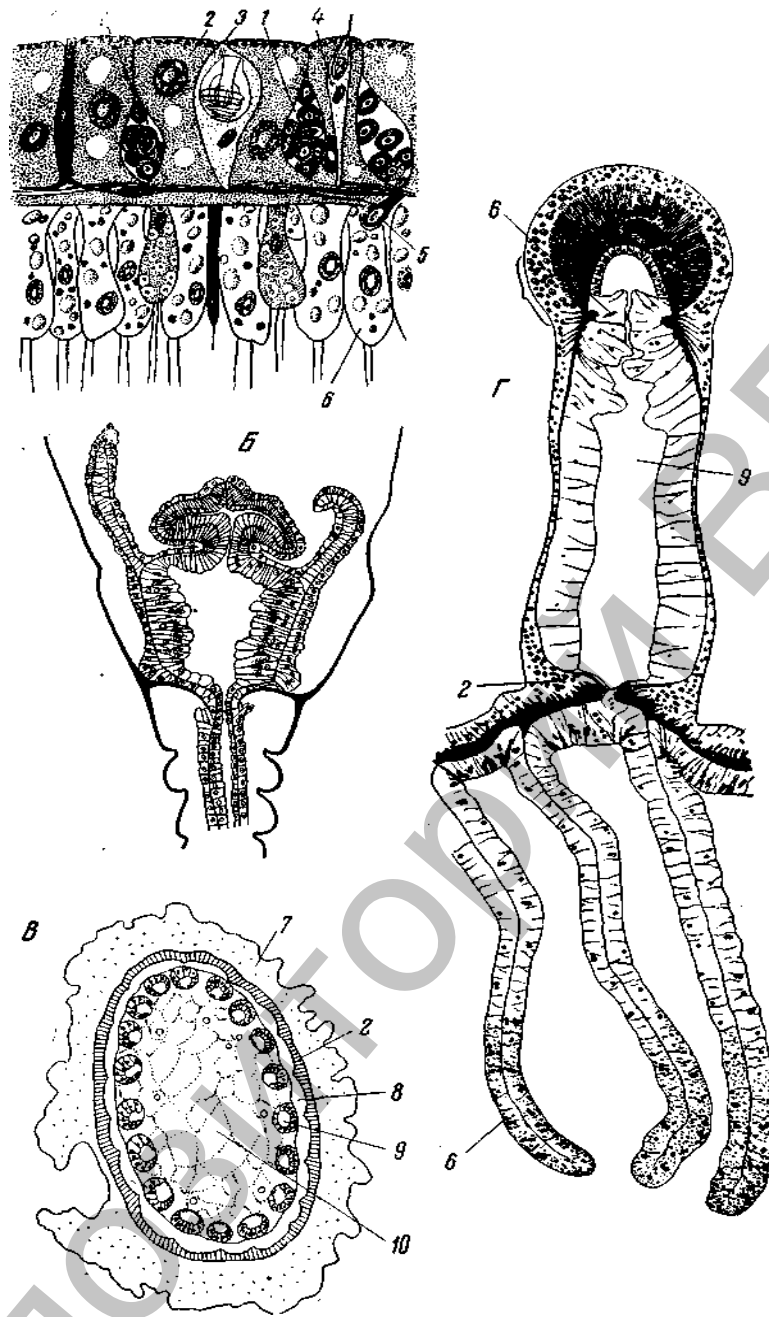


Рис. 118. Фагоцитобласт Hydrozoa

А – схематический разрез через стенку тела *Hydra*; черным изображены чувствительные и нервные клетки (по Schulze); Б – продольный разрез через гидранта *Laomedea flexuosa* (по Kuhn); обратить внимание на разницу в строении энтодермы головки гидранта, энтодермы ценосарка и щупальцевой энтодермы (превращенной в опорную ткань); В – поперечный разрез через стебель *Corymorpha nutans*; Г – такой же разрез через часть стенки гидранта *Myriothela penola* с ворсинками энтодермы и полым головчатым щупальцем (из W.J. Rees); 1 – интерстициальные клетки, частично на пути превращения в книдобласты; 2 – эктодерма; 3 – книдобласт (пенетранта); 4 – материнская клетка (книдобласт) глитинанты, расположенная внутри эктодермальной клетки; 5 – интерстициальная клетка, проникающая в эктодерму; 6 – энтодерма; 7 – перисарк; 8 – мезоглея; 9 – каналы энтодермы; 10 – паренхимная ткань энтодермального происхождения

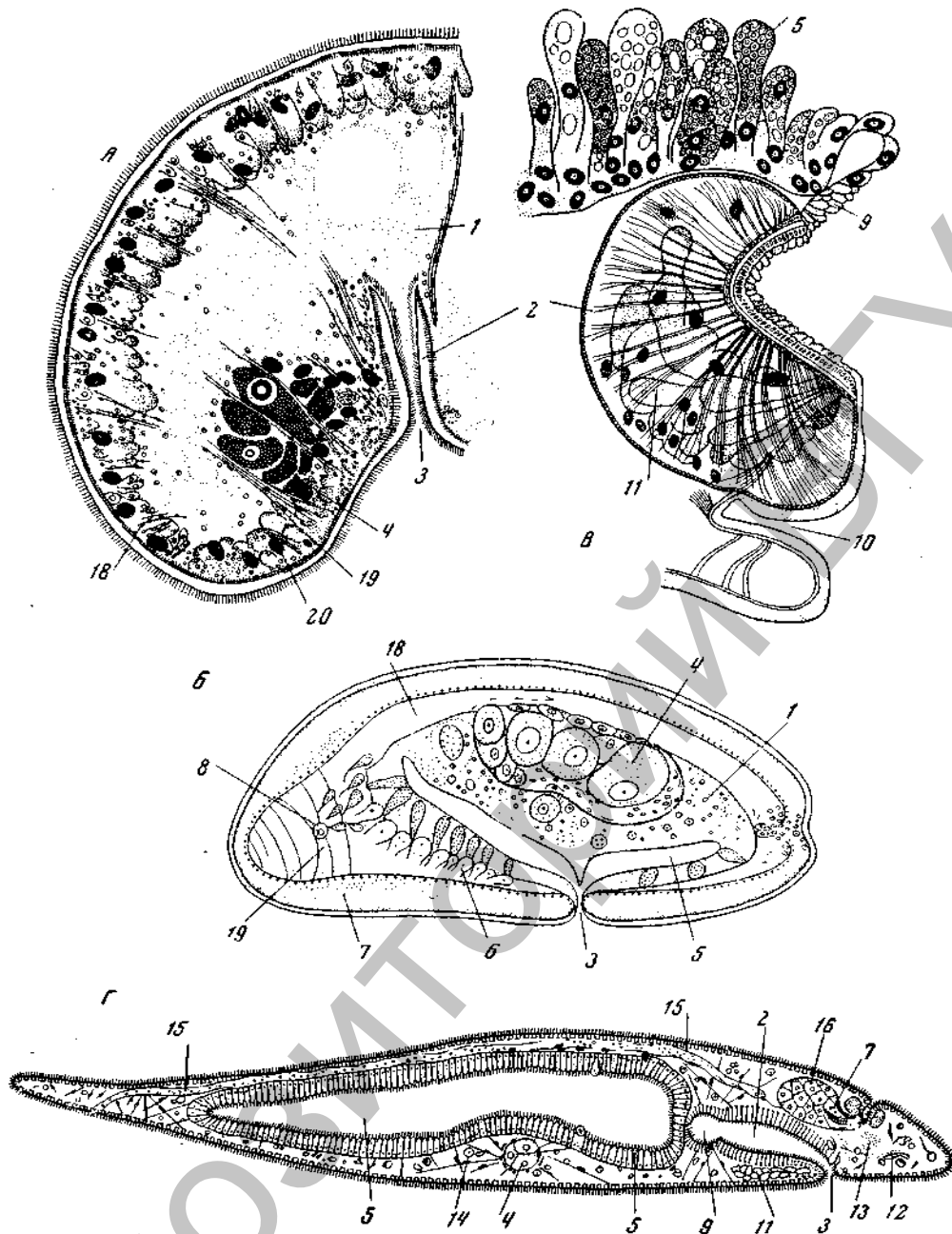


Рис. 119. Фагоцитобласт турбеллярий

А – *Convoluta convoluta* (Acoela), часть поперечного разреза в области глотки (по Graff); Б – *Nemertoderma bathycola*, сагиттальный разрез (по Westblad); В – *Mesostoma ehrenbergii* (Rhabdocoela), половина глотки и часть кишечной стенки в разрезе; кишечный эпителий состоит из амeboидных (пищеварительных) и железистых клеток; у сильно наевшихся животных эпителий может сливаться в синцитий, кишечная полость при этом исчезает (по Graff); Г – *Stenostomum* (Notandropora), сагиттальный разрез одиночной особи; кишечный эпителий состоит из мерцательных клеток (абсорбирующих), неспособных к фагоцитозу (Kerper, Garter, Hesse); 1 – пищеварительный синцитий; 2 – глотка; 3 – рот; 4 – яичник; 5 – кишечник; 6 – железистые клетки; 7 – кожное нервное сплетение; 8 –статоцист; 9 –пищевод; 10 – глоточный карман; 11 – глоточные железы; 12 – передняя петля протонсфридия; 13 – мозг; 14 – фагоцит периферического фагоцитобласта; 15 – протонсфридий; 16 – семенник; 17 – пенис; 18 – периферическая паренхима; 19 – дорсовентральные мышцы; 20 – зооксантеллы

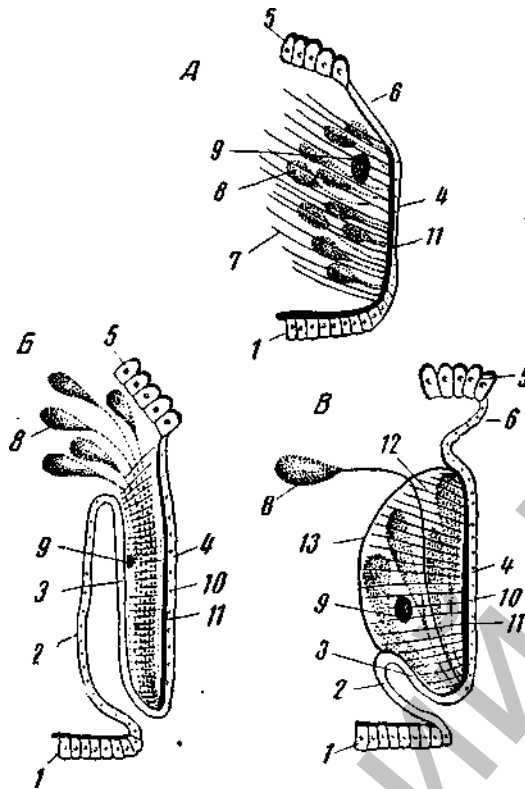


Рис. 120. Основные типы строения глотки турбеллярий.

Схематические продольные разрезы:

А – через простую глотку; Б – складчатую глотку; В – массивную глотку (по Graff); 1 – эпителий кожи глоточного кармана (2); 3 – наружный эпителий глотки; 4 – внутренний эпителий глотки; 5 – эпителий средней кишки; 6 – пищевод; 7 – дилаторы простой глотки; 8 – глоточные (слюнные) железы; 9 – глоточное нервное сплетение;

10 – внутренние кольцевые мышцы глотки; 11 – внутренние продольные мышцы глотки; 12 – радиальные мышцы глотки; 13 – пограничная пластинка, отграничивающая массивную глотку от паренхимы. На всех фигурах показана только половина глотки (ср. рис. 121, 2)

Поэтому пищеварительный аппарат кишечнополостных и обозначается обычно как гастроваскулярный аппарат. Периферическими его отделами являются каналы медуз и гребневиков и радиальные камеры Anthozoa. Другим осложнением строения пищеварительного аппарата высших кишечнополостных является образование глотки у Anthozoa и Ctenophora. Глотка представляет заворот эктодермы, вдающийся в виде трубки внутрь тела, так что кишечник примыкает к ее внутреннему концу. Отверстие кишечника, или энтеростом, перестает быть наружным ртом и становится лишь сообщением между глоткой и кишечником. Наружным ртом становится наружное отверстие глотки. Кишечный аппарат перестает быть чисто фагоцитобластическим производным. Его энтодермальная (фагоцитобластическая) часть получает с этого момента название средней кишки; вновь образованная эктодермальная часть,

глотка, представляет собой переднюю кишку. Возникновение глотки с ее мощной мускулатурой и глоточным отделом нервного аппарата ведет к значительному усилению глотательной функции.

14.2. Возникновение пищеварительной системы у плоских червей

Среди турбеллярий у ряда Асоела глотка полностью отсутствует, как у гидроидов. В пределах отряда Асоела мы наблюдаем все ступени развития трубчатой глотки, от ничтожного заворота до длинной эпителиальной трубки, снабженной кольцевой, продольной и радиальной мускулатурой и множеством одноклеточных желез. Глотка такого типа, известная под именем простой глотки (*pharynx simplex*) (L. Graff), помимо кишечнополостных и бескишечных турбеллярий, свойственна и другим низшим отрядам турбеллярий (рис. 119, Г), а также всем немертинам, и является прототипом, из которого развиваются все виды передней кишки.

Сложной глоткой называют глотку, расчлененную на два отдела: глоточный выступ и глоточное влагалище (рис. 120). Сложная глотка бывает двух типов: складчатая глотка (*pharynx plicatus*) и массивная глотка (*pharynx bulbosus*). Складчатая глотка имеет мощный кольцевой выступ, вдающийся во влагалище, снабженный сильной мускулатурой и способный высовываться из ротового отверстия, хватать, обволакивать и высасывать добычу. Такая глотка свойственна Polyclada, Triclada и части Alloeocoela; аналогичные ей образования встречаются у улиток (плеврэмболический хобот *Prosobranchia*).

Массивная глотка (рис. 120, В) имеет меньший и менее подвижный выступ, но главное ее отличие заключается в наличии пограничной пластинки, ограничивающей тело глотки от паренхимы.

Благодаря этому глотка представляет массивное тело, состоящее из мышц и желез, муфтообразно окружающее переднюю кишку. Железы открываются на глоточном выступе. Благодаря наличию ретракторов и протракторов глотка обладает подвижностью и хватательный ее выступ может высовываться из наружного ротового отверстия. Такая глотка также является мощным глотательным и сосательным органом. Она свойственна части Alloeocoela, почти всем Rhabdocoela, всем темноцефалидам, сосальщикам и в несколько измененном виде — немателльминтам: гастротрихам, нематодам киноринхам; еще сильнее изменена глотка коловраток, снабженная своеобразным жевательным аппаратом.

У ряда триклад (виды *Crenobia*, *Phagocata*, *Digonopyla*) происходит увеличение числа глоток (полимеризация). Наземная триклада *Digonopyla* имеет свыше 100 глоток и до 63 ротовых отверстий.

У кишечнорастворных и плоских червей рот служит как для введения пищи в кишечник, так, обычно, и для выведения непереваренных остатков наружу. Однако у очень многих кишечнорастворных он не является единственным сообщением кишечника с наружной средой. Мы уже упоминали о подошвенной поре гидры и о поровых каналах акрогастера гребневиков. Последние у *Mnemiopsis* (Lobifera), питающейся мелко дисперсной пищей, используются для дефекации, хотя ни в какой мере не гомологичны анальным отверстиям кого бы то ни было из Bilateria.

Из других кишечнорастворных дополнительные сообщения кишечной полости с наружной средой описаны для некоторых гидромедуз, например для *Tima pellucida* и *Zygodactyla rosea*, имеющих поры, ведущие из кольцевого канала наружу и открывающиеся на бугорках, между щупальцами и парусом. У *Aequorea* такие поры служат для выделения мелких непереваренных частиц. Актинии также имеют кишечные поры, ведущие из радиальных камер наружу. Этим порам иногда приписывают экскреторное значение; для дефекации они во всяком случае не служат. У некоторых морских перьев оба медиальных главных канала, являющиеся продолжением гастральной полости первичного полипа, открываются на базальном конце стебля тонкими порами наружу.

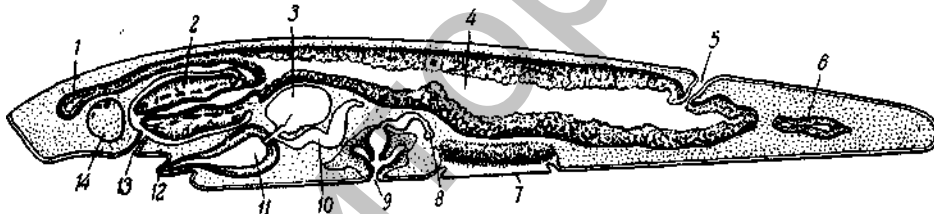


Рис. 121. *Leptoteredra maculata* (Polyclada), сагиттальный разрез.

Турбеллярия с единственной кишечной порой, напоминающей анальное отверстие

1 – передняя непарная ветвь кишечника; 2 – глотка; 3 – вместилище секрета (vesiculae granulorum) придаточной мужской железы; 4 – главная кишка; 5 – анальная пора; 6 – одна из задних ветвей кишечника; 7 – присоска; 8 – женский половой канал; 9 – женское половое отверстие; 10 – семенной пузырь; 11 – мужской совокупительный орган; 12 – кончик пениса; 13 – наружный рот; 14 – мозг (из Eresslau)

Такого же рода поры, как у кишечнорастворных, встречаются и у плоских червей. У некоторых поликлад многие ветви кишечника открываются наружу порами (*Yungia*, *Cycloporus*), которые, однако, не несут анальной функции. У *Leptoteredra* (рис. 121) сохраняется единственная «анальная пора», которая открывается одним концом в заднюю оконечность главной кишки, другим – наружу, дорсально. Функция этого отверстия также неизвестна, но чисто анатомически оно

вполне сходно с анальными отверстиями высших сколецид. То же явление встречается и среди Digenea. У некоторых сосальщиков обе главные ветви кишечника открываются наружу каждая отдельным отверстием (*Schistorchis carneus* и *Diploproctodaeum haustum*) или даже одним общим (*Opecoelus sphaericus*).

14.3. Происхождение анального отверстия

У коловраток кишечник, открывается в конечный отдел выделительного аппарата, обращенный, таким образом, в клоаку. Этим термином обозначают общий выводной проток кишечника, выделительного аппарата и полового аппарата у всех животных, где такой проток встречается. Анальным отверстием является у коловраток клоакальное. Сообщение между кишечником и выделительным аппаратом является, несомненно, новообразованием, и анальное отверстие коловраток к кишечным порам поликлад никакого отношения не имеет, представляя, однако, принципиальное сходство с теми Digenea, у которых кишечник открывается в мочевою пузырь (*Chaunocephalus* и др.); сходство это является результатом параллелизма в развитии сравнительно далеких друг от друга групп. Так или иначе, очевидно, что анальное отверстие коловраток не гомологично таковому гастротрих или нематод; мало того, даже в пределах одного класса гастротрих анальные отверстия двух его отрядов Chaetonotoidea и Macrodasyoidea, вряд ли гомологичны между собой. Обобщая, можно сказать, что анальные отверстия высших классов сколецид не только возникли в разных классах самостоятельно, но в ряде случаев и морфологически не гомологичны друг другу. Этот вывод необходимо подчеркнуть ввиду того, что большинство зоологов молчаливо признает анальные отверстия всех Bilateria гомологичными. Уже в пределах типа Scolecida это положение оказывается неверным. Столь же несомненно, что рот и анальное отверстие всех трохофорных животных не гомологичны рту и какому-либо из типов анальных отверстий низших червей, а представляют собой продукты дифференцировки единого первичного рта, гомологичного рту кишечнополостных и напоминающего щелевидный рот актиний или гребневиков. Из всего, что мы знаем о развитии трохофорных животных, вытекает, что они выводятся из таких радиальных форм, которые уже обладали щелевидным ртом, а следовательно, и эпителизованным кишечником. В соответствии с этим стоит наличие чувствительных клеток в эпителии кишечника аннелид и моллюсков. Косвенно в пользу первичности эпителиального кишечника у Trochozoa говорит и то обстоятельство, что передвижение пищи в кишечнике наиболее примитивных моллюсков совершается всецело при помощи мерцательного эпителия кишечника, без участия мускулатуры. Таким образом, трохофорных животных приходится выводить из животных, значительно более высоко организованных, нежели

те планулообразные существа, из которых мы выводим низших червей. Сколециды и трохофорные животные представляют группы, хотя родственные и во многом параллельные между собой, но стоящие друг от друга значительно дальше, нежели это часто принято думать.

Если рот всех трохофорных животных не гомологичен рту сколецид, то и эктодермальная передняя кишка, образующаяся у всех трохофорных животных в связи с этим ртом, не может быть полностью гомологична передней кишке кишечнополостных и сколецид, охватывающей весь первичный рот, а не одну его переднюю часть.

Разнообразные глотки трохофорных животных, по своему строению иногда очень напоминающие массивные или складчатые глотки сколецид, никогда не являются точными гомологами этих последних: это образования гомотипные, т.е. построенные по одному общему плану, но не гомологичные, так как в понятие гомологии, помимо гомотипии двух частей, входят и их одинаковые связи, топографические и онтогенетические, с остальными частями организма.

Точно так же и эктодермальная задняя кишка трохофорных животных не гомологична задней кишке сколецид (нематод, коловраток и т.д.), не имеющей никакого отношения к первичному рту.

В архитектурной части мы уже отмечали, что по природе своего ротового отверстия вторичноротые стоят ближе к сколецидам, чем к трохофорным животным; насколько можно судить, рот низших вторичноротых гомологичен первичному рту кишечнополостных и сколецид, а анальное отверстие, как и у этих последних, является новообразованием. Хотя онтогенетически бластопор вторичноротых и переходит в анальное отверстие, такой способ развития является, как мы видели, вторично видоизмененным, а анальное отверстие этих животных морфологически представляет собой не дериват бластопора, а действительно новообразование. Таким образом, эктодермальная передняя кишка вторичноротых вполне может быть гомологична таковой кишечнополостных и сколецид; разумеется, об унаследовании ее от общих со сколецидами предков, о гомологии, вряд ли в данном случае может быть речь, и, говоря о гомологии, я имею здесь в виду только морфологическое соответствие, гомоплазию. Действительно, даже если допустить, что вторичноротые унаследовали эктодермальную переднюю кишку от кишечнополостных предков, у сколецид эктодермальная глотка, как мы видели, является собственным приобретением. Точно так же и анальное отверстие вторичноротых, если оно и сходно по способу образования с таковыми некоторых сколецид (например, немертин), то филогенетически оно, очевидно, возникло совершенно самостоятельно.

Заметим, что хорошо развитая эктодермальная передняя кишка имеется только у личинок иглокожих. У личинок кишечножаберных эктодермальная часть передней кишки слабо развита. Задняя кишка ни у

тех, ни у других почти не выражена. У взрослых иглокожих и кишечножаберных почти весь кишечник построен из энтодермы.

У некоторых *Bivalvia* встречается любопытное явление – разделение ротового отверстия на два симметричных, из которых каждое принимает приводящие борозды губных щупалец своей стороны. Подобное частичное зарастание рта, с образованием нескольких периферических вводных отверстий встречается и у некоторых других животных, питающихся мелкодисперсной пищей, захватываемой при помощи слизисто-мерцательных приспособлений, например среди сцифомедуз – у взрослых *Aurelia*. Среди двустворчатых такое строение выработали некоторые виды *Lima* (сем. *Limidae*) и, независимо от них, *Spondylus setosus* (сем. *Pectinidae*). Совершенно ясно, что об унаследовании раздвоенного рта от общих предков в данном случае не может быть и речи, и мы имеем перед собой необычайно наглядный пример филогенетического параллелизма.

14.4. Особенности пищеварения беспозвоночных

Что касается способа пищеварения, то некоторые *Bilateria* и за пределами плоских червей сохранили внутриклеточное переваривание пищи, которое мы видели у губок и у большинства турбеллярий. Прав был Мечников, утверждая, что полостное пищеварение является позднейшим приобретением; мало того, мы можем теперь утверждать, что это приобретение было независимо сделано высшими представителями различных стволов *Metazoa*. Напомним, что уже в пределах турбеллярий мы видели переход от чисто внутриклеточного пищеварения большинства форм к чисто полостному у *Microstomidae* и *Stenostomidae*. Из других сколецид у коловраток первая стадия пищеварения протекает в полости желудка, за счет секрета пищеварительных желез, вторая фаза – в пищеварительных вакуолях синцитиальной стенки желудка. У нематод пищеварение чисто полостное.

Большинство членистых имеет чисто полостное пищеварение, но у пиявок, у всех изученных в этом отношении хелицероных [*Xiphosura*, скорпионы, клещи, сенокосцы, пауки и т.д.] и у *Pantopoda* заключительные фазы пищеварения разыгрываются внутриклеточно, у хелицероных – в клетках эпителия «печеночных» отростков средней кишки.

Чисто внутриклеточное пищеварение большей частью возможно только у животных, питающихся мелкодисперсной пищей, каждая частица которой доступна для захвата ее фагоцитирующими клетками потребителя. В силу этого чисто внутриклеточное пищеварение или приближающееся к такому мы встречаем у многих микрофагов, т.е. животных: 1) питающихся наннопланктоном; 2) соскребающих обрастания из одноклеточных водорослей с поверхности твердых предметов; 3) собирающих мелкие пищевые частицы из состава рыхлых грунтов

водоемов и т.п. Так, чисто внутриклеточным пищеварением обладают питающиеся наннопланктоном плеченогие (доказано для *Lingula*), Phoronidea и мшанки. Почти чисто внутриклеточное пищеварение свойственно Bivalvia и низшим Gastropoda. Множество разнообразных фактов говорит в пользу того, что первичные моллюски обладали жизненной формой, близкой к таковой современных низших Aspidobranchia, вроде Fissurellidae. Это должны были быть малоподвижные, покрытые раковиной животные, с плоской ползательной подошвой, обскребающие при помощи радулы поверхность скал и питающиеся микроорганизмами обрастаний. Пища эта подвергалась в желудке сортировке, и более мелкие частицы мерцательными движениями эпителия стенок загонялись в слепые придатки («печень»), где и подвергались внутриклеточному пищеварению.

У *Fissurella* заглатываемые пищевые частицы еще в пищеводе облекаются в слизь и в желудок поступают в составе слизистого шнура, от которого там отлипают. Желудок имеет три функционально различные области: 1. Сортировочное поле, покрытое ресничками и образующее сложную систему складок и борозд. Попавшие сюда крупные частицы загоняются в предкишечную борозду желудка и оттуда – в кишку; наоборот, мелкие частицы остаются во взвешенном состоянии в желудке, подвергаясь воздействию пищеварительных ферментов слюны, а затем загоняются в печень, где фагоцитируются клетками ее эпителия и проходят вторую, внутриклеточную фазу переваривания. В области сортировочного поля в просвет желудка проникает множество амебоцитов крови, также фагоцитирующих мелкие пищевые частицы. 2. Кутяк улитярный желудочный щит, покрывающий одну из стенок желудка, и 3. Мешок протостилья, примыкающий к предкишечной борозде и отделенный от кишки продольными складками. В нем помещается протостиль, палочка из уплотненной слизи, облепленная фекалиями (крупные частицы, отброшенные сортировочным полем, и непереваренные остатки, поступающие из печени).

Протостиль вращается работой ресничек своего мешка и, этим самым, втягивает из пищевода в желудок слизистый шнур с пищей, с которым он соединен своим передним концом. Хорошо развитая тонкая кишка не участвует в пищеварении или абсорбции пищи, а служит для формирования испражнений и обволакивания их плотной слизью. Это очень существенно для улиток, у которых анус открывается в мантийную полость, в соседстве с жабрами, загрязнения которых надо избежать. У некоторых микрофагов из Prosobranchia Pectinibranchia и у большинства Bivalvia протостиль превратился в настоящий хрустальный столбик, плотный, прозрачный, не включающий фекалий и не связанный с фекальным шнуром кишки. Хрустальный столбик, продукт выделения своего мешочка, представляет студенистое образование, состоящее из

белков (глобулинов) с адсорбированными к ним ферментами, главным образом амилазой, но у ряда форм также и целлюлазой. Последняя имеется не только у *Tered*, но и у *Ostrea*, *Mytilus* и других фильтраторов, а также и у некоторых обладающих хрустальным столбиком улиток. К поверхности столбика прилипают и пищевые частицы. Хрустальный столбик непрерывно вращается под влиянием ресничного эпителия своего мешка. Конец его, попадая в щелочную среду желудка, постепенно растворяется и освобождает ферменты, благодаря которым переваривается крахмал и другие углеводы пищи, а также, что особенно важно, клеточные оболочки многих водорослей. Свободных протеаз в кишечнике нет.

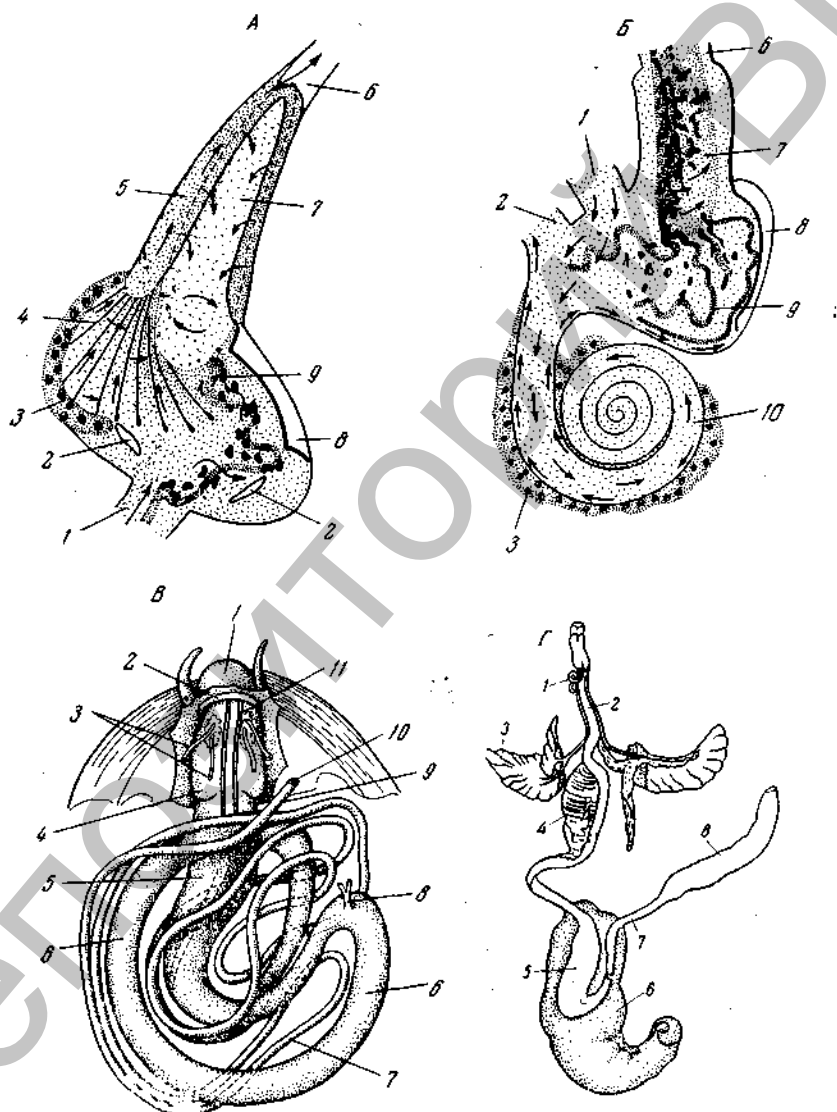


Рис. 122. Кишечник улиток

Схема строения желудка: А – Pissurellidae (Prosobranchia Rhipitloglossa); Б – Trochidae и Haliotidae (Prosobranchia, Rhipidoglossa): 1 – пищевод; 2 – место впадения протоков печени; 3 – фагоциты; 4 – сортировочное поле желудка; 5 – бороздка кишки; 6 – тонкая кишка; 7 – протостиль; 8 – желудочный щит; 9 – слизистый шнур с прилипшей к нему пищей; 10 – слепой придаток желудка (спиральный мешок) (по J.E. Morton); В – *Patella* (Prosobranchia Docoglossa): 1 – морда;

2 – церебральная комиссура; 3 – протоки слюнных желез; 4 – буккальный карман; 5 – зоб; 6 – желудок; 7 – кишка; 8 – проток печени; 9 – прямая кишка; 10 – анальное отверстие;

11 – глотка с отходящим от ее передне-дорсальной части и налегающим на нее пищеводом (из А.В. Иванова); Г – *Ranella* (Pectinibranchia Taenioglossa): 1 – мешок радулы; 2 – пищевод; 3 – слюнные железы; 4 – зоб (расширение передней кишки); 5 – желудок; 6 – печень, два места впадения ее в кишечник отмечены кружочками; 7 – средняя кишка; 8 – задняя кишка (из Lang).

Общим предкам брюхоногих и двустворчатых можно приписать самое большое – протостиль, как у Fissurellidae и Protobranchia, и развитие его в настоящий хрустальный столбик, очевидно, происходило в обоих классах параллельно и независимо; к тому же среди Gastropoda этот процесс независимо разыгрывался в нескольких группах. Очевидно самостоятельно возник хрустальный столбик и у *Neopilina* (Tryblidiida).

У многих Rhipidoglossa (Haliotidae, Trochidae и др.) задняя часть желудка образовала плоский, спирально свернутый придаток, в который втянулось сортировочное поле (рис. 122, Б).

Первичная фитофагия сохраняется у ряда Pectinibranchia. Такова *Aporrhais pespelicani*, собирающая растительные остатки в поверхностных слоях грунта; желудок ее снабжен хрустальным столбиком и сортировочным полем и в общем поразительно напоминает желудок многих пластинчатожаберных.

Некоторые из первично травоядных Pectinibranchia перешли к добыванию пищи при помощи фильтрации, привлекая воду движением ресниц мантийной полости, главным образом – сильно увеличенного ктенидия. Относящиеся сюда формы, например *Struthiolaria* или *Crepidula*, также имеют хрустальные столбики и внутриклеточное пищеварение.

У хищных Stenoglossa желудок упрощен: сортировочное поле, предкишечная борозда, столбик и щит исчезли или представлены рудиментами. Зато усложнились буккальная масса, хобот и железы пищевода. Хрустальный столбик среди Stenoglossa известен только у *Nassarius*, который питается грунтом.

Большинство Pulmonata и Opisthobranchia также утратили микрофагию и связанное с нею сложное строение желудка. Реснично-слизистый механизм передвижения пищи по кишечнику, преобладающий у двустворчатых и низших улиток, заменен у них перистальтикой кишечной мускулатуры.

Однако, среди примитивных легочных *Otina* имеет следы сортировочных складок и столбикового мешка с протостилем; у ряда других форм сохранился рудимент слепого придатка желудка, а у *Limnea* он частично сохранил и сортирующую роль. У многих легочных разрастанием желудочного щита образовался мышечно-кутикулярный отдел желудка.

У Opisthobranchia Tectibranchia мышечный зуб, кроме кутикулы, вооружен известковыми зубами. Однако он образован задней частью пищевода и не гомологичен мышечному желудку легочных. У *Phillne* и *Haminea* он растирает детрит, у *Scaphander* – давит заглоченные раковинки двустворчатых. Желудок *Haminea* имеет рудименты сортировочных складок и щита. У многих Tectibranchia от желудка остается лишь узкое место соединения пищевода, печеночных протоков и кишки. У *Aplysia* и некоторых доридид имеется рудимент столбикового мешка, а у *Symbnlia* – настоящий хрустальный столбик наряду с жевательным зубом.

В целом брюхоногие представляют все переходы от почти чистого внутриклеточного пищеварения к чисто полостному. У плотоядных форм (*Muricidae*, *Vuccinidae* и другие) протеолитические ферменты выделяются «слюнными» железами и рядом других желез. Печень брюхоногих несет сложные функции: если в более примитивных случаях ее клетки, подобно клеткам печени *Bivalvia*, фагоцитируют и переваривают пищевые частицы, у вышестоящих форм она является и пищеварительной железой, и местом абсорбции пищи. У *Pulmonata* и *Opisthobranchia* амебоциты крови больше не играют роли в пищеварении, но их место занимают выселяющиеся в просвет печени и желудка клетки пищеварительного эпителия печени или их фрагменты, также фагоцитирующие частицы пищи.

Bivalvia по строению своего кишечника близки к низшим улиткам (рис. 123). Кишечник их начинается пищеводом, впадающим в желудок. В отличие от улиток, ни радулы, ни слюнных желез нет. Желудок содержит те же функциональные области, как желудок *Fissurellidae*: сортировочное поле, предкишечная борозда, мешок хрустального столбика и желудочный щит. В желудок открываются парные протоки «печени», представляющей совокупность дивертикулов. От желудка начинается тонкая кишка, делающая несколько петель и открывающаяся анальным отверстием в выводной отдел мантийной полости. Мешок хрустального столбика в более примитивных случаях отделен от анальной части кишки двумя складками, но у ряда форм он полностью обособлен от кишки и является самостоятельным слепым мешочком.

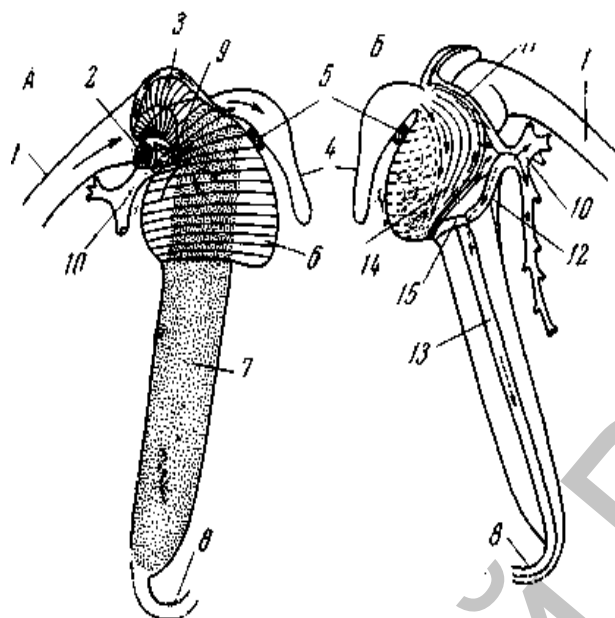


Рис. 123. Желудок *Tellina tenuis* (Lamellibranchia), полусхематично
 Л – слева; Б – справа (по С.М. Yonge): 1 – пищевод; 2 – левый проток печени; 3 – дорсальный (сортирующий) соесум; 4 – постеро-дорсальный (резервный) соесум; 5 – малый аддуктор раковины; 6 – желудок; 7 – хрустальный столбик; 8 – тонкая кишка; 9 – зуб; 10 – правый проток печени; 11 – пищеводная борозда желудка, ведущая в печеночные придатки; 12 – typhlosolis, ведущая отбросы из печени в кишку; 13 – кишечная борозда; 14 – сортировочное поле; 15 – typhlosolis, отводящая грубый материал из сортировочного поля

Амебоциты периферического фагоцитобласта проникают у *Bivalvia* не только в желудок, но и в мантийную полость, захватывают и тут и там пищевые частицы и либо возвращаются с ними в толщу тканей, либо цитолизируют и вместе с полупереваренной пищей попадают в печень. Жидкость, содержащаяся в отделах мантийной полости, лежащих вне основных трактов циркуляции воды, по своему составу и свойствам практически не отличается от крови.

Двужабрные головоногие обладают чисто или почти чисто полостным пищеварением. Все они – активные хищники. Кальмары (*Loligo* и другие) кусают добычу (рыб) челюстями, убивают ядом (выделение слюнных желез), откусывают куски и глотают. Пищеварение чисто полостное, первая его фаза проходит в желудке (под влиянием секрета печени); вторая фаза пищеварения проходит под воздействием секрета поджелудочной железы в слепом придатке желудка, у *Loligo* абсорбция происходит там же. Пищеварительная железа (hepatopancreas) гомологична печени других моллюсков и разделена на печень и поджелудочную железу. У *Loligo* пища в полость железы не попадает, внутриклеточное пищеварение отсутствует, однако печеночному эпителию осьминогов приписывают способность к абсорбции.

У ряда других фильтраторов-микрофагов пищеварительный аппарат представляет замечательные аналогии с таковым низших Conchifera. Слизистый шнур, к которому приклеиваются частицы пищи, вращаемый при помощи мерцательного эпителия узкой задней части желудка, встречается у актинотрохи Phoronidea, у Kamptozoa, у ряда мшанок, у плеченогих, в средней кишке ланцетника. Все это аналоги протостилия моллюсков, но еще более примитивные. Существуют аналогии в строении кишечника плеченогих и двустворчатых; желудок плеченогих сортировочного аппарата не имеет, но имеет мерцательную бороздку, выводящую непереваренные остатки из печеночных придатков в тонкую кишку. Весь эпителий кишечника жгутиковый, кроме эпителия печеночных придатков, но все же перистальтика играет в его работе большую роль, чем у двустворчатых. К фагоцитозу способен эпителий как желудка, так и придатков; как у многих моллюсков принимают участие в пищеварении и амебоциты, выползающие в полость кишечника.

Таким образом, мы видим, что полостное пищеварение независимо развивалось в различных стволах животных из внутриклеточного. Питание мелко дисперсной пищей (наннопланктоном) не стимулирует развития полостного пищеварения, и питающиеся таким способом группы часто сохраняют либо полностью внутриклеточное пищеварение (губки, *Lingula*, ланцетник), либо преимущественно внутриклеточное (пластинчатожаберные). Отсутствие внутриклеточного пищеварения у оболочников, также питающихся наннопланктоном, говорит в пользу их происхождения от более активных хищных форм, очевидно уже утративших внутриклеточное пищеварение.

Мы видели, что у всех животных со смешанным или чисто полостным пищеварением в эпителии кишечника дифференцируются железистые клетки, выделяющие в полость кишечника пищеварительные ферменты. Пространственное обособление железистых клеток вместе с потребностью в увеличении площади пищеварительного эпителия ведут к появлению пищеварительных желез. Очень часто вспомогательные или даже чисто пищеварительные железы развиваются и за счет передней кишки (слюнные железы). Таковы многочисленные одноклеточные слюнные железы плоских червей и Fissurellidae среди улиток, и многоклеточные слюнные железы коловраток, аннелид, большинства моллюсков, Atelocerata, клещей и т.д. Таким образом, пищеварительный аппарат большинства высших Metazoa состоит из кишечного тракта и его придаточных желез.

Своеобразным компонентом пищеварительного аппарата, лишь частично выполняющим железистые функции, является печень, свойственная очень многим беспозвоночным: моллюскам, ракообразным, хелицерным, плеченогим, кишечножаберным, морским звездам, асцидиям; из аннелид она в виде исключения свойственна некоторым

наземным олигохетам, например *Eutyphoeus*. Во всех этих случаях имеется в виду объемистый орган, построенный по типу сложной железы, единый или состоящий из парных метамерных участков, и образованный за счет эпителия средней кишки. Печень несет довольно разнообразные функции. В примитивных случаях (двустворчатые, низшие брюхоногие, плеченогие, хелицеровые, звезды) основной функцией эпителия печени является внутриклеточное переваривание пищи. У вышестоящих моллюсков эта функция постепенно сменяется функцией железистой (выделение пищеварительных ферментов в полость кишечника) и обычно функцией абсорбции полностью переваренной пищи. Те же функции несет и печень ракообразных. Наряду с участием в пищеварении почти всегда печень несет также функцию накопления запасных питательных веществ наподобие печени позвоночных. Как известно, печень позвоночных играет роль важнейшего регулятора химизма внутренней среды; в какой мере она приобретает такое же значение в различных группах беспозвоночных – сказать трудно.

Можно ли говорить о гомологии печени в различных группах беспозвоночных? В известном смысле можно: в ряде случаев она представляет результат сходной дифференцировки гомологичного исходного материала, что является достаточным основанием для признания наличия той или иной степени гомоплазии. Примитивной формой печени и у моллюсков (*Solenogastres*), и у олигохет (*Eutyphoeus*), и у членистоногих, и у вторичноротых (*Enteropneusta*) являются парные метамерные печеночные выступы, расположенные на значительном протяжении вдоль средней кишки. У большинства моллюсков, число печеночных придатков уменьшается и от метамерного расположения их не остается следа. Аналогичные процессы разыгрываются и у хелицеровых. У трилобитов были печеночные придатки в голове и, кроме того, по 2 пары в сегментах туловища; у хелицеровых происходит олигомеризация и гетерономная перестройка системы этих придатков; наиболее примитивное строение сохранили в этом отношении скорпионы.

Несмотря на такие аналогии, о возможности гомологии печени даже в пределах трохофорных животных не может быть и речи. Печень представляет один из лучших примеров независимого возникновения сходных органов в чрезвычайно далеко стоящих друг от друга группах животных.

Одно из блестящих по своему времени эмпирических обобщений Ж. Кювье гласило, что все животные, имеющие высокоцентрализованные дыхательные органы, имеют также сердце и печень. Функциональная связь между строением дыхательного и кровеносного аппаратов ясна, и поэтому наличие корреляции в их строении понятно. В отношении печени – она остается эмпирической. Тем не менее в пределах больших групп трохофорных животных подобная корреляция несомненно имеет место.

Централизованными дыхательными органами обладают, вообще говоря, моллюски, ракообразные и паукообразные, и у всех у них есть сердце и печень. В пределах отдельных классов корреляция также сохраняет силу, и мы видим, что, например *Copepoda*, лишенные жабр, не имеют ни сердца, ни печени; *Phyllopora*, имеющие жабры на всех члениках груди, имеют вместо сердца мало дифференцированный спинной сосуд и всего лишь зачатки печени и т.д. Впрочем, обычно в подобных случаях, речь идет не об однозначной зависимости, а только о корреляции и, например, полихеты с олигомеризованными жабрами, вроде теребеллид, все же лишены настоящего сердца, а также и печени. И обратно, некоторые *Copepoda* (например, *Calanidae*, *Pontellidae*), несмотря на утрату жабр, сохранили еще сердце, но уже утратили печень. За пределами трохофорных животных под правило Кювье хорошо подходят плеченогие, кишечно-жаберные и асцидии, не говоря о высших хордовых. Однако печеночные придатки, аналогичные печени других животных, имеют и морские звезды, лишенные как централизованного дыхательного аппарата, так и сердца; нечто вроде печени свойственно сифонофорам-дисконантам, т.е. опять-таки мы видим корреляцию, а не однозначную зависимость.

Наряду с разветвлением кишечника и образованием специализированных пищеварительных желез или участвующих в абсорбции пищи печеночных придатков усиление функции кишечника может быть достигнуто и увеличением длины кишечного тракта. В пределах одной и той же группы длинным кишечником нередко обладают формы, питающиеся менее питательной пищей, как это хорошо известно для некоторых групп позвоночных и насекомых. Длинный извитой кишечник наблюдается уже у некоторых питающихся грунтом полихет, у сипункулид, у насекомых, у большинства иглокожих (кроме звезд и офиур), у большинства моллюсков (кроме соленогастров). В.А. Догель приводит следующую таблицу основных признаков усложнения кишечника в различных группах *Bilateria*. Я несколько изменяю ее в соответствии с принятой в этой книге системой животных; крестик в скобках (+) означает присутствие данного признака в той или иной группе лишь в редких случаях.

Таблица наглядно показывает отрицательную корреляцию между удлинением кишечника и наличием печени; оба приспособления служат для увеличения поверхности кишечника и поэтому частично взаимозаменяемы; одновременное их присутствие у оболочников говорит об особенно высокой степени в развитии кишечника. Второй вывод из таблицы – отсутствие слюнных желез у всех низших вторичноротых, что, может быть, стоит в связи со слабым развитием у них эктодермальной передней кишки. Наоборот, у первичноротых присутствие слюнных желез является почти всеобщим.

Группа животных	Удлинение кишечника	Слюнные железы	Печень
Plathelminthes.....	-	+	-
Nemathelminthes	-	+	-
Annelides (большинство).....	(+)	+	(+)
Onychophora.....	-	+	-
Myriapoda.....	-	+	-
Insecta	+	+	-
Crustacea и Chelicerata (большинство)	(+)	(+)	+
Mollusca.....	+	+	+
Asteroidea.....	-	-	+
Echinoidea, Holothurioidea, Crinoidea.....	+	-	-
Ophiuroidea.....	-	-	-
Enteropneusta.....	-	-	+
Urochorda (кроме аппендикулярий)	+	-	+

Впрочем, надо заметить, что подобного рода «табличные» обобщения, хотя и наглядны, но требуют осмотрительности, так как сходные морфологические признаки могут иметь в различных группах животных различное физиологическое значение. Так, удлинение кишечника у насекомых чаще всего связано с усилением его пищеварительной функции, тогда как у улиток – главным образом с необходимостью обволакивания фекальных масс плотной слизью во избежание загрязнения мантийной полости.

14.5. Выделительная и дыхательная функции пищеварительной системы

Помимо пищеварительной функции, пищеварительный аппарат Metazoa в той или иной мере несет и экскреторную функцию, а в некоторых группах – также и дыхательную. У некоторых животных, не имеющих обособленных выделительных органов, кишечник является основным органом экскреции. Так, у многих турбеллярий продукты обмена или искусственно введенные в организм краски сосредотачиваются в клетках кишечника, откуда переходят в его полость и затем наружу. Несомненно выделительную функцию несет «почка» сифонофор-дисконант, представляющая сплетение тонких гистоваскулярных каналов, содержащих кристаллы гуанина. У некоторых колониальных кишечнополостных кишечная энтодерма отдельных, специализированных особей принимает на себя специфически экскреторную функцию (цистозоиды сифонант, сифонозоиды Ostorallia и т.п.). Таким образом, колония может иметь специальные экскреторные органы, которых лишены отдельные особи кишечнополостных.

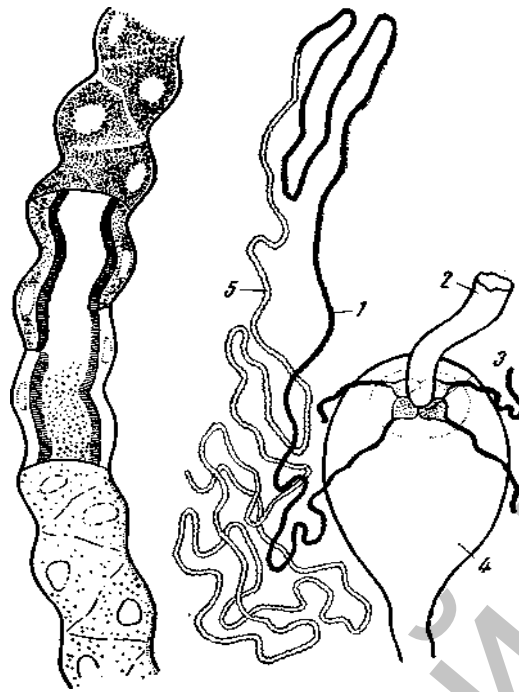


Рис. 124. Мальпигиевые сосуды *Rhodnius prolixus*
(Insecta Rhynchota)

Слева участок сосуда, сильнее увеличенный, частично в оптическом разрезе:
1 и 5 – два участка сосуда в различном функциональном состоянии; 2 – желудок;
3 – концевые расширения сосудов перед впадением их в заднюю кишку (4)
(no Wigglesworth)

У червей, вплоть до полихет и сипункулид, а также и у моллюсков, кишечник и его отдельные части сохраняют выделительную функцию, большей частью несмотря на наличие других выделительных органов. Наивысшего морфологического выражения выделительная функция кишечника достигает у наземных членистоногих, у которых возникают обособленные экскреторные придатки кишечника – мальпигиевы сосуды (рис. 124). Образование мальпигиевых сосудов – такая же закономерная филогенетическая реакция кишечника членистоногих на переход к наземному образу жизни, какой является со стороны их кожи образование трахей. Ни тех, ни других мы не находим у водных членистоногих; и те, и другие независимо возникают во всех наземных группах, у *Atelocerata* и у *Cheicerata*. Ни трахей, ни мальпигиевых сосудов мы не находим у очень мелких форм (*Paragoroda*, тли, многие *Collembola*, многие клещи). У мелких насекомых, лишенных мальпигиевых сосудов, вроде тлей, выделительную функцию несет сама задняя кишка. У *Cheicerata* мальпигиевы сосуды образуются за счет задней части средней кишки, тогда как у *Tracheata* они большей частью образуются за счет задней кишки; таким образом, в первом случае они имеют энтодермальное, во втором – эктодермальное происхождение. В зачаточном виде мальпигиевы сосуды встречаются и у некоторых наземных ракообразных, например у

Orchestia (Amphipoda). Мальпигиевы сосуды возникают за счет самого кишечника, путем: 1) сосредоточения на отдельных участках одной из функций, свойственных у менее специализованных форм всему кишечнику, и 2) мощного разрастания этих специализованных участков.

Как уже упоминалось, за счет кишечника могут возникать и дыхательные органы. Нередко передняя или задняя кишка берет на себя дыхательную функцию без возникновения каких-либо анатомически выраженных приспособлений. Такие приспособления впервые появляются у полихет. Так, у Capitellidae имеется вдоль средней кишки так называемый сифон, тонкая трубка, обоими концами открывающаяся по концам средней кишки. Вода поступает сюда из задней кишки и используется для дыхания; она движется по сифону независимо от пищи, которая одновременно движется по средней кишке. Такой же сифон встречается у эхиурид, а их вторичноротых – у морских ежей. Среди последних у более примитивных Cidaroidea сифон представлен желобком, еще на всем протяжении соединенным с кишечником, что наблюдается и у некоторых полихет и объясняет нам способ возникновения сифонов вообще. Другое приспособление кишечника для дыхания представляют легкие голотурий; это парные, полые выросты задней части кишечника, у крупных форм сильно разветвленные; вода поочередно нагнетается в них и выкачивается из них мускулистой клоакой. Их дыхательная функция несомненно доказана.

14.6. Типы строения полости тела

Судьбы периферического фагоцитобласта Bilateria теснейшим образом связаны с возникновением полости тела.

Периферический фагоцитобласт принимает участие в образовании кожи и кишечника, образуя вспомогательные, мезодермальные части и той и другого. Он дает начало большей части мускулатуры и участвует в построении других аппаратов и систем органов, и, наконец, за его же счет развивается опорная или выполняющая ткань, заполняющая промежутки между ними, как это имеет место у большинства плоских червей, моллюсков и т.п. В других случаях выполняющая ткань не развита, и между органами возникают заполненные жидкостью пространства, получающие название полости тела. При этом обычно различают первичную полость тела и вторичную полость тела, или целом. Однако под термином «первичная полость» разумеются опять-таки два различных образования: б л а с т о ц е л ь и с х и з о ц е л ь .

Б л а с т о ц е л ь – это полость бластулы. При наличии инвагинационной гастролы, как, например, у морского ежа, наряду с вновь появившейся кишечной полостью некоторое время между кожей и кишечником гастролы сохраняется и бластоцель. Бластоцель –

образование чисто провизорное. Он иногда еще встречается на ранних личиночных стадиях, но затем всегда исчезает. У животных сплошь поляризованных, как гидроиды, щетинкочелюстные или ланцетник, эпителиальные зародышевые листки плотно прикладываются друг к другу, склеиваются пограничными образованиями, и никаких следов бластоцеля не остается.

У животных с хорошо развитой мезенхимой бластоцель заполняется этой последней, как, например, у иглокожих или моллюсков. В силу этого обычно не бывает никакой преемственности между бластоцелем и какими-либо полостями взрослого животного. И если иногда такая преемственность как будто наблюдается, это бывает лишь при весьма далеких от примитивности способах развития (например, при развитии сердца некоторых членистоногих). Во всяком случае в организации взрослого животного бластоцель никакой роли не играет, и никаких производных бластоцеля у взрослых животных не бывает, в отличие от мнения некоторых старых авторов.

С х и з о ц е л е м называют такую полость, которая появляется в толще периферического фагоцитобласта путем раздвигания или распада клеток. Такой схизоцель мы встречаем, например, у многих *Rhabdocoela*; у *Rhynchomesostoma* между кишечником и стенкой тела имеются в паренхиме настолько значительные щелевидные пространства, что по ним, как я наблюдал, могут плавать паразитические инфузории (*Ophryoglena* из отряда *Holotricha*).

Обширный схизоцель мы встречаем также у коловраток, нематод и в других нематоморфных группах. Особенно хорошо развит схизоцель у волосатиков (*Nematomorpha*), у которых он отличается значительной правильностью очертаний.

Когда схизоцель и бластоцель обозначают как первичную полость, общим их признаком является отсутствие собственных стенок. Всякая первичная полость ограничена не собственными стенками, а непосредственно окружающими тканями или органами, и, таким образом, представляет просто пустоту посреди этих последних. Так, схизоцель может быть ограничен с одной стороны опорной тканью, с другой базальной поверхностью эпителия кишечника и т.п.

Наоборот, под вторичной полостью тела, или ц е л о м о м, понимают такую полость тела, которая выстлана собственным эпителием. И хотя целом обычно занимает все промежутки между органами и эпителий его выстилает все закоулки между ними, тем не менее целом, по существу представляет собой не что иное, как тонкостенный мешок. Это не просто дыра, это орган. Кроме того, целом может иметь и свои собственные протоки, открывающиеся наружу и носящие название ц е л о м о д у к т о в .

Целом свойствен в той или иной форме всем трохофорным животным, всем вторичноротым, а также подаксонам, плеченогим и щетинкочелюстным. Происхождение целома как обособленного органа (или даже аппарата) представляет значительную проблему. Проблема эта всегда вызывала ряд разногласий и до сих пор не имеет общепризнанного решения.

14.7. Теории происхождения целома

Что подразумевать под происхождением целома? С чисто морфологической точки зрения вопрос сводится к отысканию гомологов целомических мешков у нижестоящих форм, у кишечнополостных и сколецид. С исторической точки зрения необходимо было бы дать удовлетворительную гипотезу о вероятном строении органов, гомологичных целома, у предков целомических животных и о путях их превращения в настоящий целом; задача эта очень трудна.

В поисках гомологов целома было предложено несколько теорий. Мы изложим их, начиная с менее правдоподобных.

Наименее правдоподобной теорией является так называемая нефроцельная теория, выдвинутая в свое время Н. Ziegler и поддержанная R.E. Snodgrass. Ziegler считал целомические мешки расширениями нефридиев низших червей, наподобие того, как воздухоносные мешки перепончатокрылых или мух являются расширениями трахей. Нефридии турбеллярий и других сколецид представляют собой тонкие трубочки эктодермального происхождения, разветвляющиеся по всему телу. По Ziegler, конечные отделы нефридиев расширяются в виде пузырей, и эти пузыри становятся целомическими мешками. Затем с ними вступают в связь половые клетки, и возникает тесная связь между половым аппаратом и целомом, которую мы наблюдаем у всех целомических форм. Расширяясь, целом таким же образом приходит в тесное соприкосновение с мускулатурой, и, в конце концов, как говорит Ziegler, все эти органы начинают развиваться из одного и того же зачатка – за счет стенок целомических мешков.

Ни одно из положений этой теории не является достаточно обоснованным или сколько-нибудь правдоподобным. Как показал E. Goodrich то, что прежде называли нефридиями, представляет соединение разнородных вещей: настоящих эктодермальных нефридиев и целомодуктов, развивающихся из стенок целома и несущих функцию половых протоков². Только благодаря этому смешению и могла возникнуть нефроцельная теория. Целом не мог возникнуть расширением целомодуктов, так как у животных, лишенных целома, нет и

² Термин «целомодукт» предложен Ray lankester (1900).

целомодуктов; целом не мог возникнуть и расширением настоящих нефридиев, так как вполне нормальные нефридии сохраняются и у типичных целомических животных, и прежде всего у полихет. К тому же и согласовать гипотезу о происхождении целома от протонефридиев с данными эмбриологии невозможно.

Вторая теория – это схизоцельная теория, выдвинутая А. Goette и поддержанная N.N. Polejaeff и J. Thiele. Согласно этой теории, целом аннелид и моллюсков гомологичен схизоцелю сколецид, т.е. представляет не что иное, как усовершенствованный схизоцель. Эта теория не противоречит фактам, но дает она очень мало. Действительно, теория происхождения целома должна нам объяснить, почему целом несет половую функцию, почему в его стенках развиваются половые продукты. Она должна объяснить нам возникновение целомодуктов, она должна была бы объяснить, почему у некоторых животных целом образуется за счет кишечника, почему за счет его стенок частично образуется мускулатура тела и т.д. Ни на один из этих вопросов схизоцельная теория убедительного ответа не дает и потому полностью принята быть не может. Однако зерно истины она все же содержит. Образование целома в онтогенезе всех первичноротых происходит путем раздвигания клеток или вообще путем эпителизации первоначально массивного и аморфного зачатка. Таким образом, схизоцельная теория правильно описывает то, что имеет место в индивидуальном развитии значительной части целомических животных. Поэтому мы увидим, что при окончательном синтезе кое-что из этой теории можно заимствовать.

Н.А. Ливанов выдвинул миоцельную теорию происхождения целома, согласно которой целом возник как полость в мускульной закладке животного, заполнившаяся жидкостью и играющая благодаря этому роль опорного образования для окружающей мускулатуры. Легко видеть, что это представление является модернизованной формой схизоцельной теории. Ценным является указание на роль опорной функции целома в его эволюции.

Третья теория – гоноцельная, производящая целом от половых желез. Она была впервые создана пражским зоологом В. Hatschek и сформулирована датчанином R. Bergh следующим образом: целом происходит от гонад низших червей; полость каждого полусегмента аннелиды соответствует полости одного полового фолликула турбеллярий или немертины; эпителий целома (перитонеальный эпителий) соответствует стенке гонады, целомодукты – половым протокам.

Наилучшей исходной формой для выведения метамерного целома аннелид являются с этой точки зрения немертины с их часто метамерно расположенными мешковидными гонадами, из которых каждая открывается наружу отдельным коротким протоком (рис. 125). Берг считает, что эпителий, выстилающий такую железу, превратился в

целомический, образование половых клеток сосредоточилось на небольшом участке стенки, а проток превратился в целомодукт. С этой точки зрения клетки целомического эпителия представляют видоизменение либо половых клеток, либо фолликулярных.

В пользу этой теории говорит многое. У всех животных, у которых есть целом, он обязательно несет половую функцию, половые продукты развиваются в стенках целома и выводятся наружу при помощи целомодуктов. Это мы видим и у аннелид, и у моллюсков (*Solenogastres*, *Cephalopoda*), и у иглокожих, и у позвоночных вплоть до млекопитающих.

Главные затруднения гоноцельной теории связаны с тем, что она пыталась производить не только полость целома от полостей гонад, но и стенки целома от элементов половой железы. Для этого приходится сделать допущение, что часть половых клеток теряет свою природу и становится простыми соматическими клетками, и зачатки всех органов, происходящих онтогенетически от стенок целома, филогенетически выводятся из полового зачатка. В итоге ряд авторов, писавших по этому вопросу, совершенно запутался в физиологии развития.

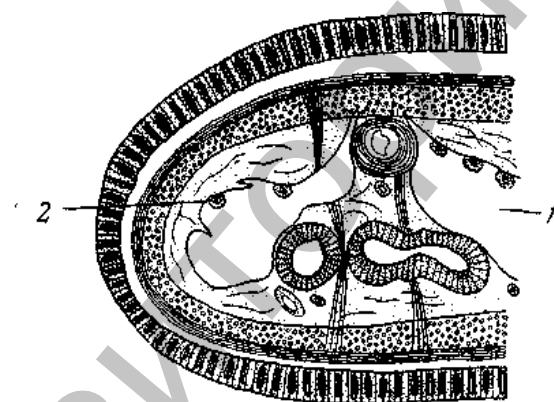


Рис. 125. Поперечный разрез через туловище *Drepanophorus crassus* (Heteronemertini) (по О. Burger)

Пустые полости гонад (1), с небольшими овоцитами (2), внешне напоминающие целомические полости. Дано для иллюстрации исходной позиции гоноцельной теории происхождения целома

Предположение старой гоноцельной теории о происхождении стенок целома из элементов половой железы было устранено работами W. Faussek, выставившего против этой теории случаи раннего обособления полового зачатка. У ряда позвоночных, членистоногих и у головоногих половые клетки становятся заметными на очень ранних стадиях развития, задолго до образования целома, иногда – с самого начала дробления. Faussek сделал следующий вывод: раз половые клетки обособляются гораздо раньше и вне зависимости от целома, значит эти два образования по своей природе друг другу чужды, и стенки целома от половых клеток происходить не могут.

Рассуждение это было правильно и в дальнейшем подтвердилось также и для полихет. Так, П.П. Иванов установил, что при развитии сабеллид и спионид половые клетки возникают в передней части тела, ползут кзади вдоль кишечника, заползают в отдельные постларвальные сегменты, где и располагаются под целомелием. Таким образом, ясно, что и у полихет половые элементы и целом суть образования, первоначально друг от друга независимые, и стенки целома из половых клеток возникнуть не могли. Правда, А. Lang и другие пытались возражать, указывая, что зачаток половой железы мог дифференцироваться на собственно половой зачаток и целобласт, зачаток целомического эпителия, переменявший функцию. Однако это искусственное допущение вряд ли может спасти гоноцельную теорию в ее классической форме.

Четвертой теорией происхождения целома является энтероцельная теория, теория кишечного происхождения целома. Этот взгляд впервые был высказан И.И. Мечниковым, исходящим из сравнения ранних стадий развития иглокожих с гребневиками (рис. 126), и разработан О. and R. Hertwig, исходящими из сравнения актиний с вышестоящими животными. Вариантами энтероцельной теории являются теории А. Sedgwick и в новейшее время А. Remane и Н. Lemche.

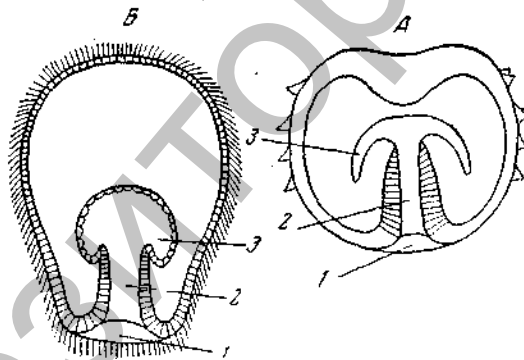


Рис. 126. Сходство в способе образования целома иглокожих и периферических отделов гастровакулярного аппарата гребневиков

Дано для иллюстрации исходной позиции энтероцельной теории
 А – личинка *Cydippe* (Stenophora); Б – личинка *Astropecten* (Asteroidea); 1 – первичный рот; 2 – зачаток кишечника; 3 – зачаток целома у звезды и гастровакулярных каналов у гребневика (по И.И. Мечникову)

С точки зрения энтероцельной теории целом является гомологом периферического отдела гастровакулярного аппарата кишечнополостных. Обосновывая это положение, Мечников исходил из того замечательного сходства в расположении целомических карманов молодой диплевуры с расположением гастровакулярных каналов гребневика, о котором мы уже подробно говорили при рассмотрении проморфологии вторичноротых. Ко всему, что там сказано, следует добавить еще одно сходство: половые

продукты гребневиков развиваются в стенках гастроваскулярных каналов, и точно также за счет стенок целома развиваются половые тяжи и половые продукты иглокожих.

На зародышевой стадии, когда целомические мешочки иглокожего еще не успели отделиться от кишечника и представляются в виде карманов, они являются не гомологами гастроваскулярных каналов, они являются настоящими гастроваскулярными каналами. На позднейших стадиях целома иглокожего отделяются от кишечника, но сохраняют все функции периферического отдела гастроваскулярного аппарата.

Легко видеть, что эта теория объясняет не только происхождение целома, но легко объясняет и происхождение целомодуктов, которые оказываются гомологами кишечных пор кишечнополостных. В то же время она объясняет и половую функцию целома, так как периферические отделы гастроваскулярного аппарата высших кишечнополостных (гребневики,

Anthozoa) как раз и несут половую функцию. Таким образом, энтероцельная теория включает в себя и гоноцельную теорию, но в несколько видоизмененной форме; гомологами целома являются не половые фолликулы турбеллярий и немертин, а периферические каналы или камеры кишечнополостных.

14.8. Вопросы для самоконтроля

1. Пищеварение губок, кишечнополостных и турбеллярий.
2. Основные типы строения глотки турбеллярий.
3. Происхождение анального отверстия у беспозвоночных.
4. Способы пищеварения у нематод, членистоногих.
5. Особенности пищеварения у моллюсков.
6. Происхождение печени и ее значение в процессе пищеварения.
7. Выделительная и дыхательная функции пищеварительной системы.
8. Типы строения полости тела.
9. Охарактеризуйте теории происхождения целома.

ТЕМА 15

СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ И НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ

15.1. Предварительные замечания

В народном представлении основным отличием животного от растения является подвижность; и действительно, хотя неподвижные животные и подвижные растения существуют, те и другие являются исключениями. Более общим признаком животных, хотя и здесь имеются исключения, является «животное питание» – питание путем захвата и заглатывания оформленной пищи. Перемещение в пространстве, защитное сокращение и съеживание при раздражении и захват оформленной пищи – три первичные функции, развитие и усовершенствование которых представляет у Protozoa эволюцию в направлении животного типа организации. На амeboидном уровне организации все эти функции осуществляются недифференцированной протоплазмой, на флагеллярном уровне появляются постоянные сократимые структуры – жгуты, в основном обслуживающие функцию передвижения, и мионемы, в основном обслуживающие функцию защитного сокращения (хотя их роль постепенно и расширяется); функция заглатывания остается в основном за недифференцированной протоплазмой.

У многоклеточных функция передвижения на первых порах также выполняется мерцательным аппаратом, функция заглатывания пищи у губок еще осуществляется амeboидной деятельностью отдельных фагоцитов и хоаноцитов. Однако, начиная с кишечнополостных, в теле многоклеточных появляются сократимые (мышечные) элементы, первоначально участвующие в выполнении хватательно-глотательной и защитно-сократительной функций, но постепенно принимающие все большее участие и в передвижении животного. В конце концов происходит полная субституция, замена мерцательных органов передвижения мышечными.

Совокупность сократимых элементов тела представляет мышечную систему животного. Характер мышечных элементов в различных группах животных, а следовательно, и характер их мышечной системы бывают различными, в силу чего мышечная система требует сравнительного рассмотрения. В то же время мышечные элементы каждого животного входят в состав его сократительно-двигательного аппарата. У высших форм в его состав входят также скелетные части и ряд вспомогательных приспособлений (сосуды, трахеи и т.д.). Нервные элементы (двигательные, частично и чувствительные окончания) непременно входят в состав всякого двигательного аппарата Enterozoa, примитивного или сложного.

Как мы уже видели, прогресс двигательного аппарата является ведущим звеном в прогрессивной эволюции животных. На низших ступенях эволюции Metazoa основная роль принадлежит в этом отношении хватательно-глотательной его функции, затем она переходит к локомоторной функции, гидрокинетической и ко множеству вторичных, специализированных функций двигательного аппарата, преимущественно связанных с воздействием на внешнюю среду (строительная деятельность и многие другие).

Деятельность животных в процессе прогрессивной эволюции становится сложнее и многообразнее, соответственно усложняется и их двигательный аппарат; но на всех ступенях эволюции активность животного продолжает быть главным фактором дальнейшего прогресса. Значение усовершенствования поступательного движения в прогрессивной эволюции животных подчеркивает и Л.А. Зенкевич. Рассмотрим сначала эволюцию мышечной системы, а затем и основные черты эволюции сократительно-двигательного аппарата Metazoa, не пытаясь, однако, исчерпать все многообразие двигательных аппаратов во всех группах беспозвоночных.

Мышечная система животных представляет три ступени конструктивного усложнения: на первой она состоит из независимых мионем (Protozoa) или миофибрилл (некоторые из низших Acoela, Macrostomida и Palaeonemertini), на второй – из эпителиально-мышечных или мышечных клеток (многие, большей частью мелкие, Coelenterata и Scolecida), на третьей – из мускулов, в свою очередь построенных из мышечных и опорных элементов (Arthropoda и др.). Между этими тремя основными ступенями существует множество переходов.

15.2. Сократительно-двигательный аппарат кишечнополостных

Все компоненты мышечной системы каждого животного, располагаясь внутри тела в определенном порядке, входят в состав сократительно-двигательного аппарата. Наряду с сократимыми элементами в состав этого аппарата непременно входят и несократимые образования, несущие пассивно механические функции и прежде всего функцию объединения отдельных сократимых элементов и функцию упругого сопротивления, играющего роль антагониста по отношению к сокращениям мускулатуры. Кроме того, сколько-нибудь энергичные сокращения мускулатуры требуют увеличения прочности в местах приложения возникающих сил; поэтому в состав сократительно-двигательного аппарата включаются и скелетные элементы в широком смысле слова. В дальнейшем эти последние нередко приобретают роль рычагов, увеличивающих быстроту, силу и точность движений, и роль орудий воздействия на предметы внешнего мира.

Устройство сократительно-двигательного аппарата в необычайной мере зависит от уровня и типа организации животного и, в свою очередь, оказывает на всю его организацию глубочайшее влияние.

Функция объединения отдельных сократимых элементов хорошо видна на примере пограничных перепонки актинии; сократимые участки эпителиально-мышечных клеток актинии как бы приклеены к этим перепонкам, и таким образом объединены в функциональные единицы высшего порядка – мышечные поля; перепонки эти необычайно растяжимы и обладают известной степенью упругости, позволяющей им по прекращении натяжения вернуться в исходное состояние. Однако возникающие при этом силы не настолько значительны, чтобы эти образования могли бы играть роль антагонистов по отношению к мускулатуре. Яркий пример упругого образования, играющего роль антагониста по отношению к мускулатуре, представляет студень зонтичного медузы. Вся мускулатура зонтика расположена на субумбреллярной его стороне и своим резким сокращением вызывает уменьшение субумбреллярной полости, выталкивание из нее воды и толчкообразное движение животного вперед. Медленное обратное расправление зонтика происходит за счет упругости мезоглеи. Экономия энергии, которая получается благодаря замене мышц-антагонистов упругими образованиями, обусловила широкое распространение этих последних в животном мире.

У медузы упругое сопротивление создается мезоглеей, настолько плотной, что она придает телу животного постоянную форму. В силу этого и мышцы прикрепляются к ней только с одной стороны, они лишь сгибают пластинку мезоглеи, которая затем выпрямляется в силу собственной упругости.

В отличие от медуз такие животные, как гидра, актинии, большинство плоских червей, не обладают постоянной формой тела: наоборот, их тело укорачивается и утолщается или, наоборот, становится длиннее и тоньше целиком или по частям в зависимости от степени сокращения тех или иных групп мышц. Все эти животные обладают мускулатурой в виде мешка, образованного слоями продольных и кольцевых мышц и заполненного жидким содержимым. У полипов – это жидкость гастроваскулярной полости (практически – вода), у плоских червей – полужидкие ткани их тела. В обоих случаях при закрытом рте жидкость, заполняющая тело, играет роль опоры: при наличии тонуса мышечного мешка она придает телу ригидность, а при различной степени сокращения кольцевых и продольных мышц обуславливает изменения формы тела животного (актинии). Дальнейшее усовершенствование этого типа двигательного аппарата представляют полихеты и некоторые другие целомические животные (см. ниже).

Третий принцип строения сократительно-двигательного аппарата возникает после появления жестких скелетных частей. К числу скелетных элементов относятся образования различного происхождения, строения и состава, для которых общим является только повышенная механическая прочность: пограничные перепонки, кутикулы, твердые секреты эпидермиса, различного рода внутренние скелеты, вроде скелетных пластинок иглокожих, хрящей головоногих, волокнистых и хрящевато-волокнистых эндостернитов хелицероных и т.д. Обычно все эти образования возникают в связи с опорной или защитной функцией и лишь вторично и частично начинают служить для прикрепления мышц, вовлекаясь, таким образом, в состав сократительно-двигательного аппарата. Особенно увеличивается роль скелетных компонентов в строении этого аппарата по мере увеличения их числа и прочности и возрастающей разбивки мускулатуры на все большее число отдельных, индивидуализованных мышц. Оба эти процесса тесно связаны между собой. Среди беспозвоночных высшего выражения они достигают у членистоногих, с их сложно расчлененными поперечнополосатой мускулатурой и наружным скелетом. Параллельно идет усовершенствование чувствительной и двигательной иннервации, необходимой для приведения в движение сложного двигательного аппарата, а также и развитие приспособлений, обеспечивающих питание и газообмен энергично работающих мышц.

Какой план строения сократительно-двигательного аппарата является первичным? В чем заключается первичная функция этого аппарата? Мы уже видели, что вопрос о первом возникновении нервного и мышечного аппаратов совпадает с вопросом о возникновении типа организации, характерного для Enterozoa, а возникновение этого типа организации явно связано с переходом первичных Metazoa к заглатыванию крупной добычи. Таким образом, первичная функция сократительно-двигательного аппарата – не передвижение самого животного, а хват и заглатывание пищи; первичной является не локомоторная функция, а хватательная и глотательная. Первоначальным локомоторным аппаратом Metazoa является не мышечный, а мерцательный аппарат. Гребневики как представители первичных, свободноплавающих кишечнополостных служат примером той ступени организации, на которой животное передвигается почти всецело при помощи мерцательно-локомоторного аппарата, а мускулатуру свою использует главным образом для захвата и заглатывания добычи. Если же вместе с А.А. Захватанным принять, что первичные Metazoa во взрослом виде были сидячими колониальными животными, тогда связь между возникновением мускулатуры и хватательно-глотательной функцией становится еще очевидней. Действительно, во всей своей организации сидячие кишечнополостные, и прежде всего гидроидные полипы, представляют наиболее полное

воплощение хватательно-глотательной функции, какое можно найти в животном мире.

Мышечная система гидрополипов стоит в полном соответствии с их полностью поляризованной структурой и образована исключительно эпителиально-мышечными клетками. Сократительно-двигательный аппарат гидроидов характеризуется тем, что мышечные отростки этих клеток в эктодерме имеют продольное направление, в энтодерме – кольцевое; в терминальной области гидранта на гипостоме мускулатура развита сильнее, и вокруг рта кольцевые волокна образуют нечто вроде сфинктера. Наоборот, в ценосарке их почти нет. Тело *Hydrida*, лишенное перисарка, сократимо на всем своем протяжении. Пресноводные гидры представляют наиболее простой вариант двигательного аппарата с опорой на заключенную в мускулистом мешке жидкость. При закрытом рте, в зависимости от преобладания тонуса кольцевой или продольной мускулатуры, гидра может вытягиваться в длинную тонкую ниточку или укорачиваться в короткий толстый мешок. Выгнав воду, она может сократиться в комочек. Метагенетические гидроиды снабжены перисарком, плотно примыкающим к ветвям ценосарка и стебелькам гидрантов, в силу чего эти части несократимы и лишены мускулатуры. Головка гидрантов обычно сократима во всех своих частях, но иногда в базальной ее части бывает развита плотная опорная ткань энтодермального происхождения, придающая головке ту или иную степень постоянства формы (например, *Tubularia*). Лучше всего развита мускулатура в терминальной части головки, в гипостоме, совершающем глотательные движения.

Полые щупальца *Hydrida* имеют эктодермальную продольную и энтодермальную кольцевую мускулатуру и способны сильно вытягиваться в длину; щупальца морских гидроидов (*Leptolida*) плотные, их энтодерма лишена кольцевой мускулатуры. Эти щупальца способны изгибаться, но к сколько-нибудь значительному растяжению не способны.

Те же типы мускулатуры щупалец встречаются и за пределами гидроидов: актинии имеют полые, снабженные кольцевой и продольной мускулатурой сильно растяжимые щупальца, мшанки или сабеллиды – лишённые кольцевой мускулатуры щупальца более или менее постоянной длины. Вытягивание в длину щупалец гидры и актиний совершается при повышении давления полостной жидкости, происходящем под влиянием усиления тонуса мускулатуры тела; при этом сокращение кольцевой мускулатуры щупалец препятствует растяжению их в толщину и при расслабленной продольной мускулатуре обеспечивает их вытягивание в длину.

Кроме функции хватания, глотания и удержания пищи, мышечный аппарат гидроидов несет еще одну функцию – функцию сокращения, отдергивания и втягивания щупалец и головки в ответ на неблагоприятное раздражение, короче говоря, – функцию укрытия. Сокращение в ответ на

неблагоприятные раздражения в той или иной форме свойственно всем сидячим животным и весьма вероятно, что оно представляет столь же первичную функцию сократительно-двигательного аппарата, как и хватание: примитивные органы и аппараты обычно являются мультифункциональными.

У *Hydrida* при отсутствии прикрепления мышечный аппарат приобрел также и локомоторную функцию. *Hydra*, как известно, обладает несколькими способами передвижения. *Protohydra* роется в песке, перекачивая жидкость из одного конца тела в другой, наподобие многих червей.

Двигательный аппарат *Anthozoa* (рис. 127, А, В) отличается усилением и отчасти дифференцировкой приспособлений, направленных на выполнение тех же основных функций – овладения добычей и укрытия. Кроме того, одиночные формы (актинии), подобно *Hydrida* среди гидроидов, способны и к поступательному движению. Эктодермальная мускулатура и здесь имеет продольное направление. У *Ceriantharia* она развита очень сильно и обеспечивает сокращения тела; в соответствии с этим продольные мышцы диссепиментов у них развиты сравнительно слабо. У актиний, наоборот, эктодермальная продольная мускулатура ствола развита слабо и у большинства отсутствует. Функционально ее заменяют энтодермальные продольные мышцы самых молодых перегородок. Такая субституция стала возможной у актиний благодаря равномерному расположению молодых септ по всей окружности поперечного сечения тела. У *Ceriantharia* все молодые септы сосредоточены на одной стороне тела и потому заменить собственную продольную мускулатуру ствола они не могли бы. На ротовом диске продольные мышечные волокна располагаются радиально и служат дилататорами (расширителями) рта. Энтодермальная мускулатура туловища и глотки имеет кольцевое направление; у многих актиний ниже края диска она образует сфинктер, благодаря которому края тела при реакции укрытия надвигаются на диск и закрывают его собою. В перегородках (мезентериях) энтодермальная мускулатура образует мощные продольные мышцы (ретракторы), расположение которых имеет такое большое значение в морфологии *Anthozoa*. На обоих концах тела волокна каждого пучка расходятся веерообразно и прикрепляются к подошве и ротовому диску вдоль радиусов этих последних (рис. 127, Б). На обратных сторонах перегородок мускульные волокна идут в радиальном направлении; в «полных», т.е. прикрепляющихся к глотке, перегородках радиальные волокна играют роль дилататоров глотки (рис. 127, 5). В нижней части перегородки они принимают косое направление и концами своими прикрепляются к подошве; это – париетобазальные мышцы. Подошва актиний несет радиальную и кольцевую мускулатуру энтодермального происхождения. Собственная мускулатура подошвы, а

также и прикрепляющиеся к ней мышцы перегородок используются при присасывании к субстрату и при ползании.

Мускулатура перегородок имеет большое значение при пищеварении, смыкая вокруг заглоченной добычи мезентериальные нити с их пищеварительным эпителием. Продольные мышцы перегородок играют большую роль также при защитном сокращении животного. Быстрое сокращение всех продольных мышц тела и радиальных мышц ротового диска ведет к втягиванию диска и всего переднего конца, за которым следует сокращение сфинктера диска, прикрывающее втянутую головку складкой стенки тела. В результате вся актиния может превратиться в плотную плоскую лепешку, представляющую минимальную поверхность для воздействия врагов и стихий.

Физиология движения актиний описана в ряде работ. При защитном сокращении актинии вся полостная жидкость изгоняется через открывшийся рот наружу. Обратное наполнение гастральной полости водою, без которого невозможно вытягивание актинии, совершается работой ресничек сифоноглифы, гонящих воду внутрь тела. Кроме того, возможно и заглатывание воды перистальтическими сокращениями глотки. Во всяком случае расправление актинии совершается медленно. Упругостью, достаточной для автоматического расправления, ее тело не обладает. У находящейся в покое актинии (*Metridium senile*) давление полостной жидкости составляет 2–3 мм водяного столба и всецело обеспечивается работой ресничек сифоноглифы. При сокращении париетальной мускулатуры давление внутри гастральной полости повышается и зажимает глотку, которая благодаря своей плоской форме оказывается весьма совершенным клапаном. При закрытом рте тонус продольных и кольцевых мышц ствола обеспечивает внутриполостное давление, достигающее у *Metridium senile* до 5–6 см водного столба. Заполненная водой актиния игрой мускулатуры может очень значительно изменять форму тела и длину щупалец. При преобладании тонуса кольцевой мускулатуры давление гастроваскулярной жидкости заставляет тело вытягиваться в длину, при преобладании тонуса продольной мускулатуры – в толщину. В последнем случае тело укорачивается. Таким образом, гастроваскулярная жидкость актинии при закрытом рте играет такую же механическую роль, как целомическая жидкость кольчатых червей.

Все эти данные бросают новый свет на основные черты архитектоники актиний. Так, например, 2-лучевая основа их симметрии обусловлена сплюсненной формой глотки, а эта последняя оказывается приспособлением к выполнению глоткой функций клапана, мешающего автоматическому опорожнению гастральной полости при повышении внутриполостного давления. Таким образом, широкое распространение 2-лучевой симметрии у Anthozoa получает функциональное объяснение.

Физиология движения актиний резко отлична от физиологии высших животных, вроде членистоногих и позвоночных. Мускулатура актиний в основном состоит из недифференцированных мышечных слоев, входящих в состав стенки тела и ее продолжений – щупалец и перегородок. Их сокращения определяют форму тела животного. Каждое движение тела требует координированного действия многих мышечных полей. Отчасти это справедливо и для *Hydrida*. Таким образом, наиболее примитивное устройство нервно-мышечного аппарата не только не исключает, но прямо требует сложнейшей координации в работе его частей. И наиболее простыми движениями обладают наиболее дифференцированные части двигательного аппарата актинии, вроде ретракторов переднего конца и сфинктера диска. Прогрессивная эволюция наряду с усложнением необходимо включает и упрощение органов и функций.

В отличие от гребневиков и личинок остальных кишечнополостных, плавающих при помощи ресниц или гребных пластинок, медузы (и часть сифонофор) перешли к плаванию при помощи мышечных сокращений колокола, представляющего разросшиеся края базальной части головки полипа.

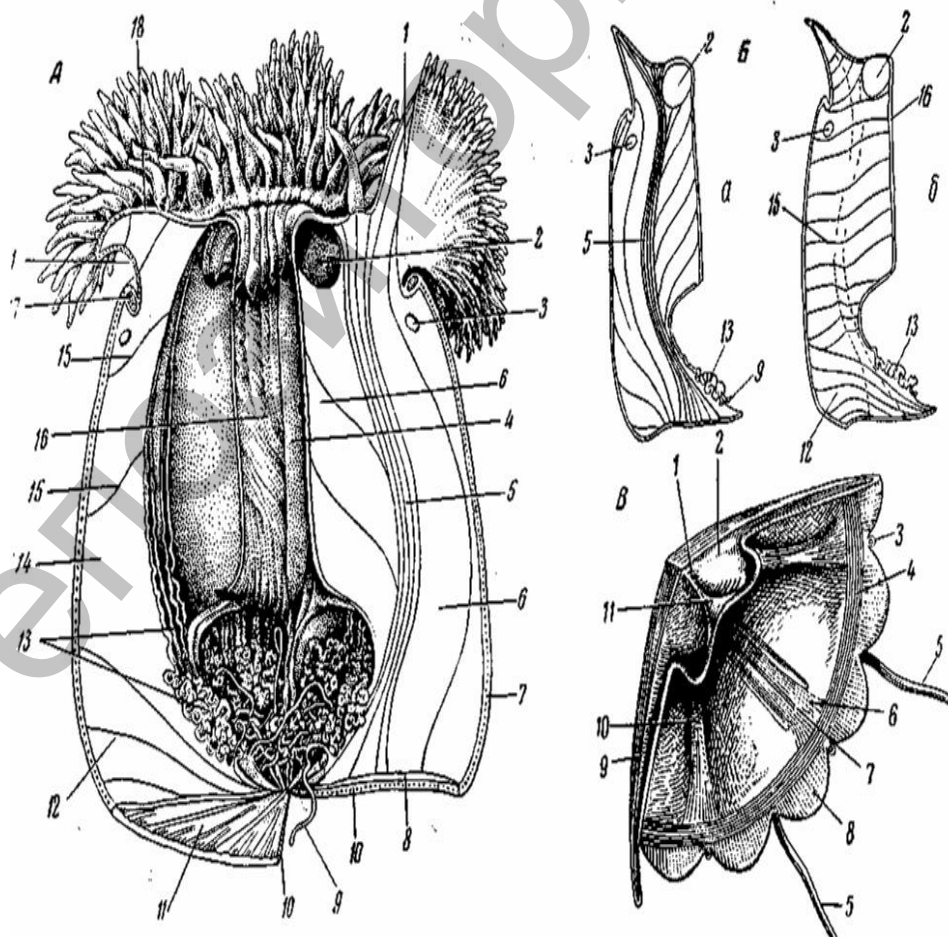


Рис. 127. Схемы строения мышечного аппарата кишечнополостных

А – актиния *Metridium senile*; животное разрезано вдоль пополам, но из состава отрезанной половины сохранен один из секторов подошвы; 1 – «головка» актинии; 2 – циркуморальное круговое сообщение, пронизывающее все полные перегородки; 3 – круговое краевое сообщение; 4 – сифоноглифа; 5 – один из ретракторов ротового диска; 6 – одна из полных (т.е. прирастающих к глотке) перегородок, не из числа «направляющих»; 7 – кольцевые мышцы ствола (эктодермальные); 8 – радиальные (базиллярные) мышцы подошвы; 9 – аконции; 10 – кольцевые мышцы подошвы, расположенные концентрическими кругами; 11 – подошва, на которой радиальными линиями изображены бывшие места прикрепления срезанных перегородок; 12 – парието-базиллярные мышцы перегородок; 13 – мезентериальные шнуры; 14 – неполная, но снабженная ретрактором перегородка, видимая со стороны, обращенной в межкамерное пространство; 15 – радиальные мышцы перегородок (дилататоры глотки), изображенные не все; 16 – глотка; 17 – сфинктер, при сильном сокращении животного пространства, смыкающийся над втянутой головкой; 18 – ротовой диск; Б – актиния *Metridium senile*, полная ненаправляющая перегородка: а – со стороны камеры; б – со стороны межкамерного пространства; обозначения те же; В – дискomedуза (*Discomedusae*), вырезанный сектор тела, манубрий срезан: 1 – гастральные филаменты; 2 – гастральная полость; 3 – ропалии; 4 – кольцевые мышцы зонтика; 5 – щупальца; 6 – дельтовидные мышцы; 7 – радиальная перегородка; 8 – мышцы краевых лопастей зонтика; 9 – радиальные каналы; 10 – ротовые связки; 11 – колюмелла (схема по Delage et Herouard)

Резкое сокращение колокола выбрасывает из его полости воду и толкает медузу в обратном направлении. Таким образом, движение медуз является реактивным. Этот способ движения столь же вторичен, как и сама организация медузы. У сцифомедуз сокращение колокола происходит при помощи кольцевых и радиальных мышечных лент, образованных эктодермой субумбреллярной стороны; распрямление – за счет упругости мезоглеи колокола; на эксумбрелле мускулатура почти или вовсе отсутствует. Наличие упругой мезоглеи обеспечивает постоянство формы медузы. Таким образом, двигательный аппарат медуз по принципам своей организации радикально отличается от двигательного аппарата актиний. Общее количество локомоторной мускулатуры в теле сцифомедуз очень невелико: у *Syanea arctica*, по данным И.А. Ветохина, – всего около 1,2% от массы тела. Хватательная функция осуществляется мускулатурой краевых щупалец и рук, довольно сложно развитой.

Мускулатура гребневиков вся расположена в толще мезоглеи. Она состоит из продольных и кольцевых волокон под кожей, таких же волокон вокруг кишечника, радиальных волокон, идущих от кишечника к коже, и сильной мускулатуры щупалец.

Иногда бывают сфинктеры вокруг рта и аборального полюса. Аморальный сфинктер может, стягиваясь, прикрывать аборальный орган чувств и, таким образом, несет защитную функцию, напоминающую роль сфинктера ротового диска у актиний. Таким образом, по общему принципу своей организации (кожно-мышечный мешок, охватывающий выполняющую ткань тела вместе с заключенными в ней внутренними

органами) мышечный аппарат гребневиков ближе к таковому плоских червей, нежели к мышечным аппаратам кишечнополостных. Большинство гребневиков – хищники-глотатели, некоторые из них хватают добычу щупальцами, другие – прямо ртом; основная роль их мускулатуры – хватательно-глотательная, дополнительно она несет защитную функцию; локомоторной функции она у большинства гребневиков не несет, однако приобретает ее в некоторых специализированных группах. Так, венерин пояс (*Cestus veneris*) при вытянутой, лентовидной форме тела и значительных размерах (свыше 1 м) плавает, извиваясь, и его мускулатура, состоящая из поперечных, продольных и диагональных мышц, развита относительно хорошо. У *Lobifera* мускулатура лопастей слагается из двух систем веерообразно расходящихся и взаимнопересекающихся пучков; быстрое сокращение этих мышц вызывает взмах лопастей и попятное движение животного, например при встрече с препятствием, – любопытная аналогия с десятиногими головоногими. В обоих случаях два типа поступательного движения: равномерное движение ртом вперед при помощи плавников (головоногие) или гребных пластинок (гребневики) и резкое толчкообразное движение назад.

15.3. Сократительно-двигательный аппарат низших турбеллярий

Наиболее примитивные из турбеллярий – низшие *Acoela* – по общему уровню организации скорее приближаются к личинкам кишечнополостных, паренхимулам и планулам, нежели к взрослым *Cnidaria*. В частности, они характеризуются слабой степенью эпителизации своего фагоцитобласта, значительным развитием аморфной паренхимы и значительными формативными возможностями последней. В связи с этим наряду с эпидермальной мускулатурой все турбеллярии имеют хорошо развитую паренхимную, фагоцитобластическую мускулатуру, которую мы уже видели и у гребневиков. Эпидермальная мускулатура в простейшем случае состоит из миофибрилл, дифференцированных в толще эпидермиса. Они образуют 2 или 3 слоя; имеются наружные кольцевые и внутренние продольные волокна; иногда, кроме того, встречается и слой наружных продольных мышц (многие *Anaperidae*) или слой диагональных мышц. Таким образом, эпидермальная мускулатура *Acoela* образует сплошной мешок, состоящий из двух или трех слоев мышечных волокон и одевающий все тело, т.е. представляет собой один из вариантов кожно-мышечного мешка. С механической точки зрения кожно-мышечный мешок плоских червей очень напоминает то, что мы видим у гидр или актиний. Во всех случаях он образован слоями кольцевых и продольных мышц и заполнен жидкостью; главное отличие заключается в том, что у полипов – это жидкость, заполняющая их

гастроваскулярную полость, а у плоских червей – собственные полужидкие ткани их тела. Однако при сокращении наружного мышечного мешка содержимое и здесь не поддается сжатию, давление внутри тела повышается и благодаря этому различия в тоне отдельных групп кожных мышц вызывают изменения формы тела. Многие турбеллярии могут целиком вытягиваться в ниточку, сокращаться в шарик или вытягивать передний или задний конец тела. При этом все их внутренние органы, в зависимости от консистенции своих тканей, претерпевают либо сильнейшие временные деформации, либо перемещения, но и то и другое – без вреда для себя. Тем не менее необходимость выносить подобные воздействия, несомненно, отражается на всей организации животного и, вероятно, препятствует достижению органами высокого функционального совершенства. С другой стороны, «мезенхимная» организация, при которой весь кожно-мышечный мешок заполнен мезенхимой с заключенными в ней органами, представляет и некоторые конструктивные преимущества; одним из таких преимуществ является полная свобода возникновения мышечных волокон или пучков, пересекающих тело в любом направлении и появляющихся (в процессе эволюции) всюду, где в них возникает надобность.

В простейшем случае паренхимные мышцы *Acoela* бывают представлены отдельными волокнами, которые либо беспорядочно идут по всем направлениям, либо более или менее придерживаются трех основных направлений: продольного, поперечного и дорсовентрального (рис. 128, А). При этом за счет продольных мышц очень часто обособляются системы ретракторов переднего и заднего концов тела, а за счет дорсовентральных мышц – ретракторы глотки. Даже у форм, имеющих обособленный пищеварительный синцитий, мышечные клетки или целые их пучки свободно пронизывают этот последний; мало того, и за пределами *Acoela* мы встречаем случаи, когда дорсовентральные мышцы тела пронизывают амебоидный эпителий кишечника (рис. 128, Б). По сравнению с высокополяризованной структурой и упорядоченными слоями мышечных отростков гидроидов, *Acoela* с их паренхимой, во всех направлениях пронизанной диффузно разбросанными мышечными волокнами, представляют, несомненно, более примитивное состояние, но более чреватое разнообразными возможностями прогрессивного развития.

Кроме функции общей сократимости тела, мускулатура низших турбеллярий обычно обслуживает рот и совокупительный аппарат. Последнего у *Xenoturbella* нет, и мы встречаем у нее только те первичные функции сократительно-мышечного аппарата, которые видели и у кишечнополостных:

1) общая сократимость тела и 2) хватание и глотание добычи. У наиболее примитивных турбеллярий при отсутствии эпителиальной глотки ротовое

отверстие обслуживается, с одной стороны, кожной мускулатурой, с другой – венцом дорсовентральных волокон, прикрепляющихся вокруг него и расходящихся к спинной стороне. При возникновении глотки (*pharynx simplex*) функция глотания сильно совершенствуется и глотательная мускулатура осложняется. В частности, появляются протракторы глотки, прикрепляющиеся одним концом к этой последней и другим концом – к покровам. С развитием совокупительного аппарата у одних форм – только мужского, у других – мужского и женского – за счет паренхимных мышц образуется мускулатура этих органов. При наличии органов кожного вооружения эти последние также имеют свои мышцы – протракторы и ретракторы. При овладении добычей у большинства *Ascoela* играет роль передний конец тела, несущий клейкие железы и способный сильно вытягиваться. Вытягивается он при расслаблении собственной продольной мускулатуры и сокращении собственной кольцевой, а также кольцевой и продольной мускулатуры остального тела; сокращается – при сокращении прежде всего собственной продольной мускулатуры, а также паренхимных мышц-ретракторов (рис. 128, А). У других форм (*Convoluta*, *Oligochoerus*) функцию овладения добычей выполняют и края тела, загибающиеся на брюшную сторону и нередко вооруженные околоротовыми пузырьвидными железами, снабженными стилетами.

Что касается функции передвижения, она у большинства *Ascoela* всецело осуществляется ресничками кожного эпителия, но во многих случаях, особенно у более крупных (*Anaprepik*, *Amphiscolops*) или сильно вытянутых форм (*Proporus*), известное локомоторное значение получает и мускулатура тела.

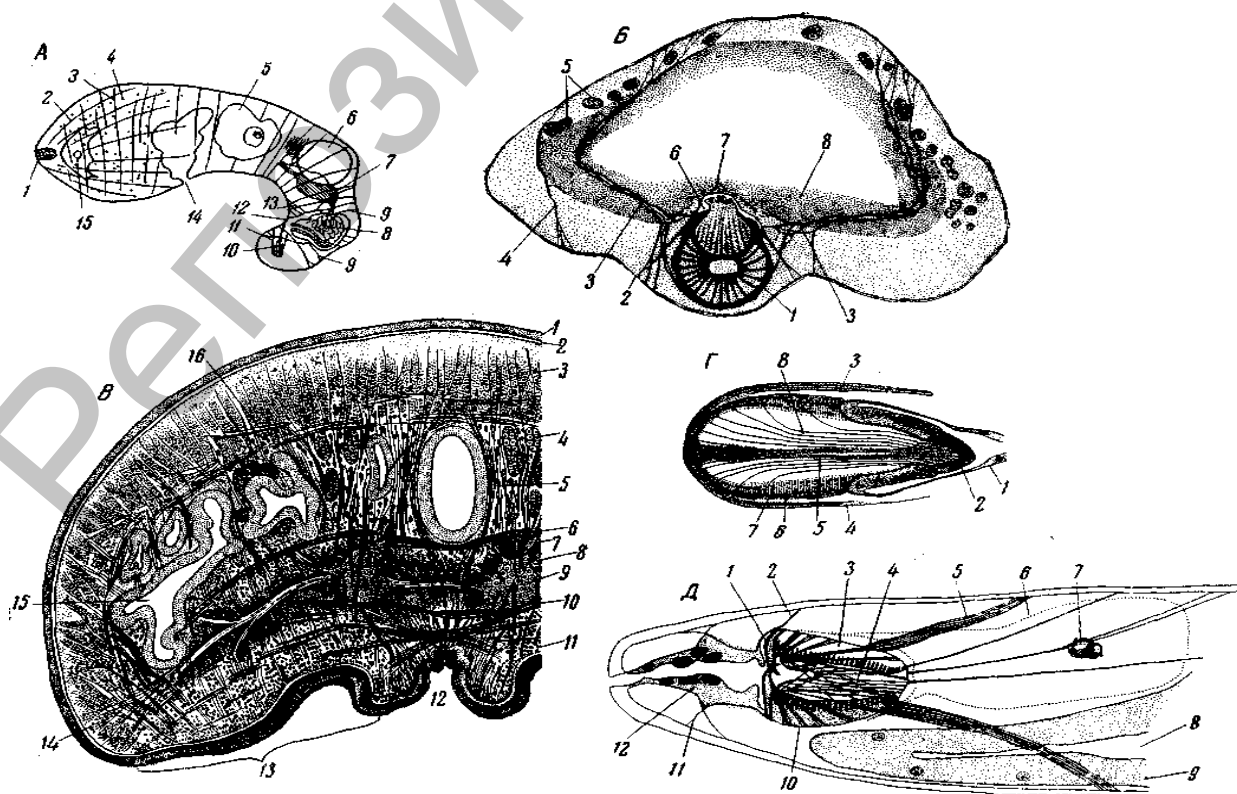


Рис. 128. Строение сократимого аппарата плоских червей

А – *Pseudoconvoluta flava* (Acoela), медиальный разрез, показывающий схему расположения паренхимной мускулатуры: 1 – лобные железы; 2 – ретракторы переднего конца; 3 – дорсо-вентральные мышечные волокна; 4 – поперечные мышечные волокна; 5 – медиально расположенный овоцит; 6 – совокупительная сумка; 7 – потоки спермы, идущие к совокупительному органу (8); 9 – ретракторы совокупительного органа; 10 – железистый шип совокупительного аппарата; 11 – его протракторы; 12 – мужское половое отверстие; 13 – протракторы совокупительного органа; 14 – рот с зачаточной глоткой; 15 – мозг со статоцистом (оригинал); Б – *Phaenocora potycirra* (Rhabdoeola Typhloplanoidea), поперечный разрез, показывающий олигомеризованный тип мускулатуры прямокишечных турбеллярий: 1 – мужской совокупительный орган; 2 – его вентральные ретракторы; 3 – его дорсальные ретракторы, пронизывающие стенку кишечника; 4 – дорсовентральные мышцы; 5 – разветвление желточника; 6 – мужской половой канал; 7 – протракторы совокупительного органа; 8 – эпителий кишечника (по Беклемишеву); В – *Arliodactylus speciosus* (Triclada Terricola), поперечный срез в области присасывательной ямки: 1 – эпидермис; 2 – его пограничная пластинка; 3 – продольные мышцы паренхимы спинной стороны; 4 – фолликулы желточников; 5 – дорсовентральные мышцы; 6 – поперечные мышцы; 7 – железистые клетки, протоки которых открываются на ползательных полозьях; 8 – яйцевод; 9 – стволы глубокого внутривентрального нервного сплетения; 10 – поперечные мышцы вентральной стороны; 11 – железы присасывательной ямки; 12 – ползательные полозья; 13 – присасывательная ямка; 14 – продольные мышцы; 15 – ветви кишечника; 16 – поперечные мышцы спинной стороны (по Graff); Г – хоботок *Phonorrhynchus mamertinus* (Rhabdocoela Polycystididae) сагитальном разрезе: 1 – хоботное влагалище; 2 – клейкий эпителий на конце хоботка; 3 – спинной протрактор; 4 – брюшной протрактор; 5 – протоки железистых клеток, открывающиеся на конце хоботка; 6 – пограничная пластинка хоботка; 7 – кольцевая мускулатура хоботка; 8 – продольная мускулатура хоботка (по J. Meixner); Д – хоботок *Gnaihorthynchus conocaudatus* (Rhabdocoela Gnathorrhynchidae) схема строения переднего конца тела, вид с левой стороны: 1 – крючья хоботка; 2 – передний ретрактор хоботка; 3 – продольный мышечный валик, служащий опорой крючку; 4 – внутренние ретракторы хоботка; 5 – наружные ретракторы хоботка; 6 – контуры мозга (пунктир); 7 – глаз; 8 – полость кишечника; 9 – его эпителий; 10 – мускулы-аддукторы крючьев; 11 – дилататоры хоботного влагалища; 12 – эпителий хоботного влагалища (по J. Meixner)

Вытянутые формы при движении помогают себе змеевидным изгибанием тела. Сократимость тела и способность сильно менять форму очень помогают протискиванию в узких пространствах, что особенно существенно для живущих в толще грунта форм (например, *Convoluta roscoffensis*). Вообще при наличии общей сократимости тела и движения при помощи ресниц по поверхности субстрата или внутри субстрата участие мускулатуры в передвижении рождается само собой и на каждом шагу. Поэтому не удивительно, что все крупные турбеллярии в той или иной мере переходят к передвижению при помощи мышц; участие в ползании сохраняют только ресницы брюшной стороны (подошвы); работа остальных ресниц имеет у них только гидрокинетическое значение. В сущности, лишь возможность использовать для передвижения мускулатуру и позволила многим турбелляриям достичь крупных размеров, при которых уже невозможно передвижение при помощи одних ресниц.

У турбеллярии встречаются 4 типа передвижения при помощи мускулатуры: 1) ползание путем перистальтики всего тела; 2) ползание при помощи перистальтических волн, проходящих по обращенной к субстрату

стороне тела; последняя в таком случае отличается особенно сильным развитием мускулатуры, и в особенности дорсовентральной, и образует нечто



Рис. 129. Наземная планария *Rhynchodemus bilineatus* (Turbellaria, Triclada), ползущая при помощи перистальтики своей ползательной подошвы, вид в профиль (по С.Ф.А. Pantin)

вроде ползательной подошвы; иногда волны перистальтики на подошве появляются в виде настоящих поперечных валиков («м и о п о д и й»), так что ползущая планария касается субстрата только гребнями этих валиков (рис. 129), как, например, *Rhynchodemus bilineatus* (Triclada Terricola). При передвижении волн спереди назад вдоль подошвы животное катится на них, как на тракторных гусеницах; 3) движение при помощи змеевидных изгибов тела, свойственное вытянутым формам; при относительно слабой мускулатуре и значительных размерах тела мы видим змеевидное ползание, наиболее выраженное у *Rhynchoscolex* (Notandropora); при сильной продольной мускулатуре оно переходит в плавание; зачаточную форму такого плавания мы видим у *Promonotus* (Alloeocoela Crossocoela); при слабой мускулатуре и малых размерах тела сильно вытянутые формы плавают при помощи ресниц, но с участием изгибов тела; 4) плавание при помощи сгибания и разгибания придатков тела. Среди турбеллярии этот способ передвижения в зачаточном виде свойствен многим поликладам, имеющим обособленные боковые края тела, играющие роль примитивных плавников.

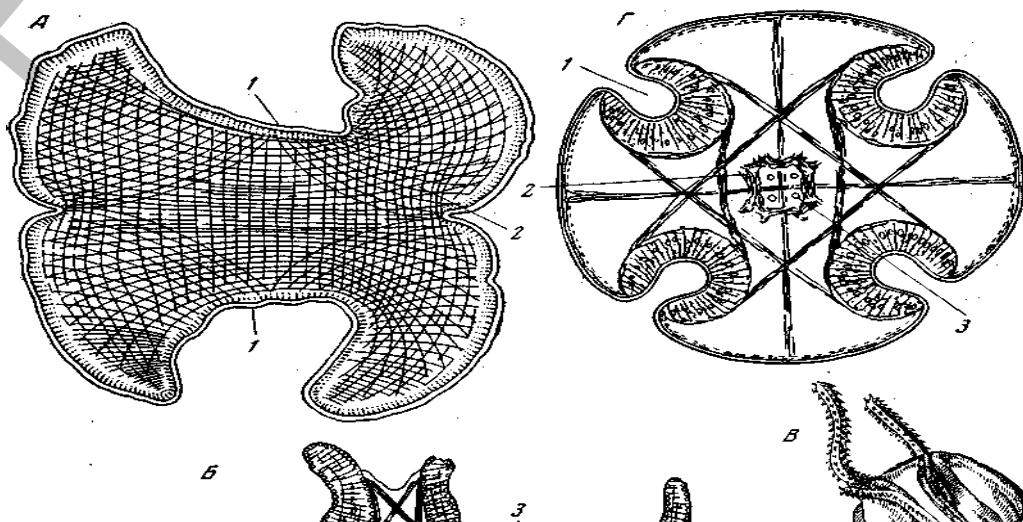
Развитие хватательно-глотательной функции выражается у высших турбеллярии прежде всего в создании разнообразных и часто сложных типов глотки. Сильная мускулатура и совершенство глотки позволяют турбелляриям овладевать добычей несмотря на слабость остальной мускулатуры тела. Хватательные щупальца, свойственные кишечнополостным, у турбеллярий полностью отсутствуют. Мозговые щупальца поликлад, быть может гомологичные аборальным щупальцам гребневиков и наркомедуз, сохранили только чувствительную функцию и полностью утратили хватательную. В качестве дополнительных органов овладения добычей могут быть приспособлены края тела или его передний конец.

Хватательные приспособления переднего конца тела в примитивных случаях выражаются, как мы видели, в присутствии клейких желез и мускулов-ретракторов. В подотряде *Kalyptorhynchia* (отряд *Rhabdocoela*) на

переднем конце тела находится сложно дифференцированный хоботок, снабженный мышечным влагалищем, в которое он может втягиваться при помощи мускула-ретрактора, идущего от вершины хоботка ко дну влагалища; выпячивается хоботок благодаря сокращению стенки влагалища; снаружи к влагалищу прикрепляются мышцы,двигающие хоботок в целом, – ретракторы и протракторы. Хоботок может быть не расщеплен и снабжен на конце клейкими железками (Polycystididae и др.) (рис. 128, Г) либо раздвоен и иногда снабжен кутикулярными шипчиками (Schizorhynchidae, Gnathorhynchidae, рис. 128, Д). Хоботок *Kalyptorhynchia* расположен строго на переднем конце тела и потому его можно было бы рассматривать как видоизменение последнего. Однако в семействе *Trigonostomidae* сходный, хотя и лишенный влагалища хоботок образуется субтерминально, на брюшной стороне головы.

У паразитических плоских червей хоботки, сходные по своему устройству с хоботком калипторинхий, но снабженные шипиками или крючочками и служащие органами прикрепления к хозяину, возникают в довольно различном числе и расположении. Многие циклофиллиды, например *Taenia solium*, имеют на сколексе единственный апикально расположенный хоботок; все тетраринхиды имеют по четыре таких хоботка, расположенных на сколексе радиально-симметрично (рис. 130, В). Дигенетический сосальщик *Rhopalies* имеет пару втяжных хоботков, расположенных по бокам ротовой присоски. Все это не позволяет считать хватательные и прикрепительные хоботки плоских червей видоизменением переднего конца тела животного; скорее в них можно видеть органы, возникающие путем местной перестройки покровов и мускулатуры и не обязательно на апикальном конце тела.

Двигательный аппарат паразитических плоских червей, в принципе сходный с таковым турбеллярий, характеризуется, однако, сильным развитием прикрепительных органов. У *Digenea* обычно имеются две присоски – ротовая и брюшная, у *Monogenea* и их личинок задний конец тела обособлен в виде церкомера, несущего сложный прикрепительный аппарат из крючьев и присосок с соответствующей мускулатурой. В видоизмененном виде церкомер сохраняется и в развитии ленточных червей. Сколекс цестод также несет присоски и другие прикрепительные органы.



А – поперечный разрез через сколекс *Pseudophyllidea* с двумя присасывательными ямками: 1 – присасывательная ямка (*bothriurn*); 2 – мышечные волокна; Б – поперечный разрез через сколекс *Tetraphyllidea* с 4 ботриями: 1 – разрезы нефридиев; 2 – разрезы нервных стволов; 3 – ботридии (из Human); В – сколекс *Tetrarhynchus* (*Tetrarhynchidea*); на переднем крае каждой из четырех присасывательных ямок открывается влагалище одного из четырех длинных хоботков; хоботок вооружен крючьями и впячивается в узкую часть влагалища при помощи длинного ретрактора; выворачивание хоботка совершается при помощи сокращения мощной мускулатуры проксимальной расширенной части влагалища; Г – поперечный разрез через сколекс *Nematobothrium* (*Cyclophyllidae*) с 4 присосками (*acethabola*) и двулучевым расположением мускулатуры: 1 – присоски; 2 – нервный аппарат сколекса; 3 – разрезы нефридиев (по Futirmann)

15.4. Сократительно-двигательный аппарат немательминтов

Мышечный аппарат нематоморфных групп представляет значительное разнообразие в связи с различиями в образе жизни и способах передвижения отдельных относящихся сюда классов. Однако существуют черты, общие и для всего подтипа. В связи со значительной редукцией паренхимы и, нередко, большим развитием полости тела структура немательминтов приобретает более или менее поляризованный характер, что ведет к упорядочению и, порой, к упрощению кожной мускулатуры по сравнению с таковой плоских червей. В то же время паренхимная мускулатура подверглась у немательминтов значительной редукции, и от нее остались лишь отдельные, специализованные мышцы – тенденция, наметившаяся уже у *Rhabdocoela*. Наконец наличие кутикулярных образований во всех группах немательминтов создает условия для возникновения двигательного аппарата, состоящего из индивидуализованных мышц и подвижно сочлененных скелетных частей; дальше всех в этом направлении пошли киноринхи.

По господствующему способу передвижения всех немательминтов и скребней можно разбить на четыре группы: 1) классы, сохранившие передвижение при помощи ресниц (*Gastrotricha*, *Rotatoria*); 2) передвигающиеся при помощи змеевидных изгибаний тела (*Nematodes*, взрослые *Nematomorpha*); 3) передвигающиеся по гидравлическому способу при помощи втягивания и выпячивания переднего конца тела с нагнетанием туда полостной жидкости (*Kiiiorhyncha*, *Priapulioidea*); 4) неподвижно прикрепленные паразиты (*Acanthocephala*).

Гастротрихи при ничтожных размерах тела обладают крайне олигомеризованным и специализованным мышечным аппаратом. Из всей кожной мускулатуры они сохранили 2–4 продольные мышцы, идущие от задних прикрепительных трубочек к переднему концу и осуществляющие изгибание тела, играющие роль при управлении плаванием. Форма тела в связи с отсутствием кожно-мышечного мешка является постоянной – может быть, за счет кутикулы. Передние концы мышечных лент могут давать ответвления к глотке, что позволяет им действовать и в качестве ретракторов этой последней.

Кожная мускулатура коловраток несколько менее олигомеризована и еще более дифференцирована, чем у гастротрих. Большая дифференциация мускулатуры коловраток, очевидно, связана с расчленением их тела, которое в наиболее типичном случае распадается на голову, туловище и ногу, в свою очередь членистую, и с соответствующим расчленением кутикулы. Кожная мускулатура коловраток включает до 11 продольных мышц и понескольку кольцевых и поперечных; кроме того, имеются мышечные клетки во внутренних органах, а также мышцы, приводящие в

движение глотку. У сравнительно мало расчлененных Notommatidae продольные мышцы служат для изгибания тела, у Vdelloidea участвуют в укорочении тела на манер подзорной трубы и в пяденицеобразном шагании, у форм с дифференцированной ногой и головой служат ретракторами головы и приводят в движение ногу. У панцирных форм на протяжении одетого панцирем туловища значительные участки продольных мышц могут быть редуцированы. Кольцевые мышцы расположены в передней части тела и иногда образуют сфинктер, смыкающийся над втянувшимся коловращательным аппаратом при реакции укрытия переднего конца под влиянием раздражения. Коловращательный аппарат имеет собственную, часто довольно сложную мускулатуру, мало изученную. Движение боковых шипов (у *Pedalia* и др.) осуществляется при помощи поперечных мышц. Внутри класса коловраток и расчленение тела на отделы, и способы передвижения (как и способы добывания пищи) очень разнообразны, в связи с чем сравнительное изучение их двигательного аппарата представляло бы большой интерес.

Свободноживущие круглые черви, в основном жители грунта, отличаются плотной, но гибкой кутикулой, сильными, но недифференцированными движениями и обособленной, строго упорядоченной, но также очень слабо дифференцированной мускулатурой. В этом последнем отношении они стоят значительно ниже обоих только что рассмотренных классов, в особенности коловраток.

Мышечный аппарат нематод в основном образован продольными мышцами кожи; кольцевые мышцы кожи у них полностью исчезли, а из паренхимных мышц плоских червей сохранились только те, которые вошли в состав пищеварительного или полового аппарата. При этом у части нематод число мышечных клеток кожи очень мало и строго постоянно (*Meatomyaria*); у других видов, большей частью крупных, их гораздо больше и может быть число их увеличено вторично (*Polymyaria*). Основной функцией кожных мышц является локомоторная: благодаря отсутствию кольцевых мышц нематоды не способны к перистальтическим изменениям диаметра тела и двигаются исключительно весьма характерными змееобразными изгибаниями. Несмотря на отсутствие кольцевых мышц, туловищная мускулатура *Ascaris* все же работает по принципу кожно-мышечного мешка, с опорой на полостную жидкость.

Мускулатура пищеварительного аппарата нематод приурочена к передней и задней кишке; средняя кишка мышечной обкладки не имеет. Мускулатура передней кишки состоит из мышц, входящих в состав глотки, а также из мышц,двигающих глоткой (протракторов и ретракторов). В задней кишке мышечные волокна образуют сфинктер. Половые протоки как мужские, так и женские имеют обкладку из мышечных клеток, способствующую эвакуации половых продуктов. Целый набор мышц обеспечивает движение спикул совокупительного аппарата самцов.

Мускулатура взрослых волосатиков также состоит в основном из слоя продольных кожных мышц.

15.5. Вопросы для самоконтроля

1. Первичные функции сократимых структур одноклеточных животных.
2. Как появилась мышечная система животных?
3. Функции сократительных структур многоклеточных животных.
4. Принципы движения коралловых полипов и сцифомедуз.
5. Сократительно-двигательный аппарат гидроидов.
6. Двигательный аппарат коралловых полипов и гребневиков.
7. Дифференциация сократительно-двигательного аппарата турбеллярий.
8. Двигательный аппарат паразитических плоских червей.
9. Мышечный аппарат немательминтов.

ТЕМА 16

СОКРАТИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ МОЛЛЮСКОВ, АННЕЛИД И ЧЛЕНИСТОНОГИХ

16.1. Сократительно-двигательный аппарат моллюсков

Моллюски, подобно плоским червям и немуртинам, обладают сильно развитой мезенхимой, что, естественно, ведет к упорному сохранению в диффузном состоянии хотя бы части мышечных клеток. Однако наряду с этим крупные размеры многих моллюсков и значительные количества мускулатуры в отдельных частях тела вызывают тенденцию к сегрегации мышечных клеток и образованию мышечной ткани, а развитие твердых частей и прежде всего раковины является стимулом к образованию обособленных, индивидуализованных мускулов, прикрепляющихся к этим твердым частям. Таким образом, у большинства моллюсков наряду с хорошо обособленными мышцами сохраняются и диффузные мышечные волокна в мезенхиме, точно так же, как наряду с обособленным центральным отделом нервного аппарата мы находим у них диффузное нервное сплетение, а наряду с артериальной и венозной системами – обширную сеть лакун.

Характернейшей особенностью моллюсков является присутствие ноги и раковины, сильно отражающееся на строении их мускулатуры. Среди низших моллюсков единственное исключение составляют бороздчатобрюхие (*Solenogastres*), лишенные раковины и либо вовсе лишенные ноги (отряд *Chaetodermatoidea*), либо сохранившие ее рудимент (отряд *Neomenioidea*). В результате бороздчатобрюхие имеют более или менее равномерно развитый кожно-мышечный мешок. Однако весьма вероятно, что они утратили ногу вторично и что столь же вторичным является и их кожно-мышечный мешок.

Нога – первичный и основной локомоторный орган моллюсков. Примитивный тип ноги мы, по-видимому, встречаем у хитонов и у большинства улиток, где она представлена мускулистой плоской ползательной подошвой, развитой вдоль blastoporalной стороны тела. Следы подошвы сохраняет и нога примитивных двустворчатых (*Protobranchia*), тогда как у большинства представителей этого класса она принимает клиновидную или пальцевидную форму и служит меньше для ползания и прыганья, чем для рытья. О некоторых из многообразных видоизменений ноги улиток и о необычайной ее перестройке у головоногих кратко будет сказано ниже.

Примитивные моллюски – малоподвижные, пасущиеся животные, выработавшие тяжелое оборонительное вооружение. Большинство представителей типа сохранило это же направление специализации, но

целый ряд отдельных групп пошел по пути увеличения активности, сопровождаемого облегчением или полной редукцией раковины, развитием дальностных рецепторов, усовершенствованием центрального отдела нервного аппарата и общим повышением уровня организации. Дальше всего по этому пути продвинулись головоногие.

В зависимости от общего направления развития отдельных групп моллюсков различные направления принимает и эволюция их двигательного аппарата. Хитоны имеют раковину из восьми подвижно сочлененных пластинок, метамерно расположенных вдоль спинной стороны животного. Пластинки раковины приводятся в движение рядом хорошо обособленных мускулов – продольных, косых и поперечных. Волокна последних являются, в сущности, дорсовентральными, соединяя между собой налегающие друг на друга края пластинок. Плоская нога хитона служит органом передвижения и присасывания к субстрату. Она насквозь пронизана мышечными волокнами, идущими во всех направлениях: продольными, поперечными, косыми и дорсовентральными. Последние дорсальными концами прикрепляются к пластинкам раковины и, с обеих сторон огибая медиально расположенные внутренние органы, веерообразно расходятся по ноге.

Дорсальные ретракторы рудиментарной ноги *Neomenioidea* (*Solenogastres*) являются, очевидно, гомологами этих мышц.

Края мантии, со всех сторон окаймляющие тело хитона, также во всех направлениях пронизаны мышечными волокнами, благодаря чему при присасывании животного к субстрату края мантии способны примыкать к малейшим неровностям последнего.

Наконец чрезвычайной сложности достигает у хитонов буккальная мускулатура, состоящая из 37 парных и 6 непарных мускулов, что связано с большой сложностью ротового аппарата. Здесь мы впервые сталкиваемся со специализованным фитофагом, способным использовать растительную пищу, жесткую, недоступную для нижестоящих животных, и обладающим необходимыми для этого приспособлениями (радула и т.д.).

Как мы видели у *Tryblidiida*, как и у хитонов, существуют парные метамерные ретракторы ноги и головы, прикрепляющиеся у них двумя симметричными рядами к раковине; *Nuculidae* сохраняют еще 4 пары этих мышц, остальные *Lamellibranchia* – 2 пары.

Гомологи парных ретракторов ноги имеются у личинок низших *Gastropoda*. Колюмеллярный мускул взрослых гастропод, служащий у них ретрактором ноги, по природе своей асимметричен, так как образуется за счет одного из парных ретракторов личинки. Однако у сравнительно примитивных современных *Dicoglossa* место его прикрепления к раковине образует широкую, вполне симметричную подковку, открытую спереди. Имеющие такую же колпачкообразную раковину легочные улитки

(*Siphonaria* и другие) обладают колюмеллярным мускулом резко диссимметричной формы.

Ползание большинства улиток конвергентно напоминает ползание крупных триклад: в основном оно совершается при помощи волн мышечных сокращений, пробегающих вдоль подошвы, при значительном смазывании субстрата слизью, а у мелких форм – не без участия ресниц мерцательного эпителия, которым всегда бывает выстлана подошва. При этом *Fissurellidae* или *Docoglossa* практически не высовываются из раковины и набор доступных им различных движений крайне ограничен.

У большинства *Prosobranchia*, обладающих извитой раковинной, колюмеллярный мускул верхним концом прикрепляется к столбику раковины (*columella*), а нижний конец частью веерообразно расходится в ногу, частью прикрепляется к крышечке. Помимо участия в ползании, он играет роль ретрактора, втягивающего при опасности ногу и голову в раковину и закрывающего ее устье крышечкой. У *Pulmonata* от колюмеллярного мускула отходят, кроме того, обособленные ретракторы к головным щупальцам и глотке (рис. 133, 4). Антагонистом этой системы ретракторов является кожная мускулатура, в особенности кольцевая; ее сокращение вызывает вытягивание головы и туловища. В силу этого двигательный аппарат вышестоящих *Gastropoda* позволяет им совершать гораздо более разнообразные и – часто – более быстрые движения и, прежде всего, далеко высовываться из раковины.

При редукции раковины колюмеллярный мускул может полностью исчезать (например, у голых слизней среди *Pulmonata* и у части *Opisthobranchia*) или от него остаются вентральные части волокон в качестве собственных дорсовентральных волокон ноги.

Чрезвычайное развитие мускулатуры ноги и нередко встречающееся расчленение ноги поперечными бороздами на две или три части (*propodium*, *mesopodium*, *metapodium*) или продольной бороздой на две симметричные половины ведет среди *Pectinibranchia* к появлению новых форм ползания с участием шагающего движения (*Pomatias* из *Taenioglossa*) или к подтягиванию на вытянутом проподии, к своеобразному прыгающе-шагающему передвижению – *Strombidae* (рис. 131, А) и наконец, к плаванию чисто планктических *Heteropoda* (*Taenioglossa*); у наиболее специализированных гетеропод (*Carinaria*, рис. 131, Б, *Pterotrachea*) передняя нога превращена в обособленный плавник, сплюснутый в сагиттальной плоскости, а метаподий образует заднюю часть веретеновидного тела животного; колюмеллярный мускул играет роль плавательной мышцы. У *Firoloida* метаподий редуцирован, и вся нога представлена только плавником.

Для гастропод очень характерно наличие сложно-дифференцированной мускулатуры ротовых органов, а для высших гастропод – также и сложной мускулатуры копулятивного аппарата.

Двигательный аппарат *Bivalvia* имеет два главных отдела: один – связанный с ногой, другой – с мантией и раковиной. Как уже упоминалось, нога их снабжена четырьмя (*Nuculidae*) или двумя парами ретракторов, прикрепляющихся к раковине и являющихся гомологами ретракторов ноги *Tryblidiida* и хитонов. Кроме того, в ноге имеется множество мышечных волокон различных направлений. В роющей ноге *Ensis* (рис. 132) они образуют настоящий кожно-мышечный мешок, опирающийся на центральный кровяной синус. Перед высыванием ноги в ее синус работой сердца нагнетается кровь, при втягивании ноги кровь из синуса выгоняется в почечные лакуны и объем ноги резко сокращается.

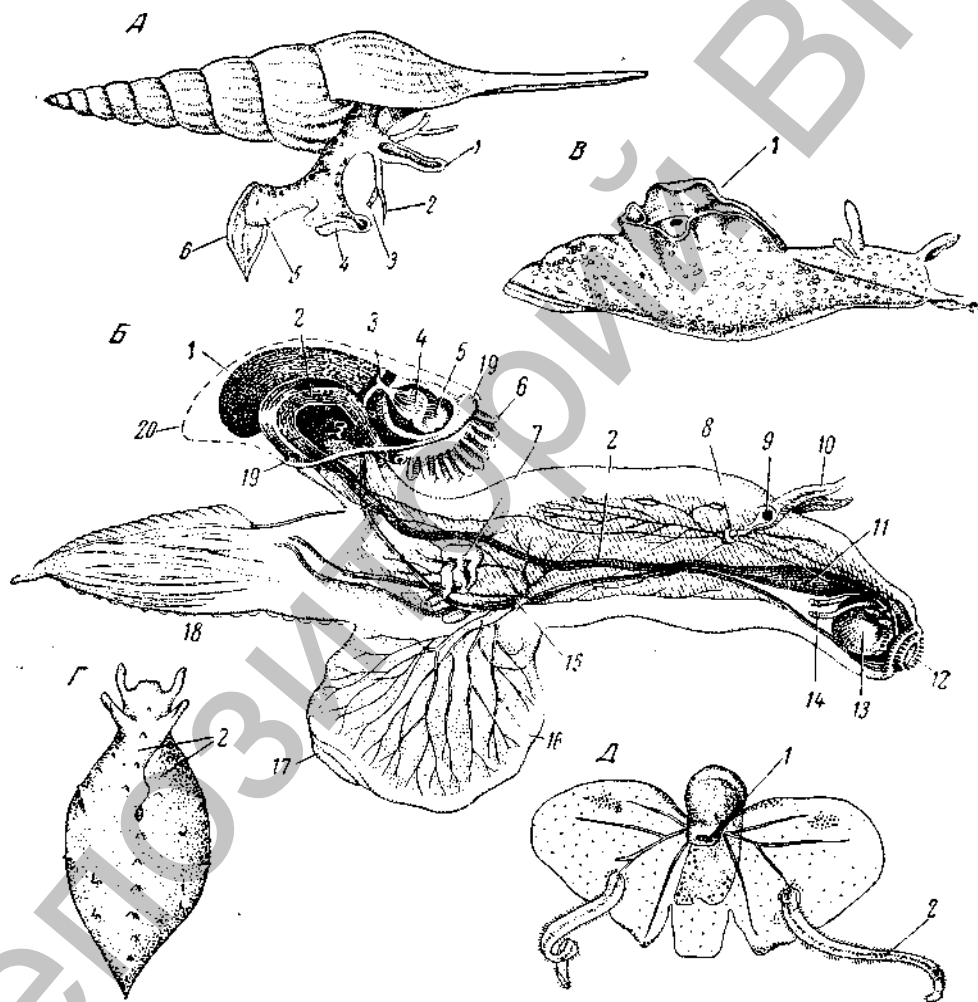


Рис. 131. Различные типы строения ноги улиток

А – *Rosellaria reclirostris* (Taenioglossa Stornbidae), высунувшаяся из раковины, вид справа; нога, приспособленная для шагающего (припадающего) передвижения: 1 – хобот; 2 – головные щупальца; 3 – глаза; 4 – передняя часть ноги; 5 – задняя часть ноги; 6 – крышечка; Б – *Carinaria mediterranea*, самец (Prosobranchia Taenioglossa Heteropoda); планктическая форма, нога превращена в непарный плавник: 1 – семенник; 2 – кишка; 3 – аорта; 4 – желудочек сердца; 5 – предсердие; 6 – жабра; 7 – совокупительный орган; 8 – церебральный ганглий; 9 – глаз; 10 – щупальце; 11 – желудок; 12 – рот; 13 – глотка; 14 – слюнные железы; 15 – педальный ганглий; 16 – проподий; 17 – мезоподий; 18 – метаподий; 19 – край мантии; 20 – раковина; В –

Aplysia pundata (Opisthobranchia Tectibranchia) с боковыми придатками ноги (параподиями – 1), служащими для плавания; Г – *Notarchus punctatus* (Opisthobranchia Teutibranchia) со спины, параподии (2) загнуты на спину и частично срастаются между собой; Д – *Desimpterus papilio* (Opisthobranchia Pteropoda), параподии превращены в парные крыловидные плавники, остальная нога редуцирована: 1 – рот; 2 – щупальцевидные придатки плавников (из Pelseneer и Hofmann)

Такое изменение объема органов путем перекачки крови распространено у моллюсков очень широко.

Край мантии у большинства улиток простой и выделяет наружный слой раковины, у *Turritella* вдоль него идет ряд щупалец, защищающих мантийную полость от проникновения ила. У двустворчатых и у *Neopilina* край мантии двумя идущими вдоль него бороздками разделен на три валика или каймы: наружная, примыкающая к раковине, является секреторной – внутренняя ее поверхность выделяет периострак, наружная – призматический слой раковины; средняя кайма у двустворчатых чувствительная, за ее счет образуются все органы чувств края мантии; внутренняя кайма (velum) мышечная. Часто пронизывающие ее мышцы прикрепляются к раковине и являются ретракторами velum'a.

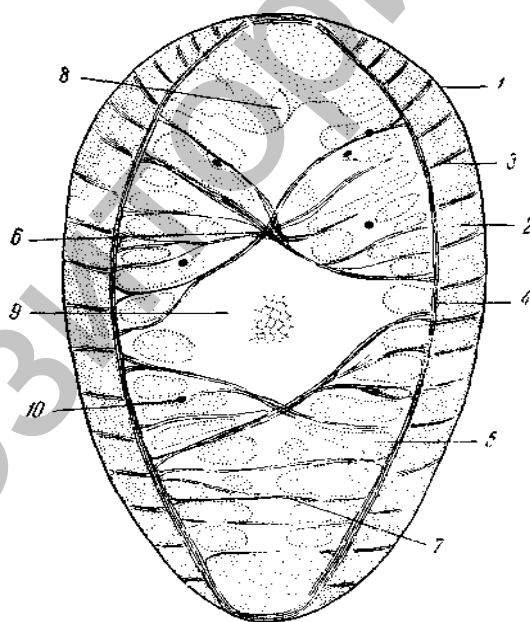


Рис. 132. Поперечный разрез ноги *Ensis siliqua* (Bivalvia)

1 – наружный эпителий и субэпителиальный слой кольцевых мышц; 2 – наружные продольные мышцы; 3 – пронизывающие их косые мышцы; 4 – слой дорсо-вентральных мышц; 5 – внутренние продольные мышцы; 6 – косые мышцы; 7 – поперечные мышцы; 8 – нотная артерия; 9 – венозный синус ноги; 10 – нервы, идущие от педального ганглия (по Л. Graham)

Velum служит для замыкания мантийной полости и регулирования тока воды у всех форм, у которых края мантии не срастаются.

Обе створки раковины в типичном случае бывают соединены двумя мощными мышцами – аддукторами, закрывающими раковину: одним передним и одним задним. Раскрывание раковины совершается пассивно благодаря упругости лигамента, который при закрытой раковине оказывается зажат между двумя половинами замка. В пределах класса широко распространена тенденция к редукции переднего замыкателя и к возникновению неравномышечных (анизомиарных) и одномышечных (мономиарных) форм. При этом единственный оставшийся задний замыкатель обычно смещается к середине раковины, как у *Pecten* или у *Ostrea*.

Имеются мышцы и в других органах двустворчатых, например в жабрах; последние сильно развиты в тех случаях, когда движение жабр приобретает гидрокинетическое значение, как, например, у *Nuculanidae* (Protohranchia), и у *Septibranchia*.

У головоногих нога закладывается в виде нескольких пар зачатков, из которых у *Dibranchiata* 4 или 5 пар сдвигаются вперед и, располагаясь вокруг рта, образуют руки, а 1 пара остается сзади. Обе ее половины срастаются и образуют воронку. Однако у *Nautilus* (Tetrabranchiata) воронка остается в виде двух несросшихся половин. Морфологически руки головоногих гомологичны краевым выростам подошвы ноги, а воронку А. Naef, вслед за А. Willey, считает гомологом эпиподальной складки низших брюхоногих. Однако это толкование не является единственным. Раковина служила у четырехжаберных моллюсков и еще служит у их последнего представителя *Nautilus* домиком. У *Decapoda* она обрастает мантией и превращается в скелетную пластинку, лежащую на физиологически спинной стороне животного. У части *Decapoda* она становится рудиментарной, а у *Ostropoda* полностью исчезает. Наряду с раковиной или взамен ее у головоногих возникает внутренний скелет, построенный из хрящевой ткани, напоминающей таковую позвоночных. В состав внутреннего скелета входят следующие части: 1) головной хрящ, окружающий мозг и статоцисты и напоминающий хрящевой череп позвоночных; 2) орбитальные хрящи, защищающие глаза; 3) затылочный хрящ, лежащий у морфологически переднего края мантии; 4) хрящи, лежащие при основании рук; 5) хрящи плавников; 6) хрящи позади воронки и т.д. Все эти скелетные части служат местами прикрепления мышц (рис. 133, В).

У четырехжаберных имеются, прежде всего, ретракторы, прикрепляющиеся одним концом к внутренней стенке жилой камеры раковины, а другим – к боковым частям головного хряща. Эти мускулы гомологичны колумеллярным мускулам брюхоногих. У десятиногих целый ряд хорошо обособленных ретракторов идет от нижней поверхности раковины (морфологически являющейся внутренней ее поверхностью) к головному хрящу и к воронке. Кроме того, имеются протракторы воронки,

идушие к ней от головного хряща, и подыматели воронки, идущие к ней от шейного хряща. Мантия состоит из мощного слоя поперечных мышц, лежащего между двумя более тонкими слоями продольных. Чрезвычайно сложная и сильная мускулатура имеется в руках. Руки несут множество присосок, а у некоторых групп – и щупалец. И те, и другие имеют собственную мускулатуру. Наконец у всех Decapoda и части Ocloroda на внутренностном мешке имеются боковые плавники.

Движения головоногих чрезвычайно разнообразны. Очень многие из них могут плыть головой вперед, благодаря волнообразным движениям плавников. Все головоногие могут быстро плыть вершиной внутренностного мешка вперед, с силой выталкивая воду из мантийной полости через воронку наружу (реактивное движение!). Сложная мускулатура, управляющая движениями воронки, позволяет им при этом регулировать направление струи, а следовательно, и направление движения плывущего животного, настолько, что при помощи реактивного движения многие из них могут плавать и головой вперед. Наконец руки служат не только орудием лова, но у донных форм также и органами передвижения.

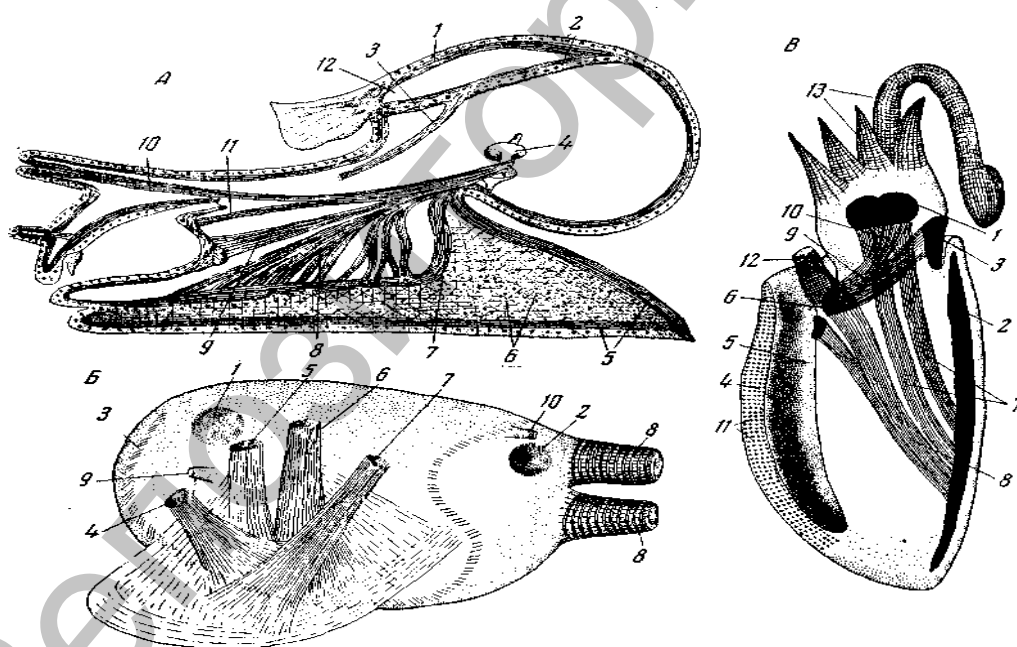


Рис. 133. Схемы строения сократительно-двигательного аппарата моллюсков

А – Gastropoda, виноградная улитка (*Helix pomatia*) в сагиттальном разрезе: 1 – продольные мышцы кожи; 2 – кольцевые мышцы кожи; 3 – ретрактор пениса; 4 – кусок столбика (columella) раковины, к которому прикрепляется колюмеллярный мускул; 5 – продольные мышцы ноги; 6 – косые мышцы ноги; 7 и 8 – ретрактор ноги; 9 и 11 – ретрактор глотки; 10 – ретрактор задних щупалец; 12 – легочная полость; Б – Lamellibranchia: 1 и 2 – передняя и задняя замыкательные мышцы; 3 – мышцы края мантии; 4 – протрактор ноги; 5 и 7 – ретракторы ноги; 6 – подниматель ноги; 8 – кольцевые и продольные мышцы сифонов; 9 –

рот; 10 – задний проход; В – Cephalopoda Dibranchiata, сагиттальный разрез, раковина и хрящи зачернены: 1 – головная хрящевая капсула; 2 – раковина; 3 – затылочный хрящ; 4 – мантия; 5 – мантийная полость; 6 – хрящ воронки; 7 – латеральный и медиальный ретракторы головы; 8 – ретракторы воронки; 9 – протракторы воронки; 10 – шейный мускул; 11 – перерезанные ряды поперечных мышечных волокон мантии; 12 – воронка; 13 – руки с продольными и кольцевыми мышечными волокнами (из В.А. Догеля)

В периоды покоя животного мантия его все же непрерывно совершает ритмические колебания, служащие для обновления воды в мантийной полости вблизи жабр (наружные дыхательные приспособления); таким образом, мускулатура мантии головоногих наряду с локомоторной несет и гидрокинетическую функцию.

Ротовые органы головоногих с сильными челюстями и радулой также снабжены хорошо расчлененной мускулатурой.

Головоногие далеко превосходят всех остальных моллюсков по степени расчлененности мускулатуры, по удельному весу хорошо индивидуализированных мышц в ее составе, по развитию внутреннего скелета, по разнообразию и скорости движений. Все это стоит в полной связи с общим высоким уровнем организации этого класса – с прекрасным развитием нервного аппарата, органов чувств, с наличием капиллярного кровообращения и пр.

16.2. Сократительно-двигательный аппарат аннелид

По общему принципу организации своего двигательного аппарата полихеты и олигохеты напоминают актиний, хотя по уровню своей организации стоят неизмеримо выше. Как и у актиний, тело полихеты представляет мышечный мешок, состоящий из продольных и кольцевых мышц и оказывающий давление на заключенную в полости мешка жидкость. Однако у актиний жидкость эта помещалась в общей гастроваскулярной полости, в которой лишь намечается разделение на центральный – пищеварительный – и периферический – распределительный – отделы. У полихет кишечник и целом полностью отделены друг от друга и механическая роль создания тургора тела под влиянием тонуса кожной мускулатуры полностью падает на целомическую жидкость. С этой точки зрения целом полихет имеет большое преимущество по сравнению с гастроваскулярной полостью актиний, так как он представляет замкнутую полость, тогда как гастроваскулярная полость актиний открывается ртом, что, как мы видели, очень усложняет ее функционирование в качестве опорного аппарата. Актиния бывает вынуждена время от времени опорожняться и вновь заполняться водой, тогда как целом аннелид работает при постоянном количестве жидкости, в силу чего и общий объем тела животного постоянен: происходит лишь укорочение и утолщение или удлинение и сужение всего тела или его

частей, в зависимости от преобладания тонуса кольцевой или продольной мускулатуры. При повышении давления целомической жидкости функция кишечника не должна страдать; приспособлением, защищающим его от сдавливания, являются многочисленные метамерные диссепименты, в толще которых у ряда форм имеются радиальные мышцы, способные поддерживать кишечник аннелид в растянутом состоянии. Любопытно, что та гомология радиальных камер актиний и цел омических камер аннелид, проявляется и в сходной роли, которую те и другие выполняют в работе двигательного аппарата. Впрочем, кроме общего принципа полого мышечного мешка, по всем остальным двигательные аппараты аннелид и актиний совершенно различны, и дальнейшего сравнения между ними мы не проводим.

Полихеты принадлежат к числу животных с наиболее полно поляризованной структурой: благодаря обширному целому опорно-заполняющая ткань оказалась у них низведена до степени пограничных образований – пластинок и перепонки, залегающих между эпителиями и мышечными пластами и почти лишенных клеточных элементов. Подобная структура способствует сегрегации мышечных клеток и образованию мышечной ткани. И действительно, вся основная масса мускулатуры в теле полихет представлена вполне упорядоченными слоями кольцевых и продольных мышц в стенках тела и почти столь же упорядоченными мышечными пучками в диссепиментах (рис. 134, А). Наряду с этим имеются слои мышечных клеток в стенках кишечника и части кровеносных сосудов, довольно сложная мускулатура ротового аппарата и хорошо индивидуализованные мышцы, приводящие в движение щетинки и другие части пароподиев, а также головные придатки.

Кольцевые мышцы тела залегают в один или несколько слоев под наружным эпителием; у многих Errantia они бывают сравнительно слабо выражены и сохраняются только в определенных частях тела. Продольные мышцы развиты значительно сильнее; они образуют четыре продольные ленты: две спинные и две брюшные. У мелких форм, например у *Polygordius*, лентовидные мышечные клетки «аскаридного» типа поставлены ребром к стенке тела и лежат в один слой. В ряде случаев, например у *Serpulimorpha*, пограничная пластинка, отделяющая кольцевые мышцы от слоя продольных, вдавливается в него множеством тонких продольных перепонки, к которым и прикрепляются узкими краями расположенные между ними мышечные клетки; на поперечном срезе возникает картина перистого расположения этих последних. Таким образом, создается опорная конструкция, упорядочивающая и фиксирующая расположение мышечных волокон и делающая возможным существование толстых мышечных лент. По пограничным образованиям в толщу мускулатуры проникают и кровеносные сосуды.

Наоборот, от целомического эпителия ни продольные мышцы тела, ни мускулатура кишечника резко не обособлены, что связано с целотелиальным, ретроперитонеальным образованием этих мышц в онтогенезе. Пограничных пластинок между ними и целомическим эпителием не бывает. В отдельных случаях имеются целотелиально-мышечные клетки; в других случаях в толще продольной мускулатуры между мышечными клетками мы встречаем целенхимные клетки – амебоциты; таким образом, мышечная ткань полихет, как и почти всякая мышечная ткань, является смешанной тканью.

Большинство мышечных клеток продольных мышц тянется больше чем на один сегмент и в местах диссепиментов не прерывается; ленты продольных мышц только пронизаны здесь дорсовентральными мышечными пучками диссепиментов. Однако у *Eunice* диссепименты делят продольные мышцы, и последние, таким образом, становятся метамерными, как у членистоногих, ланцетника и позвоночных.

Крайне характерно для полихет большое изобилие придатков – чувствительных, локомоторных, дыхательных. Сюда относятся прежде всего головные придатки, уже рассмотренные выше, и параподии. Параподии, располагающиеся попарно и метамерно, столь же характерны для полихет, как нога и раковина для моллюсков. И если у некоторых полихет параподии отсутствуют (*Polygordius*), отсутствие их здесь является вторичным, как отсутствие ноги и раковины у отдельных моллюсков (например, у *Rhodope* из отряда Nudibranchia).

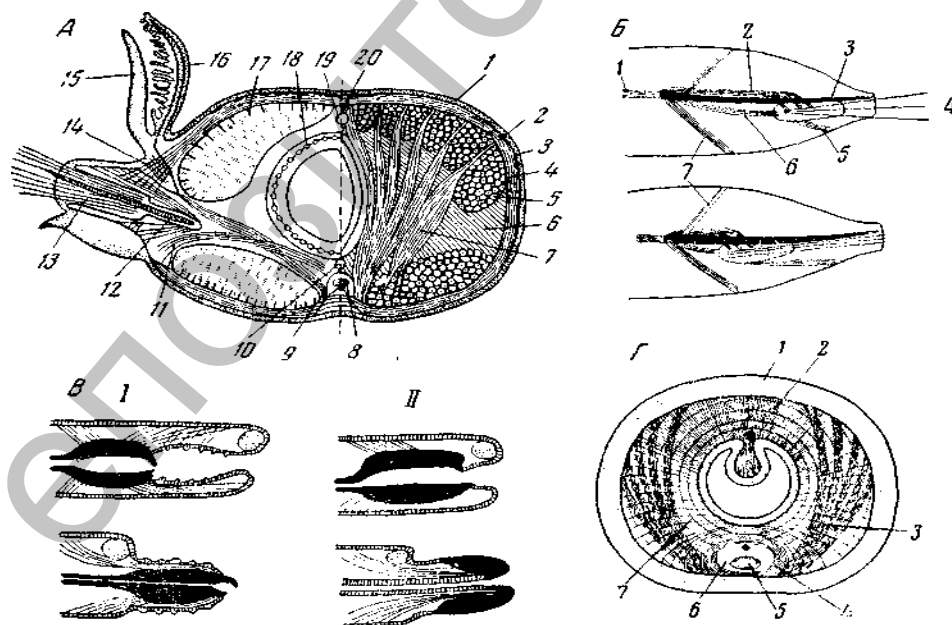


Рис. 134. Сократительно-двигательный аппарат аннелид

А – схема поперечного разреза через сегмент *Eunice*, слева – через середину сегмента, справа – через диссепимент: 1 – эпидермис; 2 – слой кольцевых мышц; 3 – пограничная перепонка эпидермиса; 4 – пограничная перепонка между кольцевой и продольной мускулатурой; 5 – продольные мышцы стенки тела; 6 – диссепимент; 7 – его дорсо-вентральные мышечные пучки; 8 – брюшная нервная цепочка; 9 – ее

пограничная перепонка; 10 – брюшной кровеносный сосуд; 11 – косые мышцы; 12 – ацикулум; 13 – щетинки невроподия; 14 – рудимент нотоподия; 15 – спинной циррус; 16 – жабра; 17 – пограничная перепонка в продольной мышечной ленте; 18 – кишечное сосудистое сплетение; 19 – спинной кровеносный сосуд; 20 – спинной мезентерий

(по Н.А. Ливанову); Б – схема расположения параподиальных мышц *Ichthyotomus sanguinarius* (Eunicemorphi), пучок щетинок на верхнем рисунке расправлен, на нижнем – втянут: 1 – ретракторы опорной хеты; 2 – расправители щетинок; 3 – ацикулум; 4 – щетинки; 5 – протрактор щетинок, 6 – ретрактор щетинок; 7 – протрактор ацикулула (по Elsig); В – схемы глоточной мускулатуры «бродячих полихет»: I – глотка выбрасывается совместным воздействием кожно-мышечного мешка и протракторов; II – глотка выбрасывается воздействием только кожно-мышечного мешка (повышение давления целомической жидкости). Обрато глотка в обоих случаях втягивается сокращением мускулов-ретракторов (по Lang); Г – схема расположения мускулатуры в диссепименте *Lumbricu terrestris*: 1 – стенка тела; 2 – радиальные мышцы диссепимента; 3 – косые мышцы; 4 – сфинктер вентрального отверстия; 5 – брюшной нервный ствол; 6 – вентральное отверстие диссепимента; 7 – кольцевая мускулатура (по Newell)

Типичная параподия состоит из следующих частей: 1) две лопасти – вентральная, или невроподий, и дорсальная, или нотоподий. служащие органами движения и вооруженные щетинками; 2) два осязательных щупальца – спинное и брюшное; 3) одна жабра, расположенная дорсально от спинного щупальца; 4) боковой орган чувств.

Типичная параподия с полным набором компонентов встречается у немногих полихет; в большинстве случаев те или иные части отсутствуют (например, жабры у Nereidae, нотоподий у Eunicidae и т.п.). Во многих семействах сидячих полихет произошла полная диссоциация параподии, и сохранившиеся их части (например, нотоподий и невроподий у Terebellidae) далеко отошли друг от друга. Среди щетинок каждой из ветвей параподии блуждающих полихет имеется одна более крупная (aciculum), служащая опорной осью соответствующей ветви.

У блуждающих полихет присутствие рядов параподиев вызывает по боковым линиям перерыв в кольцевой мускулатуре и разделение продольной мускулатуры каждой стороны тела на две ленты – спинную и брюшную.

Б \

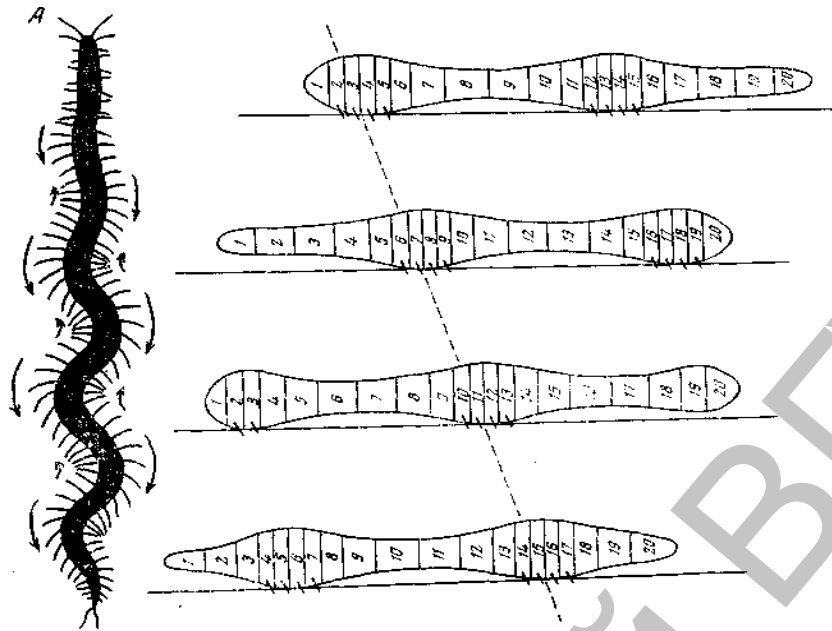


Рис. 135. Важнейшие способы передвижения аннелид

А – гребуще-извивающееся передвижение *Nereis diversicolor*: при прямо вытянутом переднем конце тела, по остальному туловищу пробегают спереди назад волны боковых извивов; на выгнутых участках тела параподии сильно бьют кзади (большие стрелки), в вогнутостях они медленно заносятся вперед (малые стрелки). В каждый данный момент обе параподии одного сегмента направлены всегда в прямо противоположные стороны (по Buddenbrock); Б – перистальтическое ползание дождевого червя: четыре последовательных положения животного. Изображены только те из щетинок, которые в данный момент упираются в субстрат (по J.A. Ramsay).

Далее, в каждом сегменте развиваются мышцы, приводящие в движение параподии; эти мышцы представлены целым набором хорошо индивидуализованных пучков. Некоторые из этих пучков явно представляют производные кольцевой мускулатуры, как, например, сгибатели и разгибатели параподии. Кроме того, обычно имеются протракторы и ретракторы щетинок (рис. 134, Б). Сокращение этих мышц в различных сочетаниях позволяет параподиям и, в частности, щетинкам полихет, в особенности блуждающих, производить довольно сложные движения. Ригидность параподий обеспечивается гидростатическим давлением целомической жидкости, которое, в свою очередь, обусловлено тонусом мускулатуры стенки тела.

Н. Eisig следующим образом классифицирует способы передвижения полихет:

1. Бегание (рис. 135). Обе параподии одного сегмента тела одновременно движутся в противоположных направлениях: в то время как одна загибается вперед, другая отгибается назад; при движении параподия вперед щетинки втянуты, при движении назад – выдвинуты и расставлены веером. С этим гребущим движением параподии связаны и боковые

движения тела: животное змеевидно извивается вправо и влево, причем на выпуклой стороне каждого изгиба параподии заносятся вперед, на вогнутой – идут назад. Получается плывущее ползание или бегание по поверхности субстрата. При этом в ходьбе часто принимают участие только невроподии, а нотоподии, как у *Amphinomidae*, служат для обороны. Этот способ движения свойствен большинству бродячих полихет, чем и объясняется преобладание у них продольной мускулатуры. Особого совершенства бегание достигает у коротких хищных форм; некоторые *Aphroditidae* проворством напоминают членистоногих. Плавание в толще воды у большинства полихет представляет вариант этого же способа движения.

2. Плавание при помощи быстрых волнообразных изгибаний тела по типу нематод. Встречается у некоторых мелких форм.

3. Пяденицеобразное ползание. Встречается редко.

4. Перистальтическое ползание, совершающееся путем поочередного сокращения и удлинения отдельных участков тела с одновременным цеплянием за субстрат щетинками, преимущественно невроподиев (рис.135, Б).

Передвижение в толще грунта идет в основном этим последним способом, с участием перекачки целомической жидкости из одного конца тела в другой (у форм с редуцированными диссепиментами). Для роющего животного цилиндрической формы механически выгоднее быть возможно толстым, но тонкий и длинный червь будет быстрее ползать по поверхности субстрата. Перистальтическое ползание свойственно *Drilomorpha* (*Capitellidae*, *Arenicolidae*, *Maldanidae*), а также *Terebellidae*, *Sabellidae* и некоторым *Eunicidae*. Что касается *Phyllodocidae*, *Glyceridae* (*Phyllodocomorpha*) и *Ariciidae* (*Spiomorpha*), они способны к беганию (гребле) и к перистальтическому ползанию. Последнее требует более или менее равномерного развития как продольной, так и кольцевой мускулатуры стенок тела.

Появление вооруженных щетинками параподий представляет большое усовершенствование локомоторного аппарата, значительно увеличивающее его коэффициент полезного действия. Этим, очевидно, объясняется малое количество мускулатуры в теле полихет и олигохет по сравнению с немуртинами или моллюсками и резкое увеличение относительного количества мускулатуры у пиявок при утере щетинок этими последними.

Все *Serpulidae*, а также некоторые *Sabellidae* (например, *Spirographis*) и некоторые представители других семейств сидячих полихет вообще не покидают своих трубок и вынутые оттуда погибают. Все они являются уже настоящими сидячими животными, по существу более неподвижными, чем актинии, хотя и передвигаются в пределах своей трубки. Большинство *Sedentaria* и многие *Errantia* представляют ряд

переходных ступеней в развитии сидячего образа жизни. Подробней описывать весь этот ряд мы не можем, но отметим, что вместе с утратой подвижности и переходом от образа жизни охотника к образу жизни фильтратора или грунтоеда прежде всего перестраивается чувствительный аппарат (деградация или исчезновение головных глаз, нередко развитие туловищных глазков и т.д.); затем перестраивается нервный аппарат (ослабление мозга) и, наконец, двигательный аппарат: общее ослабление мускулатуры, упрощение мускулатуры параподий, глотки, исчезновение глоточного мешка.

Олигохеты лишены параподий, и пучки щетинок, дорсальные и вентральные, у них далеко отодвинуты друг от друга. Особенности строения их мускулатуры не выходят за пределы ее многообразия у полихет. У дождевых червей (сем. Lumbricidae) мускульный мешок занимает 40–50% объема тела (полимиария). Кольцевая мускулатура особенно сильно развита в передних восьми сегментах, играющих главную роль при проникновении в почву; здесь она составляет до 50% от общей толщины мускулатуры. К заднему концу абсолютная толщина всей париетальной мускулатуры и относительная толщина кольцевого слоя снижаются, однако эта последняя и здесь не спускается ниже 25%, что связано с перистальтическим типом ползания.

Наземные олигохеты, в частности Lumbricidae, неоднократно служили объектом изучения механизма перистальтического ползания аннелид. Мы уже видели, что кольцевые и продольные мышцы тела являются взаимными антагонистами. Антагонизм этот возможен лишь при наличии замкнутой полости тела и неизменяемом объеме полостной жидкости. И действительно, нефридии и гонодукты дождевого червя ни при каком внутреннем давлении не пропускают жидкости из целома наружу, так как они действуют как клапаны. Спинные поры целома закрыты только сфинктерами, но при тех давлениях, которые бывают в теле червя, и они также не пропускают жидкости. Диссепименты у *Lumbricus terrestris* начинаются после 5-го сегмента (последнего ларвального); все они пронизаны отверстиями, через которые проходит брюшной мозг. Однако эти отверстия всегда закрыты своими сфинктерами, и жидкость из сегмента в сегмент не переходит даже при движении червя (как это хорошо видно при рентгеноскопировании червя, которому инъецированы соли висмута в полость одного или нескольких сегментов). Таким образом, гидравлический метод движения (в той форме, в которой оно встречается у роющих полихет с редуцированными диссепиментами) у дождевых червей отсутствует. Роющее движение, как и перистальтическое ползание, зависит у них от последовательного изменения формы отдельных сегментов; жидкость играет только опорную роль. Необходимым условием перистальтического ползания для

животных, обладающих обширной полостью тела, является наличие диссепиментов, так как лишь присутствие диссепиментов делает возможным поочередное, независимое друг от друга изменение формы последовательных сегментов. Из мышц диссепиментов (рис. 134, Г) кольцевые, косые и радиальные мышцы поддерживают перегородки в натянутом состоянии при изменениях диаметра тела. Радиальные, кроме того, защищают кишечник от сжатия давлением целомической жидкости; дорсовентральные мышцы мезентериев сплющивают тело.

Из других олигохет для наидид (сем. Naididae) основными способами передвижения являются плавание и ползание; в связи с этим наидиды мускульно слабее дождевых червей; подобно бродячим полихетам они имеют относительно слабую кольцевую мускулатуру.

Трубочники

(сем. Tubificidae), зарывающиеся в ил передним концом тела и совершающие колебательные (дыхательные) движения задним концом, имеют сильную мускулатуру в переднем и слабую – в заднем конце тела, причем особенно ослаблена в заднем конце кольцевая мускулатура.

Для большинства пиявок типичен образ жизни кровососа, периодически нападающего на более крупных животных; в связи с этим для них весьма характерно развитие прикрепительного органа в виде присоски, расположенной на вентральной стороне 7 задних сомитов. У большинства пиявок имеется и передняя присоска. Нападение на крупное животное требует проворных движений, и пиявки могут быстро шагать, поочередно прикрепляясь к субстрату передней и задней присосками, или еще быстрее плавают, волнообразно изгибаясь в дорсовентральной плоскости. Пиявка, прикрепленная задней присоской к добыче, может изгибаться и вытягиваться по всем направлениям. В связи с этими способами движения пиявки утратили щетинки, целом их утратил опорное значение и низведен до системы каналов в толще целенхимной ткани. Мускулатура тела состоит из наружного слоя кольцевых мышц, двух систем спиральных мышц и громадной массы продольной мускулатуры. Кроме того, имеются хорошо развитые дорсовентральные мышцы, мускулатура присосок и глотки, специализованные кожные мышцы, вызывающие выпячивание кожных сосочков, и т.д. В итоге, по количеству мышечных элементов в теле пиявки превосходят всех остальных беспозвоночных.

По общему характеру гистологического строения пиявки коренным образом отличаются от остальных аннелид сильным развитием аморфной целенхимы. Тем не менее большое количество мускулатуры ведет у них, как и у немертин, к образованию сплошных мышечных пластов. Впрочем, это особенно относится к наиболее мощно развитым продольным мышцам. Дорсовентральные мышцы представлены отдельными, рыхло расположенными пучками, идущими среди мезенхимы и продольной

мускулатуры, разбивая эту последнюю на отдельные. В связи с отсутствием параподий и щетинок индивидуализованные мышцы в теле пиявки почти отсутствуют.

Наряду с локомоторной функцией двигательный аппарат аннелид нередко выполняет и вододвигательную (гидрокинетическую) функцию.

Осуществляется она тремя различными способами: 1) при помощи перистальтического изменения диаметра тела; 2) при помощи волнообразных колебаний тела; 3) при помощи гребущего движения придатков тела. Пример первого способа создания токов воды представляют *Arenicola* и *Uabella*; так же ведут себя, вероятно, и многие другие сидячие полихеты, живущие в трубках, имеющие хорошо развитую кольцевую мускулатуру. Создание токов при помощи волнообразно-изгибаемых колебаний тела животного осуществляется при условии закоривания его либо передним концом (олигохеты-трубочники), либо всеми параподиями тела (*Nereis*), либо при условии прикрепления задней присоской (некоторые пиявки). Придатки тела несут вододвигательную функцию, например у *Chaetopterus*.

16.3. Сократительно-двигательный аппарат членистоногих

Ведущей особенностью строения членистоногих является кожный скелет, образованный кутикулой наружного эпителия и, как правило, расчлененный на более или менее жесткие склериты, соединенные гибкими перепонками. В соответствии с этим основной принцип организации двигательного аппарата членистоногих резко отличен от такового аннелид. Кожно-мышечный мешок и служащие ему опорой замкнутые целомические мешочки полностью выпадают, тело теряет способность вытягиваться и укорачиваться. Все движения сводятся к изгибаниям тела и его придатков при помощи мышц, прикрепляющихся к частям наружного скелета, непосредственно или при помощи его жестких отростков (аподем) или гибких апофиз, также являющихся выростами кутикулы и играющих роль сухожилий. Однако у ракообразных (например, *Praunns*, *Mysidacea*) встречаются и настоящие сухожилия, также служащие для прикрепления отдельных мышц к внутренней стороне скелетных частей. У хелицеровых и части ракообразных встречается настоящий внутренний скелет, построенный из волокнистой или волокнисто-хрящевой ткани мезодермального происхождения и также служащий для прикрепления мышц. Особенно хорошо он развит у мечехвоста и скорпионов (рис. 139). Важнейшей его частью является у них так называемый эндостернит – лежащая в просоме пластинка, снабженная рядом отростков, из которых одна пара – задняя – кольцом охватывает брюшной мозг. Сходство в строении внутреннего скелета является еще одним доказательством взаимной близости *Xiphosura* и наземных

хелицерových. Из ракообразных два непарных эндостернита имеются, например, в голове *Calanus* (Copepoda); они служат для прикрепления части мышц антенн и ротовых конечностей. Возможно, внутренний скелет раков и хелицерových является их общим докембрийским наследием.

Каждая группа мышц, изменяющая при своем сокращении взаимное положение двух сегментов тела или двух члеников конечности, непременно имеет своих антагонистов, сокращение которых изменяет взаимное положение тех же частей в обратном направлении. Наоборот, упругие антагонисты в работе двигательного аппарата, как правило, не участвуют. Если полостная жидкость используется для создания ригидности тела, то не по принципу аннелид – давление на нее сплошного кожно-мышечного мешка, а по принципу киноринх – давление вследствие сближения пластинок кожного панциря, вызванного сокращением соединяющих их индивидуализованных мышечных пучков.

На примере столь различных во всем прочем животных, как хитоны и киноринхи, мы уже видели, что с появлением расчлененного скелета мускулатура разбивается на отдельные, индивидуализованные мышцы, прикрепляющиеся к различным скелетным частям и приводящие их в движение друг относительно друга. То же самое происходит и у членистоногих, которые по сложности и совершенству своего двигательного аппарата далеко опережают всех остальных беспозвоночных. Совершенству двигательного аппарата членистоногих немало способствует наличие причлененных к телу и расчлененных конечностей, построенных по типу сложного рычага, а у высших насекомых – также наличие крыльев. Несмотря на редукцию целома, членистоногие сильно отличаются от пиявок и онихофор сравнительно слабым развитием аморфной выполняющей ткани и клеточной соединительной ткани, которые у пиявок функционально заменяют собою целомическую жидкость, служа опорой кожно-мышечному мешку. Слабое развитие выполняющей ткани у членистоногих еще более усиливает обособленность и индивидуализацию их мышц.

Среди современных членистоногих две группы по строению своей мускулатуры меньше других удалились от аннелид и позволяют несколько приподнять завесу над путями возникновения типичного двигательного аппарата членистоногих: это – листоногие (*Phyllopora*) среди ракообразных и губоногие (*Chilopoda*) среди многоножек.

Triops cancriformis (*Phyllopora* *Notostraca*) (рис. 136) имеет тонкие покровы, в передней части туловища почти лишённые склеротизации. В соответствии с этим метамерия его является первичной, т.е. продольные мышечные волокна лежат каждое в пределах одного сегмента, прикрепляясь к кольцевым межсегментальным складкам покровов. Самый факт разбивки продольных мышц на метамерные отрезки представляет значительный прогресс по сравнению с аннелидами и онихофорами; мы

видели, что среди аннелид такая разбивка имеет место лишь у немногих полихет. В торакальных сегментах продольная мускулатура *Triops*, как и у полихет, разбита на 4 ленты сердцем, брюшной цепочкой и рядами конечностей; в абдомене, т.е. в задних, безногих сегментах, продольные мышцы образуют равномерный сплошной слой. Можно сказать, что здесь имеется настоящий кожно-мышечный мешок. Правда, самостоятельной кольцевой мускулатуры у *Triops* нет, но в этом отношении он сходен со многими блуждающими полихетами, которые вместе с перистальтическим ползанием утратили и кольцевую мускулатуру.

В соответствии с особенностями метамерии *Notostraca* их спинные и брюшные продольные мышцы ведут себя несколько различно: волокна спинных лент во всем теле идут, как полагается, от передней границы сегмента к его задней границе. Волокна брюшных лент в первых 11 сегментах груди ведут себя точно так же, но в последующих многоногих сегментах идут от одной пары ног до другой. В безногие сегменты брюшные ленты не продолжают, и вся сплошная мышечная выстилка этих последних образована расширением спинных лент продольных мышц.

Кроме продольных мышц, в грудном отделе *Triops* имеются следующие системы: 1) задние косые мышцы, образующие сплошной слой, соединяющий вентральные и дорсальные ленты продольных мышц; они, вероятно, образовались за счет продольной мускулатуры; 2) передние, или дорсальные, косые мышцы, расположенные на спинной стороне 6–7-го туловищных сегментов; они лежат глубже продольных мышц и прикрывают дорсальные ленты этих последних изнутри передними своими концами прикрепляются в голове; 3) диагональные мышцы, расположенные по бокам туловища, в промежутках между дорсальными и вентральными лентами продольных мышц; позади 11 сегмента они прикрыты со стороны полости тела задними косыми мышцами, с которыми пересекаются почти под прямым углом; диагональные мышцы, в свою очередь, прикрывают собою мышцы, двигающие ногами; 4) мышцы, двигающие ногами, расположены ближе всего к покровам; каждая пара ног имеет две приводящие мышцы, идущие к основанию ноги от средней линии тела, и две отводящие, берущие начало около латерального края спинных продольных лент.

Таким образом, мышцы, двигающие ногами, очень напоминают соответствующие мышцы полихет и онихофор и подобно им, несомненно, являются производными кольцевой мускулатуры. В своей совокупности мышцы ног образуют на вентральной стороне тела и на боках почти сплошной слой поперечной мускулатуры; 5) наконец в первых 11 сегментах груди имеется по одной паре дорсовентральных мышц. Мускулатура головы также очень проста, однако состоит из отдельных специализированных мускулов, среди которых наиболее мощными являются мускулы мандибул.

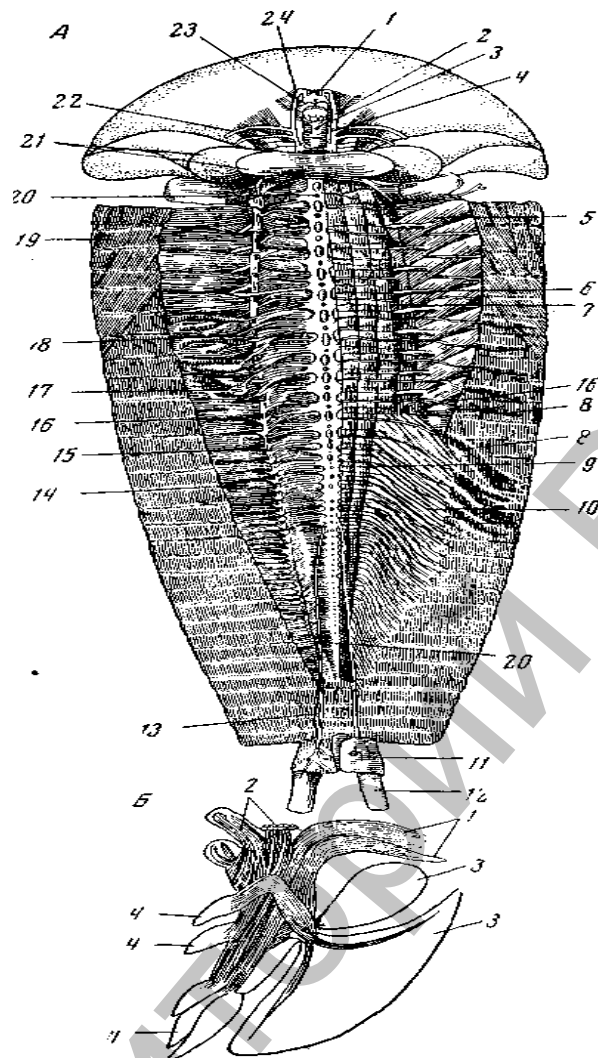


Рис. 136. Мускулатура *Triops cancriformis* (Phyllopora Notostraca)

А – животное вскрыто вдоль спинной стороны и распластано; в левой половине туловища часть мускулатуры убрана и нервы обрезаны, чтобы показать наружные мышцы; в правой половине частично вскрыт ход периферических нервов; 1 – мозг; 2 – окологлоточные коннсктивы; 3 – пищевод; 4 – ганглии антенн II (тритоцеребрум); 5 – диагональные мышцы; 6 – внутренние поперечные мышцы; 7 – нервы к вентральным лентам продольных мышц; 8 – нервы к мышцам спины; 9 – вентральные ленты продольных мышц; 10 – задние косые мышцы; 11 – анальная лопасть; 12 – начало хвостовых нитей; 13 – нервы к анальной лопасти; 14 – наружные дорсальные мышцы конечностей; 16 – связка; 16 – половой проток (перерезан); 17 – нервы к дорсальным мышцам конечностей; 18 – наружные вентральные мышцы конечностей; 19 – передние (дорсальные) косые мышцы; 20 – брюшная нервная лестница; 21 – мускулы мандибул; 22 – нервы антенн II; 23 – нервы антенн I; 24 – мышцы верхней губы; Б – мускулатура ноги: 1 – дорсальная пара наружных мышц ноги; 2 – вентральная пара наружных мышц ноги; 3 – экзиты; 4 – эндиты

(по Е. Zaddach)

Таким образом, в туловище щитня имеются хорошо развитая продольная мускулатура и производные кольцевой и диагональной мускулатуры аннелид; дорсовентральные мышцы, быть может, являются остатками мускулатуры диссепиментов. Примитивная черта – развитие мускулатуры в виде почти сплошных слоев, вполне сходных по направлению своих волокон и по взаимному расположению с соответствующими слоями мускулатуры аннелид и онихофор.

Чрезвычайно примитивна мускулатура ног, в которой нет и зачатка деления по членикам, как нет его и в кожных покровах ног; никаких признаков вторичного происхождения листовидных ножек от расчлененных конечностей других *Arthropoda* в строении ног щитня усмотреть нельзя. Прогрессивной чертой щитней является разбивка всей туловищной мускулатуры на отдельные пучки, отдельные мышцы, прикрепляющиеся концами к покровам тела. Эта особенность явилась отправной точкой для дальнейшей эволюции мускулатуры в пределах *Crustacea*.

В известной мере аналогичный путь проделали, вероятно, и другие классы членистоногих.

Более мелкие *Anostraca* пошли по пути олигомеризации числа мышечных пучков и, вместо четырех широких плоских лент продольных мышц, подстилающих всю кожу, имеют в каждом сегменте индивидуализованные мышечные пучки – 2 спинных и 2 брюшных, и вся мускулатура приобретает более обычный для членистоногих облик.

Несколько иные примитивные черты сохранились в двигательном аппарате *Chilopoda*. Склеротизация покровов здесь зашла дальше, чем у *Triops*, но все же *Chilopoda* представляет одну из начальных стадий этого процесса. Покровы головы, заднего конца тела и конечностей уже подверглись далеко зашедшей склеротизации, тогда как в туловище, в каждом сегменте еще имеется множество мелких склеритов, в дальнейшей эволюции группы постепенно сливающихся между собой в более крупные щитки. В первую очередь этот процесс разыгрывается в наиболее подверженной неблагоприятным воздействиям спинной части сегмента, где большей частью образовались два тергальных щита – передний и задний (у *Geophilomorpha*), или три – медиальный и два латеральных (у части *Scolopendromorpha*), или, наконец, один (у остальных *Chilopoda*). Затем идет брюшная сторона, соприкасающаяся с субстратом и обычно имеющая наряду с большим стернальным щитом один или несколько мелких интерстернальных склеритов. Наиболее отстает в развитии скелета плеуральная область, у большинства *Chilopoda* имеющая довольно значительное число отдельных склеритов (у *Scolopendra* свыше десяти), разделенных значительными промежутками несклеротизированной кутикулы (рис. 137, А). Первоначальной функцией склеритов является защитная, что видно из наличия отдельных склеритов, не служащих еще для

прикрепления мышц. Но очень рано, иногда, может быть, с самого появления склеритов мышцы туловища и конечностей начинают к ним прикрепляться, и склериты наряду с ролью панцирных пластинок приобретают значение скелетных частей. Эта связь, возникающая между склеритами и мускулатурой, ведет к согласованным изменениям и того, и другого. Склериты под влиянием прикрепления мышц увеличиваются в размерах и в дальнейшем целые группы их сливаются в крупные щиты; в то же время первичная сплошная кожная мускулатура под влиянием прикрепления к скелетным частям разбивается на отдельные мышечные пучки.

В туловищной мускулатуре *Chilopoda Erimorpha* наиболее замечательной примитивной чертой является сохранение в плевральной области сплошного и почти ненарушенного слоя кольцевых мышц (рис. 137, А); под тергитами и стернитами кольцевые мышцы, естественно, редуцированы. Несколько нарушается правильность расположения кольцевых мышц и в местах прикрепления ножек благодаря развитию за их счет части мышц конечностей, что мы видели уже и у полихет. Глубже кольцевых мышц лежит слой продольных мышц, которые разбиты на пучки; они лучше развиты в тергальной и стернальной областях, но имеются и в плевральной; одни из пучков короткие и идут от одного сегмента к соседнему, другие – длинные и прикрепляются через сегмент; наличием этих длинных мышц и вызвана анизотергия *Chilopoda*, являющаяся чертой специализации в их строении. Наконец, самое глубокое положение занимает «поперечная» мускулатура, состоящая из дорсовентральных и плевростернальных тяжей и, быть может, в какой-то мере гомологичная поперечной мускулатуре онихофор (рис. 137, Б).

Таким образом, если особо примитивной чертой мускулатуры *Triops* является почти сплошной и однообразный слой продольных мышц, то особо примитивной чертой мускулатуры *Chilopoda Erimorpha* является наряду с этим также и наличие слабо расчлененной кольцевой мускулатуры в плевральной области туловища. Далее, примитивная черта *Chilopoda* – большое количество как скелетных частей, так и мышечных лучков, входящих в состав двигательного аппарата каждого туловищного сегмента при сравнительно гомономной метамерии туловища. Туловище щитней с его почти несклеротизованными покровами в этом отношении еще примитивнее.

Туловищная мускулатура *Chilopoda Erimorpha* участвует наряду с мускулатурой конечностей в работе по передвижению животного. Ползание этих многоножек (рис. 137, Г) сопровождается змеевидными изгибаниями туловища; ноги движутся в такт с этими изгибаниями, как пароподии при аналогичном способе передвижения бродячих полихет. Конечности сколопендр в качестве ходильных ног очень несовершенны; наружный скелет их базального членика (соха) состоит из нескольких

склеритов, не слитых в сплошное кутикулярное кольцо; такое же строение имеет и вертлуг (trochanter); столь же несовершенны и сочленения этих члеников. Ползание на суше при помощи несовершенных конечностей требует большой затраты мышечной силы и обуславливает очень сильное развитие туловищной мускулатуры (полимиария). Сколопендры еще не вышли из кризиса локомоторного аппарата, возникающего при переселении на сушу, о котором говорит Л.А. Зенкевич в отношении первых наземных позвоночных. С этой точки зрения сколопендры являются как бы рептилиями среди Tracheata.

Мы уже отмечали выше быстрый прогресс локомоторного аппарата, который имеет место в пределах класса Chilopoda и заканчивается появлением высокосовершенных органов передвижения Scutigerozoa. Скутигеры от ползания перешли к стремительному бегу, их туловищная мускулатура утратила локомоторное значение и значительно редуцировалась. То же направление развития выражено и у Symphyla (рис. 137, Д), у которых из мускулов плевральной области туловища сохранились главным образом те, которые сделались мышцами, приводящими в движение конечности.

У высших насекомых в связи с сосредоточением локомоторной функции в груди происходит значительное упрощение скелета и мускулатуры брюшка и значительное усложнение скелета и мускулатуры груди. В связи с уменьшением числа ног и общим укорочением туловища способы передвижения резко меняются; в ползании и ходьбе увеличивается роль конечностей и их мускулатуры и уменьшается роль туловищной мускулатуры. В связи с развитием полета дорсальные продольные и дорсовентральные мышцы груди у большинства крылатых насекомых принимают на себя функцию основных летательных мышц (непрямая крыловая мускулатура; рис 138, Б, В), а плевральная мускулатура груди берет на себя управление полетом, изменяя наклон крыла, управляя расправлением и складыванием крыльев и т.д.

Крыло прикрепляется и к тергиту, и к плевриту; поэтому если тергит подымается в дорсальном направлении, отходя от верхнего края плеврита, конец крыла опускается книзу.

Тергум изогнут куполом, продольные мышцы идут по хорде и при сокращении еще сильнее сгибают спину горбом, подымая точку тергального прикрепления крыла и опуская крыло. Дорсовентральные мышцы сплющивают свод спины, опускают точку тергального прикрепления и тем самым подымают крыло. Плечо рычага ничтожно, и поэтому движения крыла могут быть очень быстры. В то же время малое плечо рычага обуславливает очень малую величину линейного укорочения мышц, что очень облегчает быстрое чередование сокращений и расслаблений. В то время как непрямые летательные мышцы поочередно подымают и опускают крыло, прямые летательные мышцы обеспечивают

его движения вперед и назад и поворот крыла вокруг его продольной оси. Прямых мышц бывает обычно 4 пары, они прикрепляются одним концом к различным частям основания крыла, другим – к различным склеритам стеральной и плевральной областей. У стрекоз (Odonata), в отличие от всех остальных насекомых, прямые летательные мышцы играют в движении крыла главную роль.

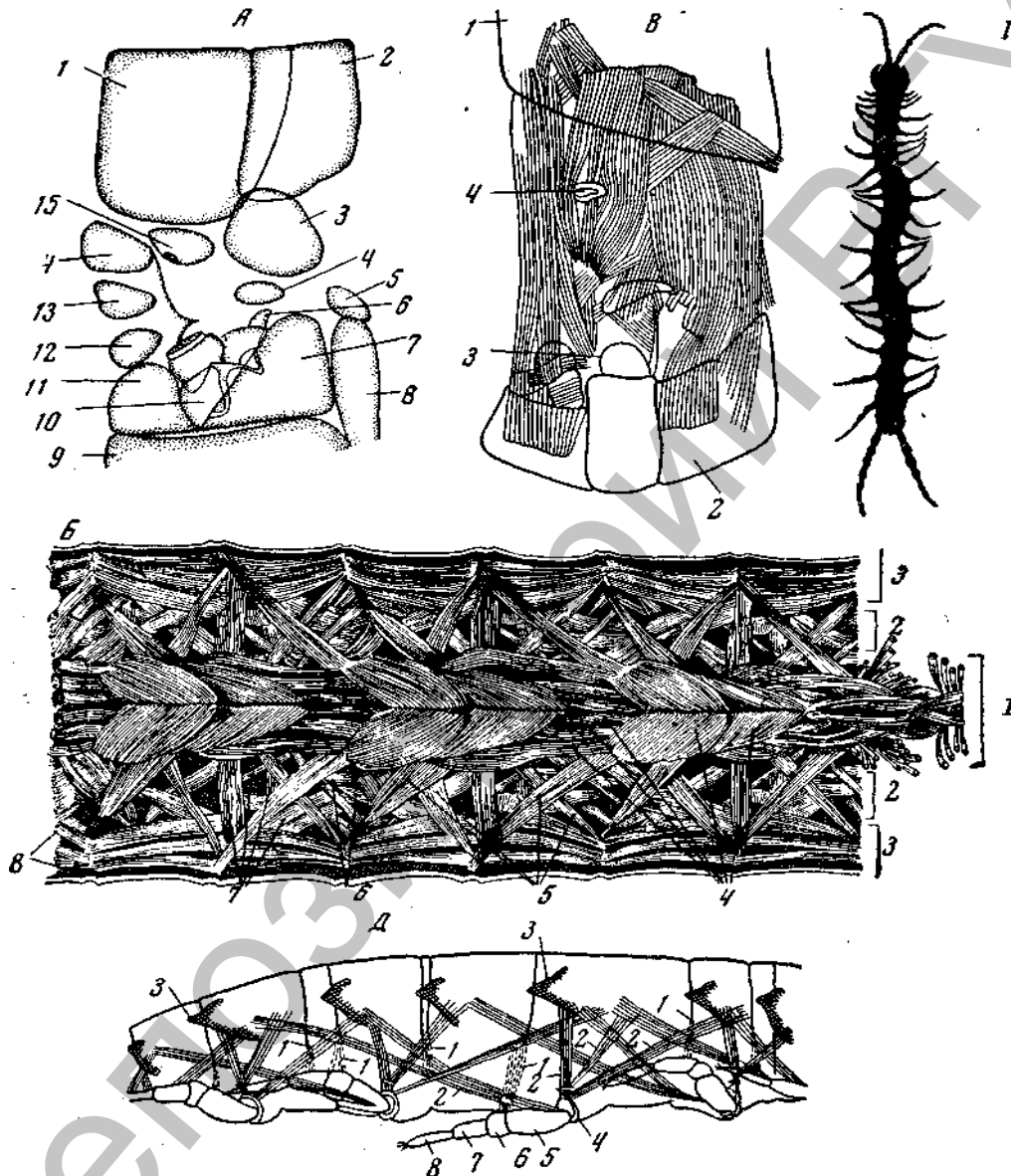


Рис. 137. Двигательный аппарат многоножек Chilopoda и Symphyla

А – наружный скелет туловищного сегмента Geophilomorpha (Chilopoda), вид справа: 1 – задний тергит; 2 – передний тергит; 3, 4, 5, 12, 13, 14 – различные склериты плевральной области (плевриты); 6, 10 – склериты тазаика ноги; 7 – прекоксальный плеврит; 8 – интерстернит; 9 – стернит; 11 – метакоксальный плеврит; 15 – плеврит, несущий дыхальце (по Э.Г. Беккеру); Б – туловищная мускулатура *Scolopendra* (Chilopoda), животное вскрыто вдоль брюшной стороны: 1 – тергальная область; 2 – плевральная область; 3 – стерральная область; 4 – продольные мышцы спины; мышцы брюшной стороны тела: 5 – дорсо-вентральные; 6 – вентро-плевральные; 7 – дорсо-плевральные; 8 – продольные (по Вiicherl); В – плевральная мускулатура стигмоносного сегмента молодой сколопендры (правая

половина снаружи): 1 – тергит; 2 – стернит; 3 – место прикрепления ноги; 4 – дыхальце (по Э.Г. Беккеру); Г – ползущая сколопендра (из Э.Г. Беккера); Д – *Symphylella vulgaris*, плевральная мускулатура средней части тела, вид справа: 1 – сохранившие самостоятельность плевральные (дорсовентральные) мышцы; 2 – мышцы конечностей; 3 – паранотальные выступы тергитов; 4–8 – членики ноги: 4 – тазик (соха); 5 – вертлуг (trochanter); 6 – бедро (femur); 7 – голень (tibia); 8 – лапка (tarsus) (по Э. Г. Беккеру)

Громадную роль в двигательном аппарате головы и груди насекомых играет внутренний скелет, образованный выростами кутикулы, служащими для прикрепления мышц и для увеличения прочности скелета в целом (рис. 138, Б, В).

Мускулатура и внутренний скелет головы насекомых отличаются чрезвычайной сложностью и разнообразием, в особенности в связи со сложностью и разнообразием ротового аппарата в различных группах насекомых; на рис. 138, А представлен сравнительно простой случай.

Можно принять, что в прототипе членистоногих мускулатура состоит из четырех систем мышц: 1) сплошные слои кольцевых, продольных и, может быть, спиральных мышц стенки тела; 2) система поперечных и дорсовентральных мышц, являющихся гомологами мышц диссепиментов аннелид; 3) мышцы конечностей; 4) мышцы внутренних органов.

Эволюция двигательного аппарата в основном заключается: 1) в разбивке сплошных слоев кожной мускулатуры на отдельные пучки – тенденция, которая особенно усиливается в связи с появлением в кожном скелете ряда склеритов и с развитием внутреннего скелета из направленных внутрь тела отростков склеритов (рис. 139); 2) в усилении роли мускулатуры конечностей и осложнении ее строения; 3) в гетерономной перестройке всей мускулатуры и скелета в связи с возрастающей специализацией сегментов и тагматизацией тела. Все эти процессы независимо разыгрываются в трех главных стволах членистоногих – у Crustacea, Atelocerata и Chelicerata. В итоге двигательный аппарат высших членистоногих является наиболее сложным и совершенным среди всех беспозвоночных, что соответствует и крайнему разнообразию их деятельности.

Помимо поисков и поедания пищи, активного расселения, иногда очень сложного поведения, связанного с копуляцией, большому числу членистоногих свойственны активные формы заботы о потомстве, строительная деятельность; высшей степени сложности их поведение достигает у общественных перепончатокрылых и термитов. В связи с таким разнообразием деятельности для двигательного аппарата высших членистоногих крайне характерна дифференцировка функций и связанная с ней дифференцировка самого аппарата на обособленные отделы: локомоторные органы, хватательные, жевательно-глотательные и т.д.

Нередко и локомоторные органы распадаются на независимые комплексы, обслуживающие различные способы передвижения: ползание и полет у насекомых, хождение и плавание при помощи сгибаний брюшка у *Astacura* (Crustacea Decapoda) и т.п. В известной мере подобная дифференцировка двигательного аппарата при сохранении его внутреннего единства свойственна и другим беспозвоночным, но членистоногие достигают в этом отношении высших ступеней, превосходя даже головоногих.

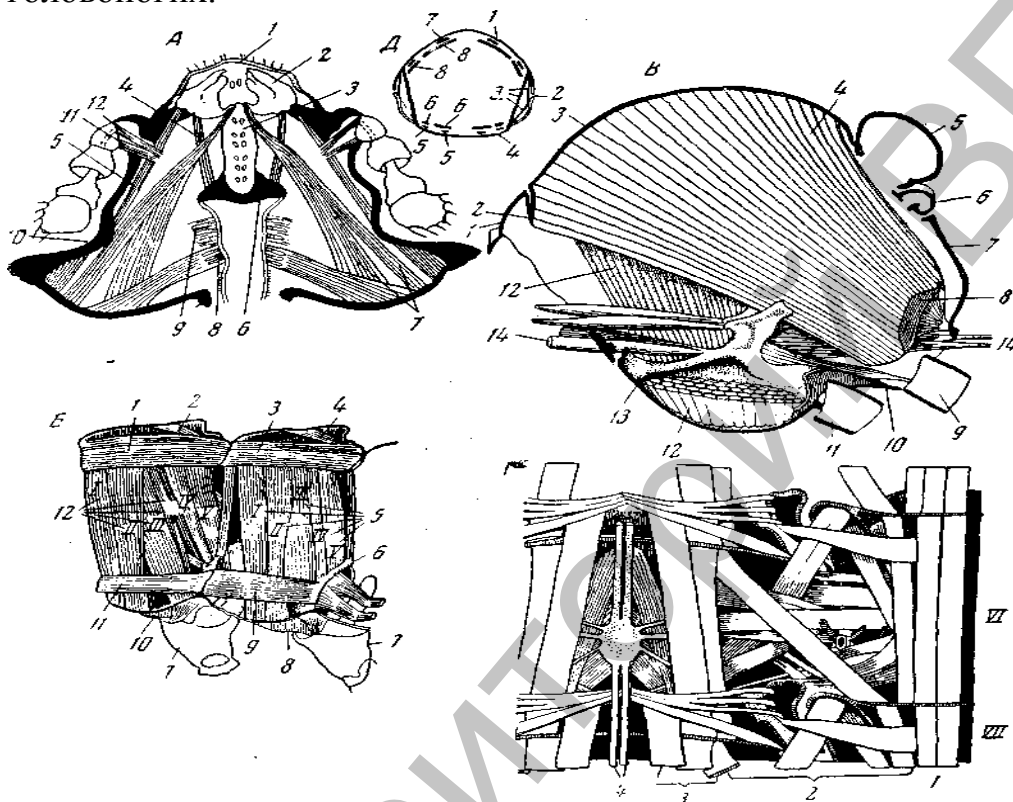


Рис. 138. Двигательный аппарат насекомых (из Б.Н. Шванвича)

А – схема фронтального разреза головы власоеда *Gyropus avails* (Anoplura Mallophaga): 1 – верхняя губа (labrum); 2 – мандибулы; 3 – глотка; отводящие мускулы мандибулы: 4 – короткий; 5 – длинный; 6 – склерит глотки; 7 – приводящие мышцы мандибул; 8 – сфинктер пищевода; 9 – дилататоры пищевода; 10 – антеннальная впадина головной капсулы;

11 – приводящая мышца антенны; 12 – отводящая мышца антенны; Б – схема мускулатуры средне- и заднегруди вислокрылки *Sialis* (Neuroptera), пример примитивного строения локомоторной мускулатуры Holometabola: первые (1) и вторые (2) продольные мышцы среднегруди; 3 и 4 – то же, заднегруди; 5 – дорсовентральные мышцы (непрямые подыматели крыльев) заднегруди; 6 – фуркальные отростки; 7 – коксы ног; 8 – стернальный гребень заднегруди; 9 – вентральные продольные мышцы заднегруди; 10 – стернальный гребень среднегруди; 11 – вентральные продольные мышцы среднегруди; 12 – дорсовентральные мышцы среднегруди. Цифры внутри рисунка представляют нумерацию дорсовентральных мышц; В – грудная мускулатура пчелы *Apis mellifica* (Hymenoptera); пример весьма совершенной локомоторной мускулатуры Holometabola; параллельно с интеграцией груди и включением в ее состав I брюшного сегмента произошла дифференциация и олигомеризация летательной мускулатуры; в связи с утратой самостоятельности задних крыльев летательная мускулатура заднегруди исчезла: 1 – тергит переднеспинки; 2 – передняя фрагма; 3 – scutum (передняя часть тергита среднеспинки); 4 – первая продольная мышца среднегруди; 5 – scutellum (средняя часть тергита

среднегруди); 6 – postnotum (задняя часть тергита среднегруди); 7 – тергит I абдоминального сегмента, вошедшего в состав груди; 8 – фрагма; 9 – коксы ног III; 10 – стернит заднегруди; 11 – коксы ног II; 12 – дорсо-вентральная мышца среднегруди; 13 – стернит средяегруди; 14 – вентральная продольная мышца; Г – мускулатура брюшного сегмента *Heterojapyx gallardi* (Campodeoidea), пример первичной сложности этой мускулатуры, напоминающей о мускулатуре Chilopoda; животное вскрыто по средней линии спины: 1 – дорсальные продольные мышцы; 2 – мускулатура плевральной области; 3 – вентральные продольные мышцы; 4 – брюшная нервная цепочка; VI и VII – разрезанные тергиты; Д – схема поперечного разреза через брюшной сегмент у высших насекомых; мускулатура, в силу утраты брюшком локомоторной функции, сильно упрощена: 1 – тергит; 2 – стигма; 3 – дорсовентральные мышцы; 4 – тернит; 5 и 6 – вентральные продольные мышцы, наружные и внутренние; 7 и 8 – то же дорсальные продольные мышцы

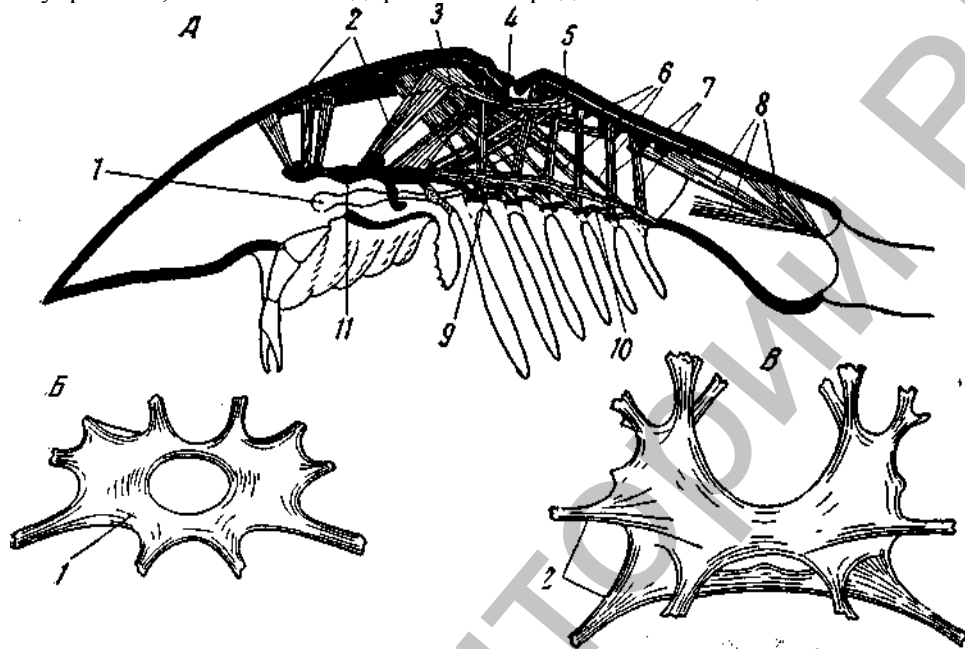


Рис. 139. Двигательный аппарат хелицеровых

А – туловищная мускулатура и внутренний скелет мечехвоста (*Limulus polyphemus*): 1 – центральный отдел нервного аппарата; 2 – мышцы, идущие от эндостернита к просоматическому щиту; 3 – мускулы-сгибатели мезосомы; 4 – интертергальная мышца; 5 – мышцы, идущие от эндапофизы просомы к таковым мезосомы; 6 – разгибатели мезосомы; 7 – дорсовентральные мышцы, обслуживающие мезосоматические конечности; 8 – различные группы мышц, двигающие метасоматическим шипом; 9 – вентральные продольные мышцы; 10 – интерстернальные мышцы; 11 – эндостернит (из Grasse); эндостернит скорпиона (*Buthus eupeus*): Б – вид сзади; В – вид сверху: 1 – субневральная дужка; 2 – пластинчатые выросты (по А.В. Иванову)

Двигательный аппарат большинства ракообразных, а также и некоторых водных насекомых, кроме локомоторной, несет также и вододвигательную функцию. У ракообразных токи воды создаются работой конечностей и служат для обновления воды около жабр или для привлечения пищевых частиц ко рту и ловчому аппарату, или для обеих целей вместе.

В примитивном случае, у Anostraca, Notostraca и Cephalocarida, все локомоторные конечности в то же время несут жаберные эпиподиты и

служащие для уловления пищи эндиты, однако фильтраторами в настоящем смысле слова эти раки не являются. У *Conchostraca* и *Cladocera* локомоторная функция переходит к антеннам II, работа грудных ножек сводится к созданию токов воды, двустворчатая раковина выполняет струенаправляющую роль. Дыхательную роль играют эпиподиты конечностей, тогда как сидящие на их эндитах гребни из волосков играют роль фильтров, улавливающих пищевые частицы. Очень многие *Copepoda* *Calanoidea* также являются фильтраторами, но у них приносящие токи воды создаются работой антенн II, пальпов мандибул и максилл I; фильтр образован максиллами II; для быстрого плавания служат грудные ноги, но работа фильтрационного аппарата также ведет к медленному поступательному движению животного.

Примитивные *Malacostraca* (*Gnathophausia*, *Hemimysis* из мизид, *Nyctiphanes* из евфаузиид, *Anaspides* и *Paranaspides* из синкарид) также являются фильтраторами. Ток воды создается максиллами II, волоски их проксимальных эндитов образуют фильтр. Челюстные ножки (парейоподы I) несут гребешки, счесывающие фильтрат с фильтра и проталкивающие его к максиллам I, которые передают его дальше в рот. Жаберные придатки развиты на грудных ногах, и токи воды к жабрам создаются работой экзоподитов этих же ног.

Роль струенаправляющего приспособления у ракообразных играет двустворчатая раковина, или панцирь, образованный спускающимися над боками тела складками кожи спинной стороны. Это – весьма древнее образование, свойственное большинству примитивных отрядов. Надо думать, что струенаправляющая функция является для него первичной, защитная – вторичной. У роющих форм, например у *Stomatopoda* струенаправляющую роль может выполнять и норка.

Гидрокинетические приспособления насекомых также могут служить и для обновления воды вокруг жабр (движение жаберных лепестков личинок поденок, набирание воды в заднюю кишку у личинок стрекоз и пр.), и для привлечения пищевых частиц к фильтрующему аппарату (движение щеток верхней губы у личинок *Culicidae*), и, наконец, для обеих целей вместе (качание некоторых хирономид в их трубках).

16.4. Заключительные замечания

Кратко резюмируя, мы видим, что двигательный аппарат низших *Metazoa* имеет три основные самостоятельные функции: 1) укрытие; 2) хватание и глотание; 3) передвижение в пространстве и приведение в движение воды. В дальнейшем к ним присоединяется ряд более специализированных функций, на которых здесь мы не будем останавливаться.

Функция укрытия осуществляется следующими способами.

1. Общее сокращение продольной мускулатуры тела, которое ведет либо только к уменьшению поверхности тела, что нередко является уже известной защитой от врагов и неблагоприятных условий, либо также к втягиванию тела или его уязвимых частей внутрь каких-либо защитных образований. Это – простейшая форма защитной реакции, свойственная полипам, турбелляриям и другим низшим животным.

2. Смыкание сфинктеров над жизненно важными частями тела. Актинии защищают таким путем ротовой диск (при одновременном сокращении продольной мускулатуры); некоторые гребневики – рот и аборальный орган; голотурии – щупальцевый аппарат; асцидии – наружные отверстия тела; и т.д.

3. Втягивание передней части тела при помощи специальных ретракторов. Этот способ защиты представляет усовершенствование первого способа. Таким путем мшанки втягивают полипид в цистид; зооиды *Rhabdopleura* втягиваются в свою теку сокращением ретрактора стебелька; панцирные коловратки втягивают головной конец внутрь панциря; моллюски при помощи колюмельлярной мышцы втягиваются в раковину; приапулиды, сипункулиды и голотурии втягивают передний конец тела, а две последние группы – также и щупальца, и т.д. Ретракторы переднего конца и защитное его сокращение встречаются и у подвижных, беспанцирных форм, например у некоторых турбеллярий.

4. Бегство в трубку. Многие животные, живущие в трубках, в которых могут передвигаться, исчезают в трубках при малейшей тревоге; здесь функция укрытия осуществляется при помощи локомоторных органов, иногда весьма специализированных (*Serpulidae* и другие полихеты, *Phoronis*, *Lingula* из плеченогих и др.).

5. Закрывание двустворчатой раковины при помощи мышц-замыкателей. Наблюдается у пластинчатожаберных, у плеченогих и у ряда ракообразных (*Conchostraca*, *Ostracoda* и др.).

6. Свертывание на брюшную сторону у форм с членистым спинным панцирем: хитоны, трилобиты, некоторые мокрицы (из *Oniscoidea*), *Glomeris* (*Diplopoda*) и др.

7. Взъерошивание щетинок или шипов, как мы видели, например, у *Amphimomidae* (*Nereimorpha*).

8. Автотомия схваченной врагом части тела, достигаемая сильным мышечным сокращением, и ряд других, еще более специализированных способов защиты, свойственных главным образом высшим беспозвоночным *Articulata* и *Mollusca*.

Хватание первоначально является исключительно хватанием пищи; в дальнейшем оно может принимать значение активной обороны (хватание врага), играть роль при копуляции (хватание полового партнера), при строительной деятельности и при других воздействиях на окружающую

среду. Функция хватания (преимущественно добычи) осуществляется различно.

1. Одним ртом, без вспомогательных приспособлений, хватание и глотание осуществляются у бесщупальцевых гидроидов (*Protohydra*), у бесщупальцевых гребневиков (например, у *Beroidea*), у примитивных, лишенных сложной глотки турбеллярий (например, у *Xenoturbella*), у кишечнодышащих и других.

2. Специализованными ротовыми и глоточными аппаратами. Такие характерны для большинства турбеллярий и немателминтов. Особенно следует отметить сложное вооружение глотки коловраток. Сложной, способной выворачиваться и нередко вооруженной глоткой, служащей для хватания пищи, обладают бродячие полихеты, многие улитки (главным образом *Prosobranchia*); выворачивающийся кишечник имеют морские звезды; самый сложный жевательный аппарат представляет аристотелев фонарь морских ежей. Глотка головоногих, как и многих улиток, помимо радулы, вооружена сильными челюстями.

3. Если ротовое отверстие не расположено на переднем конце тела, этот последний нередко все же бывает превращен в хватательный орган. При этом он нередко снабжен клейкими железами и мускулатурой, позволяющей ему сильно вытягиваться и быстро сокращаться (многие турбеллярии); иногда на нем развиваются железистые подушки или настоящие присоски, как у многих *Triclada*. У эхиурид сильно развитая предротовая лопасть нередко служит органом собирания детрита с поверхности грунта; крупная *Bonellia* обшаривает своим «хоботом» дно моря на целый метр вокруг своей норки, не покидая последней.

4. Как мы видели, у многих турбеллярий на переднем конце тела возникают сложно-дифференцированные хватательные хоботки; у немуртин это приспособление достигает исключительной величины и сложности.

5. Хватательные щупальца крайне характерны для кишечнополостных. Щупальца *Bilateria* чаще всего несут гидрокинетическую функцию и для хватания не служат (мшанки, *Phoronis*, крыложаберные, *Sabellidae* и многие другие). Из органов еще, быть может, отдаленно гомологичных щупальцам гребневиков, хватательную функцию отчасти сохранили амбулакральные придатки иглокожих, в особенности ротовые щупальца многих голотурий, а также амбулакральные ножки звезд и лилии.

6. Конечности членистоногих. Хватательная функция принадлежит, как мы видели, к числу первичных функций примитивной конечности членистоногого и в таком случае осуществляется базэндитами; вторично она может осуществляться и дистальными частями конечности. У различных членистоногих хватательная функция конечностей получила самые разнообразные применения и нередко самые сложные воплощения.

7. Нога моллюсков и различные ее производные нередко в той или

иной мере используются и для хватания; наибольшего совершенства хватательная функция достигает здесь в руках головоногих.

8. Педицеллярии морских звезд и морских ежей представляют один из наиболее своеобразных типов хватательных органов, так как могут быть разбросаны по всему телу и служат для схватывания живых животных и мертвых частиц, попавших на его поверхность. Такие же разбросанные по всему телу щипчики представляют и авикулярии мшанок *Cheilostomata*, морфологически являющиеся, однако, не органами метазойной особи, а зооидами колонии.

9. Весьма своеобразный хватательный аппарат представляют лучи офиур, в особенности дихотомически разветвленные «лучи» хищных офиур отряда *Euryalae* (*Gorgonocephalus* и др.). По существу, лучи офиур не что иное, как направленные по пяти радиусам выступы края тела животного; однако, проделав длинную эволюцию, они превратились у *Euryalae* в весьма совершенные хватательные органы.

Наконец, локомоторные и гидрокинетические функции двигательного аппарата также могут осуществляться весьма разнообразными способами. В основу классификации способов передвижения *Metazoa* я кладу схему, предложенную Л.А. Зенкевичем, с некоторыми изменениями. Я принимаю следующие основные способы передвижения.

I. Передвижение при помощи жгутов и ресничек, свойственное многим личинкам, а из взрослых животных – гребневикам, коловраткам, гастро-трихам, мелким турбелляриям и немертинам и отдельным представителям аннелид и моллюсков. Кроме того, реснички могут играть вспомогательную роль при перистальтическом ползании.

II. Передвижение при помощи изменений формы тела.

1. Ползание при помощи перистальтических изменений формы тела или при помощи волн перистальтики, проходящих по брюшной поверхности тела, служащей подошвой. Ползание на подошве свойственно актиниям, наземным планариям, хитонам, улиткам, крыложаберным. Ползание при помощи перистальтики всего тела свойственно немертинам, аннелидам, и некоторым другим. У немертин оно встречается в чистом виде; у олигохет и некоторых блуждающих полихет оно усовершенствовано благодаря цеплянию и толканию щетинками, что уже представляет сочетание со способом передвижения при помощи придатков.

2. Ряд полихет, эхиурид, сипункулид, приапулид и других роющихся в грунте форм передвигается благодаря ритмической перекачке целомической жидкости из одной части тела в другую – гидравлический способ рытья. В несколько иных формах этот гидравлический способ передвижения в грунте свойствен одиночному гидроиду *Protohydra*, некоторым роющим моллюскам, кишечножаберным и др.

3. Плавание или ползание путем волнообразных изгибаний тела. Свойственно Cestidea среди гребневиков, многим турбелляриям и немуртинам, всем нематодам, пиявкам, щетинкочелюстным, бесчерепным и многим другим. У полихет осложнено участием параподий.

4. Плавание при помощи волнообразных изгибаний хвоста церкарии, аппендикулярии, личинки асцидий, головастики амфибий и т.д.

5. Пяденицеобразное шагание путем поочередного прикрепления к субстрату то переднего, то заднего конца тела. Изредка встречается в различных группах: у гидры, у Vdelloidea среди коловраток, у пиявок, у некоторых полихет, у личинок насекомых. Известные аналогии с этим способом передвижения представляют шагающие и припадающие способы передвижения некоторых улиток (*Aporrhais*, *Struthiolaria*, *Pteroceras* из *Taenioglossa* и др.).

6. Реактивное движение, достигаемое выбрасыванием воды из какой-либо полости тела при помощи резкого мышечного сокращения. Встречается у медуз, у головоногих, у отдельных Opisthobranchia (*Notarchus*), у сальп, у личинок стрекоз и др.

III. Передвижение при помощи придатков тела.

1. Плавание при помощи волнообразных движений продольных плавников (без изгибаний тела): Heteropoda (*Taenioglossa*), многие Opisthobranchia, Cephalopoda.

2. Плавание или полет при помощи гребущих взмахов парных придатков, не являющихся конечностями. Сюда относятся очень разнообразные формы: Stenophora Lobifera; *Pecten*, *Lima* и другие пластинчатожаберные, плавающие хлопанием раковины; крылатые насекомые и т.п.

3. Гребля или ходьба при помощи парных придатков типа конечностей. Такими придатками являются параподии полихет, конечности тихоходок, онихофор и членистоногих, подвижные парные шипы некоторых коловраток (*Hexarthra* и др.), амбулакральные ножки голотурий, звезд и ежей, ходильные придатки *Monobryozoon ambalans*. В примитивных случаях передвижение при помощи конечностей может сочетаться с ползанием или плаванием при помощи змееобразных изгибов тела (полихеты, многоножки и др.). У вышестоящих членистоногих плавание, ходьба и бегание при помощи конечностей приобретают самостоятельное значение и достигают большого совершенства и разнообразия. Однако наиболее совершенным из всех способов передвижения беспозвоночных является полет насекомых.

16.5. Вопросы для самоконтроля:

1. Сократительно-двигательный аппарат хитонов.

2. Сократительно-двигательный аппарат гастропод.
3. Сократительно-двигательный аппарат головоногих.
4. Сократительно-двигательный аппарат аннелид.
5. Важнейшие способы передвижения аннелид.
6. Эволюция мышечной системы ракообразных.
7. Двигательный аппарат многоножек.
8. Строение и функции двигательного аппарата насекомых.
9. Строение и функции мышечной системы хелицеровых.
10. Какими способами осуществляется функция укрытия у низших многоклеточных?
11. Способы осуществления функции хватания двигательным аппаратом у беспозвоночных.
12. Способы передвижения беспозвоночных.
13. Вододвигательная функция.

ТЕМА 17

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

17.1. Предварительные замечания

Экскреция есть совокупность процессов, направленных на регуляцию состава внутренней среды организма путем удаления из нее или обезвреживания вредных, избыточных или ненужных веществ. Сюда входят:

1) экскреция в тесном смысле слова, т.е. удаление или обезвреживание отходов собственного обмена веществ организма; 2) регуляция осмотического давления внутренней среды; 3) регуляция ионного состава жидкостей тела; 4) удаление ненужных или вредных частиц.

Под экскрецией в тесном смысле слова обычно понимают выведение из организма твердых и жидких продуктов обмена; не входит в их число выведение углекислоты, которое рассматривается как составная часть процесса дыхания; однако на примере водных животных видно, что такое деление является условным, так как углекислота в этом случае выделяется в растворенном виде, как и другие продукты обмена (катаболиты).

В наиболее примитивном случае конечным продуктом азотистого обмена является аммиак. У водных беспозвоночных, даже у таких, как аннелиды, сипункулиды, высшие раки, головоногие, более 50% азота выделяется в виде аммиака, причем он удаляется из тела путем диффузии почти так же легко, как и углекислота.

Наряду с аммиаком образуются и менее ядовитые конечные продукты – мочевины, мочевая кислота, гуанин и др. Способность к синтезу этих веществ имеет особенное значение для наземных форм (улитки, мокрицы, насекомые, паукообразные) ввиду ослабленной у них циркуляции воды через тело. Таким образом, функция экскреции включает в себя предварительную обработку экскретов и выделение из организма иногда нескольких видов последних. У высших животных эти частные функции обычно бывают распределены между разными органами.

Что касается осморегуляции, в большинстве морских биотопов с их относительно устойчивой соленостью необходимости в ней не возникает. В соответствии с этим внутренняя среда низших типов морских беспозвоночных осмотически не обособлена от окружающей воды, и в эксперименте концентрация их полостной жидкости колеблется вместе с концентрацией окружающей воды, иногда сохраняя некоторую гипертонию.

Простейшие, живущие в воде с низкой или непостоянной соленостью (литораль, эстуарии, материковые воды), при помощи сократимых вакуолей откачивают воду, насыщаемую их телом из

окружающей гипотонической среды, – они обладают способностью к осморегуляции внутриклеточной среды. Некоторые из низших Metazoa также могут жить в опресненной или пресной воде, не обладая способностью к осморегуляции внутренней среды тела, а всецело за счет осморгуляции составляющих его клеток. Хоаноциты и некоторые другие клетки пресноводных губок, подобно пресноводным простейшим, снабжены сократимыми вакуолями. Специальные органы, регулирующие осмотическое давление внутренней среды многоклеточного животного, впервые появляются у плоских червей; способность активно поддерживать в сильно опресненной или пресной воде гипертонию внутренней среды в какой-то мере существует уже начиная с высших турбеллярий (*Rhabdocoela*, *Triclada*) и сильно развита у некоторых аннелид, брюхоногих и ракообразных. Однако значительного совершенства способность к осморегуляции достигает только у членистоногих, главным образом у высших раков и насекомых; вполне гомойосмотичны, т.е. имеют относительно постоянное осмотическое давление внутренней среды при всех переносимых ими соленостях *Artemia salina*, мизиды, эвригалинные креветки, личинки ряда комаров (*Culicidae*).

Итак, способность к осморегуляции внутренней среды зависит от наличия осморегулирующих органов и развивается под влиянием жизни в воде с неустойчивой или низкой соленостью. Осморегулирующие органы первоначально совершенно независимы от экскреторных органов, но у вышестоящих животных обычно вступают с ними в тесную связь, образуя единый аппарат, в силу чего мы и рассматриваем те и другие в одной главе.

Регулировка ионного состава внутренней среды свойственна всем животным; в том числе и низшие морские животные (например, *Aurelia*, гребневики) поддерживают в своих тканях специфическое соотношение ионов – иное, чем в морской воде. Наибольшего совершенства эта регуляция достигает у головоногих, высших раков и личинок *Culicidae*. В этих группах механизм ее связан с поступлением ионов в кровь через жабры и дифференциальным их выделением почками.

Функция удаления из организма посторонних частиц тесно связана с экскрецией, так как, наряду с проникшими во внутреннюю среду микроорганизмами или попавшими извне неживыми частицами, такому же удалению нередко подлежат и зерна нерастворимых экскретов. Все эти частицы фагоцитируются сохранившими эту способность клетками и нередко ими же выносятся прочь из организма через наружную кожу, кишечник или почки.

У примитивных Metazoa и собственно экскреция и регуляция осмотического давления и ионного состава выполняются не специальными органами, а всеми или большинством клеток организма. Напомню, что у многих низших Metazoa и крупных простейших большую роль в устранении углекислоты и экскретов играют внутриклеточные

симбионты из числа водорослей. Уже у кишечнополостных экскреторная функция может в значительной мере сосредотачиваться в энтодерме, которая и берет на себя отнятие продуктов обмена от других тканей и выведение их наружу. Эпителий кишечника частично сохраняет эту роль и у вышестоящих животных. Наряду с этим большую роль в экскреции у всех животных, где он имеется, играет и периферический фагоцитобласт. Здесь экскреторную функцию берут на себя, с одной стороны, отдельные клетки и группы клеток неполяризованного фагоцитобласта, с другой – целомический эпителий и стенки целомодуктов. Кинобласт участвует в экскреции больше всего путем образования за его счет настоящих эктодермальных нефридиев.

Более развитые типы нефридиев и экскреторные целомодукты наряду с экскреторными придатками кишечника (мальпигиевыми сосудами) представляют собой наиболее совершенные выделительные органы с нефроцитами, расположенными в виде правильного эпителия и с выводными протоками.

В то время, как экскреторные органы низших Metazoa отнимают продукты экскреции от тканевых клеток и в силу этого должны быть построены по диффузному или разветвленному типу, с возникновением распределительного аппарата дело меняется. Возникает единая внутренняя среда, куда отдают свои экскреты все клетки тела, и задачей экскреторных органов становится удаление экскретов из внутренней среды, а также регулировка ее солевого баланса. При наличии работоспособного распределительного аппарата экскреторный аппарат часто приобретает централизованное строение и в соответствии с общим повышением интенсивности жизненных процессов эффективность его значительно возрастает.

17.2. Выделительные органы, лишенные выводных протоков

Методом прижизненных окрасок было установлено, что и у кишечнополостных, и у низших турбеллярий экскреторную функцию в основном берет на себя фагоцитобласт. Помещая известковую губку *Grantia* во взвесь кармина, А.Т. Masterman наблюдал затем выползающих из паренхимы амебоцитов, нагруженных зернами кармина. Концентрирующие кармин клетки имеются и в мезоглее *Alcyonium*. Анатомически обособленных выделительных органов у большинства кишечнополостных нет. Немногие имеющиеся исключения уже упоминались по поводу выделительной функции кишечника.

Выделительную функцию приписывают кишечным порам кишечнополостных, но с физиологической стороны это предположение недостаточно обосновано. Зато морфологически они являются, как мы

видели, вероятными гомологами целомодуков, которые у многих животных несут выделительную функцию.

У *Turbellaria Acoela* выделительная функция осуществляется, с одной стороны, пищеварительным синцитием (центральный фагоцитобласт), с другой – некоторыми клетками периферической паренхимы (нефроцитами), накапливающими в себе экскреты. Скопленные в этих клетках экскреты перерабатываются в пигмент и в кристаллики мочевой кислоты и остаются здесь на всю жизнь, участвуя в создании окраски и рисунка тела животного. Экскреты обезвреживаются не путем удаления из организма, а путем перевода их в нерастворимое состояние. Образуются так называемые почки накопления. Такие почки накопления свойственны многим животным, но в качестве единственного экскреторного приспособления обычно встречаются у животных недолговечных. Они имеются у многих червей, членистоногих, иглокожих и т.п. У насекомых роль почек накопления играет главным образом жировое тело, также принадлежащее к производным периферического фагоцитобласта.

Из других отрядов турбеллярий даже такие крупные и сложно устроенные формы, как триклады, еще не имеют анатомически обособленных экскреторных органов. Выделительную функцию несет кишечник. Сохраняет он ее и у *Rhabdocoela*. Наряду с этим у последних хорошо обособлены и нефроциты – клетки паренхимы, несущие выделительную функцию. Они бывают здесь двух родов: одни из них образуют диффузную «почку накопления», другие нагружаются зернами экскрета, выползают наружу через кожу или через кишечник и погибают вместе со своим грузом, освобождая от него организм. Эти клетки накапливают в себе экскреторные вещества, отбираемые у других клеток, и они же выносят эти вещества прочь из организма. Вообще первое морфологически выраженное экскреторное приспособление у сколецид выражается в появлении отдельных экскреторных клеток, разбросанных в толще периферического фагоцитобласта. Такие клетки называют а т р о ц и т а м и , э к с к р е т о ф о р а м и и т.п., по существу они являются разбросанными нефроцитами.

При дальнейшем развитии экскреторного аппарата нефроциты большей частью концентрируются в определенных местах тела. При этом у животных с неэпителизованным периферическим фагоцитобластом (при отсутствии или утере целома) образуются рыхлые скопления нефроцитов (членистоногие); при наличии целома выделительный характер часто принимают отдельные участки его эпителия или стенки целомодуков (аннелиды, моллюски). Выделительную роль целомодуков мы рассмотрим несколько ниже, сейчас остановимся на нефроцитах, не вошедших в состав целомодуков или нефридиев.

Среди аннелид образование дополнительных нефроцитов за счет целомического эпителия наблюдается у части полихет и у олигохет. У полихет эти клетки одевают сосуды, главным образом брюшной, у олигохет – кишечник и некоторые сосуды. Они известны под названием хлорогогенных клеток. У пиявок нефроциты образуют так называемую ботриоидную ткань, клетки которой также группируются вокруг разветвлений целомических каналов.

У моллюсков нефроциты развиваются за счет эпителия перикардия; последний нередко образует разрастания, служащие для увеличения поверхности экскреторного эпителия (перикардальные железы брюхоногих, кеберов орган пластинчатожаберных, придатки жаберных сердец головоногих). Экскреты подобных нефроцитов с распадом последних попадают обычно в целом и выводятся наружу нефридиями или целомодуктами. У пластинчатожаберных посторонние частицы, (например, тушь), введенные в кровяное русло, фагоцитируются блуждающими амебоцитами, которые потом выползают в мантийную полость или перикардий и выводятся наружу. Среди членистоногих разбросанные в полости тела нефроциты, способные концентрировать аммиачный кармин, играют довольно большую роль в экскреции у раков и хелицерных. У насекомых и многоножек ту же функцию несут так называемые перикардальные клетки, лежащие вдоль сердца. Кроме того, соли мочевой кислоты скапливаются в клетках жирового тела.

У иглокожих, которые вообще почти не имеют обособленных выделительных органов, огромную роль в экскреции играют странствующие амебоциты, которые нагружаются продуктами распада и затем покидают организм, выползая наружу через поверхность кожи, кишечник, водные легкие (у голотурий), бурсы (у офиур) и т.д. Наряду с этим во многих местах тела происходит и накопление экскретов в нерастворенном виде.

Таким образом, иглокожие по характеру своей экскреции стоят на одном уровне с кишечнополостными и губками, как правильно замечает В.А. Догель, и такой характер их экскреции вполне соответствует общему низкому уровню их организации. Не выше организация экскреции и у оболочников. У многих асцидий (например, *Ciona*) имеется большое количество нефроцитов, скопляющих в себе зерна экскрета и представляющих диффузные почки накопления. У других асцидий происходит усовершенствование почек накопления, которые представляют множество мелких или даже один крупный (сем. *Molgulidae*) мешочек, стенки которого построены из экскреторного эпителия, а полость содержит конкреции. Последние состоят главным образом из уратов. Почечный мешочек *Molgulidae* всегда содержит симбиотические грибки, видимо, питающиеся за счет накапливающихся экскретов. Почка накопления

Molgulidae представляет одну из самых своеобразных форм экскреторных органов в животном царстве.

17.3. Протонефридии и метанефридии

Протонефридии впервые появляются у турбеллярий; первоначально это органы осморегуляции, которые, однако, очень скоро вступают в связь с экскреторными клетками и приобщаются к выделительной функции. У кишечнополостных нефридиев нет и гомологи их неизвестны. Точно так же их нет и у Acoela и Xenoturbellida. У Polyclada они встречаются редко, развиты слабо и мало изучены. Во всех остальных отрядах турбеллярий они большей частью имеются.

Анатомически наиболее примитивно построены протонефридии большинства триклад. Они состоят из восьми тонких продольных каналов, залегающих в паренхиме. Четыре лежат на спинной стороне, четыре – на брюшной (рис. 140, А). Все они соединены между собой поперечными комиссурами и дают многочисленные ветви, распадающиеся на сеть капилляров, пронизывающих все тело. От главных каналов по направлению к коже отходят многочисленные короткие выводные протоки, открывающиеся наружу маленькими порами. Экскреторной функции протонефридии триклад не несут. У вышестоящих или более мелких форм мы наблюдаем архитектурное упрощение, связанное с олигомеризацией: уменьшается и число продольных каналов, и число поперечных комиссур, и число наружных отверстий (рис. 140). Это явление имеет место уже у карликовой триклады *Pentacoelum caspicum*.

У Alloecoela Holocoela имеются уже не восемь, а четыре канала, всего две поперечные комиссуры и три-четыре пары наружных отверстий. У Rhabdocoela остаются всего два канала с двумя, а иногда и с одним наружным отверстием; поперечных комиссур совсем нет.

У Notandropora (сем. Catenulidae) сохраняется всего один продольный канал. Каналы сложно ветвятся и дают сеть капилляров.

Трематоды по архитектонике своих протонефридиев стоят на одном уровне с Rhabdocoela, т.е. имеют один или два канала без поперечных комиссур, с одним или двумя наружными отверстиями. У цестод встречается большое количество отверстий и поперечные комиссуры: между стволами, так что многие из них по уровню организации своих протонефридиев приближаются к трикладам. У Typhloplanicose (Rhabdocoela) наружное отверстие протонефридиев сочетается с ротовым отверстием (Mesostomatini, Typhloplaninae) или с половым (*Rhynchomesostomam*).

В гистологическом отношении (рис. 141) наиболее простую структуру нефридиев описывает E. Reisinger для *Protomonotresis centrophora*

(Alloeocoela Holocoela). Стенки каналов со стороны просвета равномерно и сплошь выстланы ресничками. Таким образом, каналы представляют трубкообразные завороты наружного мерцательного эпителия животного.

У *Baikalarctia* (Holocoela) строение канала то же, но реснички располагаются не сплошь, а лишь тремя продольными рядами. Дальнейшую ступень в редукции и дифференциации ресничного аппарата протонефридиев мы встречаем у некоторых Rhabdocoela (рис. 141, В, В); стенки канала построены здесь по-прежнему, но ресничек больше нет. Лишь кое-где на утолщениях стенки имеются длинные пучки слепленных вместе ресниц, которые лежат в просвете канала, и, извиваясь, гонят вдоль него воду. Если мы представим, что подобный пучок ресниц углубится в выпячивание стенки канала, мы получим типичный концевой аппарат, свойственный большинству протонефридиев.

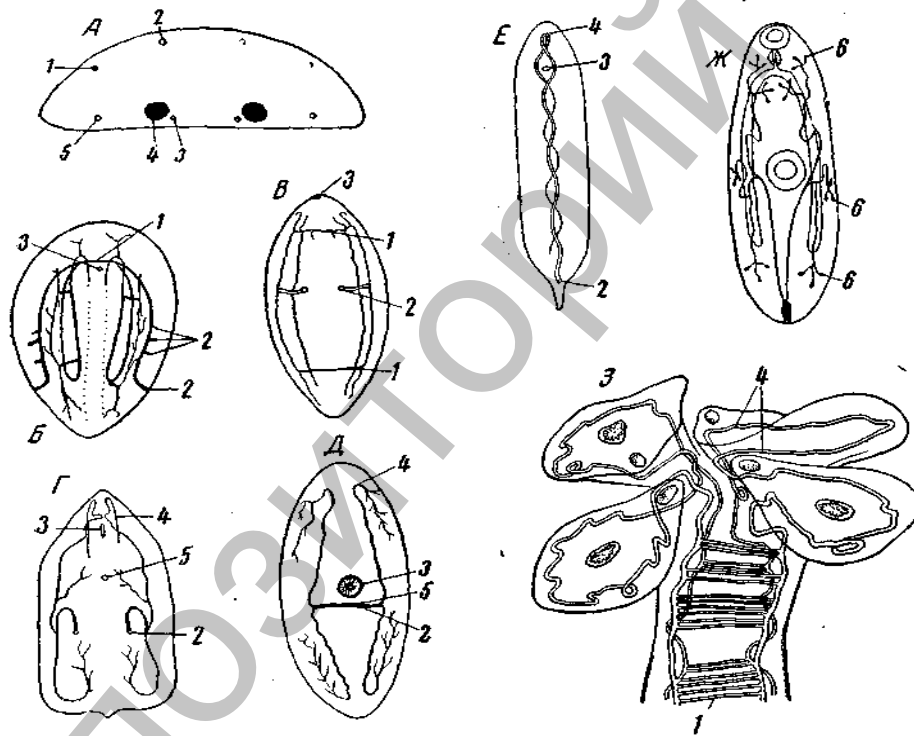


Рис. 140. Схемы анатомического строения протонефридиального аппарата платод

А – *Euplanaria polychroa* (*Triclada Paludicola*), поперечный разрез: 1, 2, 3 и 5 – главные выделительные каналы – дорсолатеральный, дорсомедиальный, вентролатеральный и вентро-медиальный; 4 – брюшные нервные стволы (по Миколецкому); Б – *Baikalarctia gulo* (*Alloeocoela*) (по Г.М. Фридман); В – *Prorhynchus stagnalis* (*Alloeocoela*) (из Г.М. Фридман); Г – *Phaenocora stagnalis* (*Rhabdocoela*) (по Fuhrmann); Д – *Rhynchomesostoma rostratum* (*Rhabdocoela*) (по Luther); Е – *Stenostomum tenuimuda* (*Notandropora*) (из Г.М. Фридман); Ж – *Digenea* (по Fuhrmann); 3 – *Orygmalobothrium versatile* (*Cestodes TetraphyllUica*), протонефридиальные каналы сколекса из Скрыбина); 1 – комиссуры между стволами обеих сторон тела; 2 – выделительные отверстия; 3 – рот; 4 – петли главных стволов в области мозга; 5 – половое отверстие; 6 – терминальные клетки (у *Digenea* – в ограниченном числе и постоянном положении)

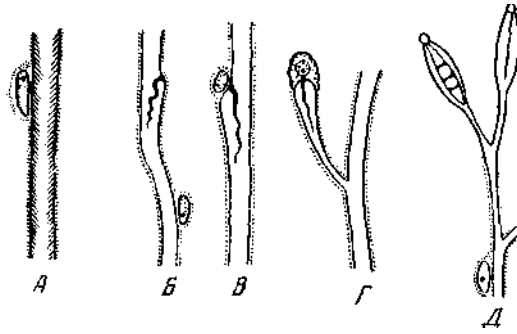


Рис. 141. Вододвижущие приспособления в нефридиях турбеллярий

А – равномерно покрытый ресничками выделительный канал *Protomonotresis* (Allocoela); Б – мерцательное пламя по ходу канала, не связанное с индивидуальным ядром у *Typhloplanella halleziana* (Rhabdocoela); В – то же, но приуроченное всегда к определенному ядру у *Protoplanella simplex* (Rhabdocoela); Г – одноклеточный концевой аппарат *Phaenocora unipuncta* (Rhabdocoela); Д – синтициальные, не связанные с определенными ядрами концевые аппараты *Mesostorua productum* (Rhabdocoela) (по Reisinger)

Получается колбочка, на дне которой сидит «мерцательное пламя», т.е. пучок слипшихся ресничек, торчащий в полость канала и находящийся в непрерывном движении (рис. 141, Г, Д). Для Digenea характерно ограниченное число и правильное расположение концевых аппаратов нефридиев.

Такова высшая ступень дифференцировки протонефридиев у плоских червей. Какова же функция этого аппарата? Обычно ему приписывают выделительную функцию. Однако первоначальной и основной функцией протонефридиев является не экскреция, а регуляция осмотического давления в теле животного, и прежде всего удаление воды, непрерывно насасываемой из окружающего гипотонического раствора, каковым, например, является для всех животных пресная вода. Поэтому протонефридии очень слабо развиты у морских турбеллярий по сравнению с пресноводными. У триклад протонефридии еще не имеют к выделительной функции никакого отношения. У части Rhabdocoela атроциты располагаются по ходу главных каналов протонефридиев и отдают скопляющиеся в них экскрету току жидкости, непрерывно протекающей по каналам. Таким образом, экскреторные элементы вступают в связь с протонефридиями. Наконец у некоторых Rhabdocoela (*Gyratrix*, *Acrorhynchus*) и у *Stenostomum* эпителий самих каналов в известных его участках приобретает самостоятельную экскреторную функцию. Только с этого момента протонефридии становятся экскреторными органами. Таким образом, у высших турбеллярий они несут двойную функцию: не только осморегуляторную, но и выделительную. Концевые аппараты экскреторной функции не несут. Интересен вопрос о первоначальной, наиболее примитивной форме протонефридиев. Протонефридии всегда образуются за счет эктодермы. Строение их у *Protomonotresis* свидетельствует, что первоначально они

представляют впячивание наружного мерцательного эпителия. Поэтому первоначальным типом протонефридиев естественно было бы считать множество отдельных трубочек, открывающихся наружу самостоятельными отверстиями, наподобие трахейной системы онихофор. Однако нефридиальная система такого типа среди плоских червей нам неизвестна. Только у аннелид имеется много пар метамерно расположенных, независимых, слабо ветвящихся нефридиев. Нефридии триклад представляют следующий этап. Первоначально независимые кустики протонефридиев слились уже в единую систему, сохранив, однако, множественность наружных отверстий. Все остальные типы нефридиального аппарата плоских червей представляют дальнейшие стадии интеграции и архитектурного упрощения этого первоначального типа. При этом бросается в глаза некоторый формальный параллелизм с интеграцией и архитектурным упрощением трахейной системы Tracheata. Этот параллелизм, очевидно, обусловлен лишь тем, что в обоих случаях мы имеем систему тонких трубочек, представляющих впячивание покровов и функция которых заключается в установлении притока или оттока веществ между наружной средой и тканями тела.

За пределами плоских червей протонефридии довольно широко распространены. Из ближайших родственников плоских червей они встречаются в обоих отрядах Gastrotricha. Затем мы их находим у коловраток (рис. 142, А), киноринх, у части скребней (рис. 142, Б), а также у приапулид (рис. 142, В). Снабжены протонефридиями немертин. Таким образом, протонефридии свойственны всем группам сколецид, за исключением нематод и волосатиков, вообще лишенных ресничек. Отметим, что у нематод осморегулирующую функцию взяли на себя одноклеточные кожные железы, а именно – так называемые шейные железы; отчасти они несут и экскреторную функцию; последнюю, как и у турбеллярий, несет также и кишечник. У *Ascaris* шейные железы тянутся по боковым линиям почти вдоль всего тела и открываются наружу общим протоком на вентральной стороне близ переднего конца тела.

Парные протонефридии Gastrotricha Chaetonotoidea и киноринх в связи с крошечными размерами этих животных имеют каждый всего по одной концевой колбочке. В то время как протонефридии плоских червей представляют сложную систему разветвлений, пронизывающую все тело, протонефридии коловраток и немертин представляют собой короткие и толстые каналы с немногими короткими разветвлениями, покрытыми большим количеством тесно сидящих концевых аппаратов. У крупных коловраток (*Asplanchna*, рис. 142, А) число этих колбочек достигает иногда нескольких десятков, у мелких их бывает по 2–8 на каждый протонефридий. Отличие между протонефридиями плоских червей и таковыми коловраток и немертин объясняется тем, что протонефридии плоских червей погружены в паренхиму, внутри которой диффузия воды и

эксcretов трудна, и потому дренирующая система должна проникать во все концы тела. Наоборот, у коловраток, нефридии погружены в обширный схизоцель, омывающий все органы, и заполняющая его жидкость служит посредствующим звеном между тканями, с одной стороны, и протонефридиями – с другой. Точно так же и у немертин протонефридии погружены в сосуды кровеносного аппарата, который сам дренирует все тело, чем создается возможность концентрации нефридиев. Таким образом, концентрированная форма протонефридиев коловраток и многих немертин, в противоположность охватывающим все или почти все тело протонефридиям плоских червей, связана с более совершенным распределительным аппаратом двух вышестоящих групп. У большинства коловраток выделительное отверстие сочетается с половым и заднепроходным, у скребней и приапулид протонефридии впадают в половые протоки. Подобное сочетание выделительного отверстия с половым мы уже видели у *Rhynchomesostomum* среди прямокишечных турбеллярий. Пара типичных протонефридиев нередко встречается у трохофорных личинок аннелид и моллюсков (рис. 143, А, Г), причем у моллюсков они только на стадии личинки и встречаются. Взрослые моллюски протонефридиев никогда не имеют. У аннелид нефридии трохофоры при метаморфозе большей частью также редуцируются, но зато при дальнейшем развитии в каждом сегменте тела образуется по паре нефридиев.

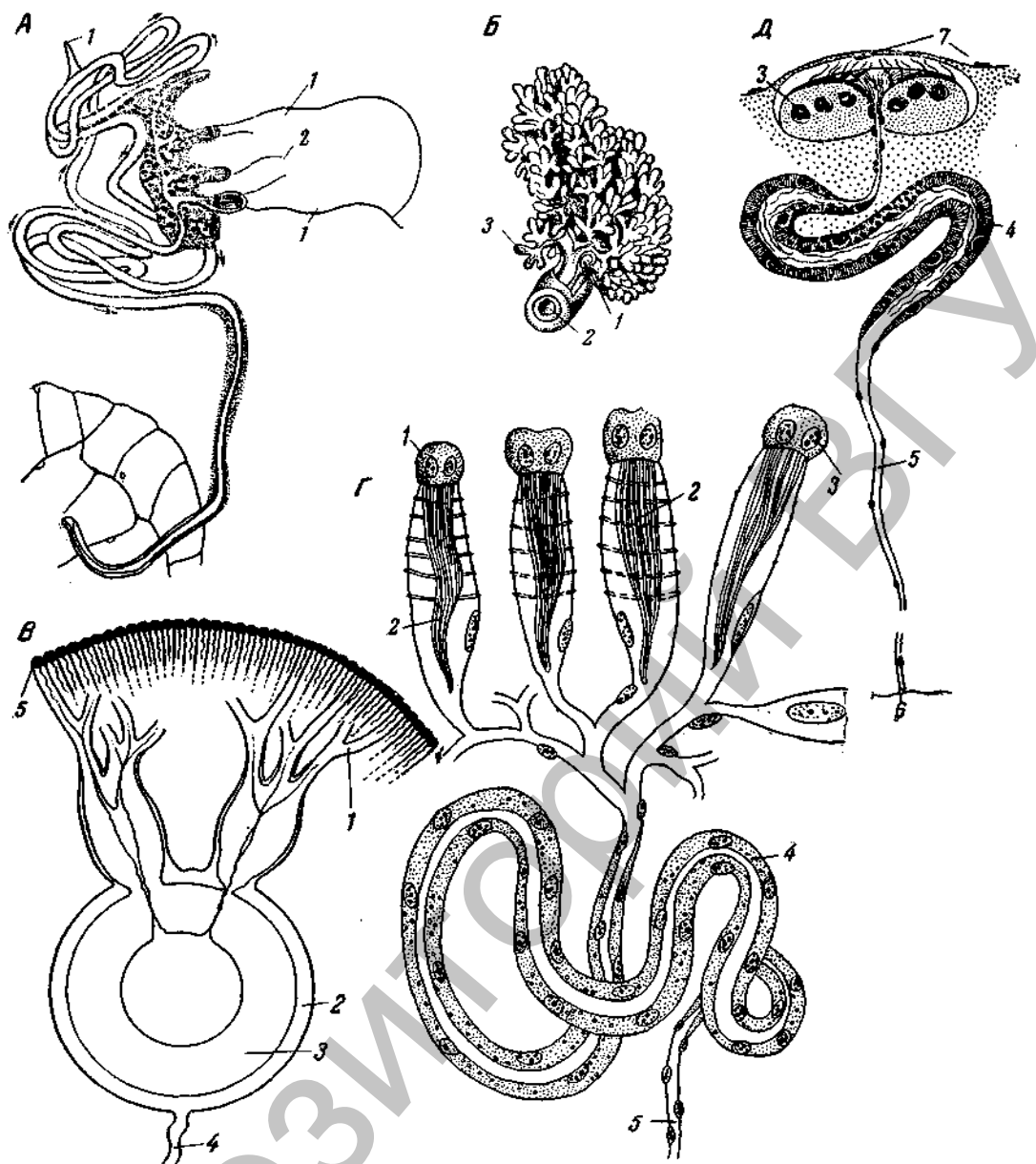


Рис. 142. Протонефридии сколецид

А – *Asptanchna* (Rotatoria): 1 – подвесочный тяж; 2 – жгуты, направленные в полость тела; Б – *Hamaniella microcephala* (Acanthocephala): 1 – ядра стенок нефридия; 2 – канал нефридия; 3 – отдельные концевые аппараты с мерцательным пламенем;

В – *Halirriiptus spinulosus* (Priapuloidca), схематический разрез мочеполового канала и протонефридия, изображены лишь немногие разветвления нефридия, в действительности соединяющиеся со всеми концевыми аппаратами: 1 – протонефридиальные протоки; 3 – целомический эпителий; 3 – эпителий мочеполового канала; 4 – мезентерий; 5 – концевые аппараты в виде трубчатых клеток, каждая с ядром и жгутом (соленоциты) (скомбинировано по двум рисункам Liiling); Г – одна из веточек нефридия (*ieonemerles agricola* (Metanemertini)); Д – один из нефридиев *Cephalothrix major* (Palaeonemertini) (схематически по W.R. Сое); 1 – концевая клетка; 2 – мерцательное пламя; 3 – ядра концевых расширений; 4 – извитая (эксреторная) часть протока; 5 – выводящий отдел протока; 6 – нефропор; 7 – стенка кровеносного сосуда

Таким образом, в прототипе аннелидам свойственно весьма характерное расположение нефридиальной системы: множество метамерных пар нефридиев, погруженных в целомические мешки, по одному нефридию на каждый мешок. В простейшем случае каждый из этих нефридиев построен примерно по типу нефридиев коловороток или немертин, т.е. представляет кустик каналов, торчащих в полость тела и покрытых концевыми аппаратами. Что касается концевых аппаратов, то у взрослых полихет они претерпели дальнейшее изменение и представляют трубчатые клетки, заканчивающиеся ядродержащим утолщением и содержащие, вместо мерцательного пламени, единственный длинный жгут (рис. 143, Б). За свою трубковидную форму клетки эти названы соленицитами.

Наиболее просто устроенными протонейфридиями обладают представители сем. Phyllodoceidae, например виды рода *Phyllodoce* (рис. 143, В). Из других взрослых полихет типичные, замкнутые протонейфридии, снабженные соленицитами, встречаются у Nephthydidae и Glyceridae. Более существенное видоизменение нефридиев представляет та их форма, которую Э. Гудрич предлагает обозначать как метанейфридии. Метанейфридии встречаются у взрослых особей Nereidae, Hesionidae и *Polygordius*.

Личинка *Polygordius* имеет две пары типичных протонейфридиев с концевыми аппаратами. Первая пара погибает вместе со всеми провизорными органами личинки.

Вторая пара теряет свои концевые аппараты, но дистальная часть ее входит в состав первой пары нефридиев взрослого червя. При образовании сегментов тела в каждом из них образуется по паре нефридиев, состоящих из небольшого извитого канальца, лежащего в целоме и открывающегося одним концом наружу, другим концом, при помощи маленького нефростома – в полость предшествующего сегмента. Отсутствуют нефростомы лишь у одной пары дефинитивных нефридиев.

Благодаря наличию нефростома нефридии *Polygordius* и других сходных в этом отношении форм (рис. 143, В) очень напоминают целомодукты, с которыми их до исследований Гудрича и смешивали. Анатомическое отличие между теми и другими выражается у полихет главным образом в том, что нефростом представляет узкое отверстие, тогда как целомодукты обычно открываются в целом широкой мерцательной воронкой. Эмбриологические различия более определены: нефридии образуются за счет эктодермы (наружной кожи) или же за счет эктомезодермальных нефробластов и растут от периферии в сторону целома. Целомодукты образуются за счет целомического эпителия и растут по направлению к наружной коже. Эктодермальное происхождение нефридиев, в частности, доказано для *Polygordius*. У олигохет они образуются за счет

эктодермальных телобластов, как доказано для *Criodrilus*. Из пиявок то же самое доказано для *Nepheleis*.

До работ Goodrich выделительные органы беспозвоночных разделяли на протонефридии, снабженные концевыми колбочками, и метанефридии, снабженные воронками, открытыми в целом. Ныне такое разделение совершенно неприемлемо, так как оказалось, что каналы с воронкой, открывающиеся в целом, по природе своей бывают различны: одни из них являются нефридиями, другие – целомодуктами. Несмотря на то, что Goodrich уже более полвека назад распутал эти взаимоотношения и данные его были подтверждены рядом авторов, до сих пор в популярной литературе, а иногда и в учебниках повторяется старое смещение понятий. В настоящее время термины «протонефридии» и «метанефридии» следует применять для двух типов истинных (эктодермальных) нефридиев, обозначая замкнутые нефридии типа *Phyllodoce* как протонефридии, а снабженные нефростомами типа *Polygordius* – как метанефридии. Настоящие эктодермальные нефридии в той или иной форме встречаются у всех полихет. Однако они большей частью вступают в ту или иную связь с целомодуктами и совершенно от них независимы только в сем. Capitellidae, представители которого имеют по одной паре метанефридиев и по одной паре целомодуктов в каждом сегменте. В других семействах независимые нефридии бывают либо при редукции целомодуктов (*Nereidae*, *Glyceridae* и другие), либо у неполовозрелых особей с еще неразвитыми целомодуктами, либо в отдельных сегментах тела, в которых целомодукты отсутствуют, например, в передних бесплодных сегментах *Poecilochaetus* (сем. Disomidae отряда Spiomorpha).

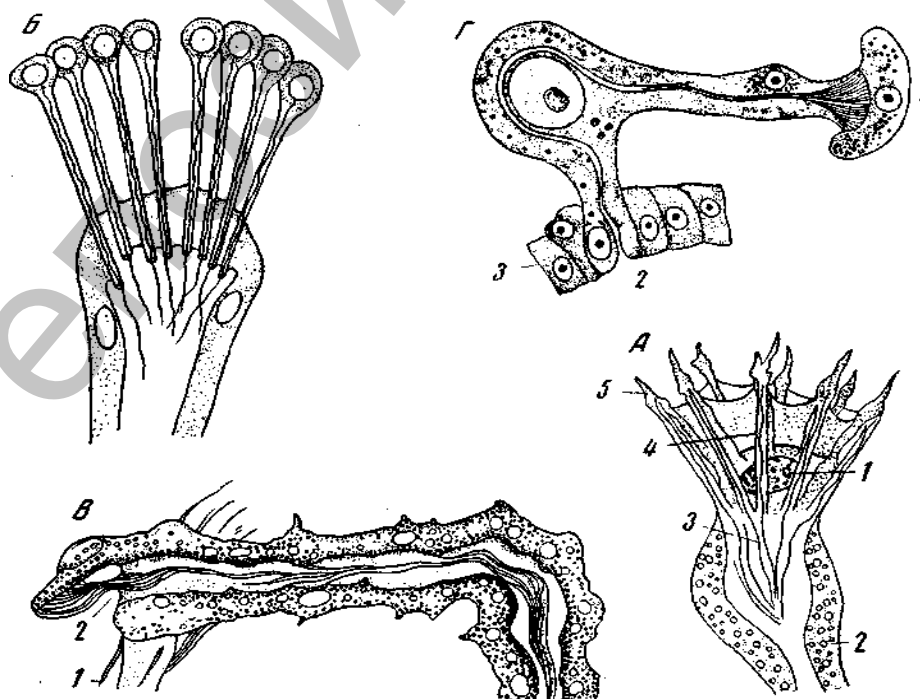


Рис. 143. Нефридии трохофорных личинок и полихет

А – трохофора *Polygordius*: 1 – ядро концевой клетки; 2 – стенка канала нефридия; 3 – жгуты 4 – протоки в выростах; 5 – концевой клетки (по Goodrich); Б – *Phyllodoce parelli*, конец одной из ветвей протонефридия с соленоцитами (по Goodrich); В – *Trypanosyllis*, проксимальный конец открытого нефридия: 1 – диссепимент; 2 – нефростом (по Goodrich); Г – зародыш *Limnea* (Gastropoda): 1 – концевая клетка; 2 – наружное отверстие; 3 – эктодерма (по Meisenheimer)

Олигохеты имеют обычно по одной паре нефридиев, снабженных нефростомами (рис. 144, А), в каждом из сегментов тела, кроме ларвальных. Но у некоторых крупных наземных форм первоначальные парные зачатки нефридиев зародыша дают начало большому количеству самостоятельных микронефридиев (сем. Perichaetidae, Acanthodrilidae, Cryptodrilidae и др.). У некоторых видов происходит умножение воронок при сохранении общего протока нефридия, например, у *Thamnodrilus crassus* (Glossoscolecidae). У *Allolobophora antipae* (Lumbricidae) часть нефридиев каждой стороны сливается в продольный канал, и оба канала впадают в заднюю кишку – любопытная конвергенция с первично-почечным протоком позвоночных. Заметим, однако, что выделительный аппарат позвоночных, образованный целомодуктами, не гомологичен выделительному аппарату олигохет, образованному нефридиями.

Экологический смысл этого приспособления у олигохет также совершенно иной и сводится к экономии воды, которая в кишечнике частично всасывается, а экскреты выделяются в обезвоженном виде. Аналогичное явление широко распространено среди тропических земляных червей сем. Megascolecidae. Их нефридии, вместо того, чтобы открываться наружу, впадают в кишечник, у некоторых форм только в задних сегментах тела, у других – в большей части сегментов и, наконец, у *Travoscolides* – во всех. У более примитивных форм немногие открывающиеся в кишечник пары нефридиев открываются туда непосредственно; у *Megascolex campester* нефридии впадают в пару мочеточников, лежащих по бокам спинного кровеносного сосуда; в каждом сегменте они соединяются поперечным протоком и открываются в кишечник одной парой отверстий (рис. 144, В). Максимальная степень интеграции нефридиального аппарата из изученных видов наблюдается у *Travoscolides*: он имеет непарный мочеточник, спустившийся в тифлосоль и принимающий в себя метамерные нефридии, открываясь в кишечник непарными метамерными порами.

Так же соединяются продольными протоками нефромиксиды и теребеллиды *Lanice conchilega*; три преддиафрагмальных нефридия каждой стороны соединены между собой и четыре постдиафрагмальных – между собой; однако открываются они все наружу, а не в кишечник; живущей в море полихете экономия воды явно не нужна.

У *Octochaetus Acanthodrilus* некоторых других олигохет несколько пар нефридиев впадает в глотку. *Octochaetus* имеет, кроме того, пучки микронефридиев, впадающие непосредственно в заднюю кишку, что

повело к неоправданным попыткам рассматривать мальпигиевы сосуды членистоногих как видоизмененные нефридии.

У паразитической олигохеты *Branchiobdella* число нефридиев низводится до двух пар, у некоторых наидид нефридии полностью отсутствуют. У ряда олигохет из различных семейств наблюдается редукция нефростома и образование замкнутых нефридиев – явление, широко распространенное у пиявок.

Нефридии пиявок (рис. 144, В) обычно слепо замкнуты на проксимальном конце. У слепого конца нефридия находится мерцательная воронка, открытая в целом и ведущая в небольшую капсулу; капсула непосредственно примыкает к слепому концу нефридия. Полость капсулы содержит большое количество фагоцитов. Гомология воронки не совсем ясна: одни приписывают ей целомическое происхождение и считают ее гомологом ресничных органов целома полихет, другие считают ее гомологом нефростома.

У очень многих *Ichthyobdellidae* (*Rhynchobdellea*) происходит такое же умножение нефридиев, которое мы видели среди олигохет у *Perichaetidae* и других, но у ихтиобделлид все эти нефридии остаются в соединении между собой, образуя густую сеть разветвлений в каждом сегменте. Их и здесь обозначают как плектонифридии. Некоторые авторы считают плектонифридии первичным типом нефридиального аппарата аннелид, приравнивая их к разветвленным нефридиям плоских червей. Однако и чисто морфологически совокупность отдельных небольших нефридиев примитивнее, чем интегрированная система каналов (см. выше, о нефридиях плоских червей), и с исторической точки зрения легче себе представить, что плектонифридии пиявок развились вторично из простых нефридиев большинства аннелид, ибо они встречаются в отдельных, высоко специализованных группах и полностью отсутствуют в примитивных классах, в частности у полихет.

За пределами аннелид настоящие нефридии встречаются очень редко. Они имеются у *Kamptozoa*, *Phoronis* (рис. 145, А). Ни у взрослых моллюсков, ни у членистоногих настоящих нефридиев никогда не бывает, хотя E.S. Goodrich (1946) и рассматривает выделительные железы ракообразных как нефридии. Точно так же нет настоящих нефридиев ни у кого из вторичноротых, кроме ланцетника. Наличие в нефридиях ланцетника типичных соленоцитов (рис. 146, В) было доказано E.S. Goodrich, как и отсутствие у них нефростома, E.S. Goodrich показал, что в действительности нефридии ланцетника развиваются из одноклеточных зачатков, попарно лежащих в каждом сегменте между целомическим мешочком и кишкой. Исходные нефробласты, по мнению Goodrich, образуются в зоне роста зародыша за счет эктодермального или эктомезодермального материала и потомки их достаются по одной паре каждому сегменту. При развитии нефридия соленоциты впячиваются в

целом, нефропор открывается в жаберную кишку. Наличие настоящих нефридиев у ланцетника при отсутствии их у всех остальных вторичноротых – факт в высшей степени удивительный.

Резкая обособленность типичных первичноротых и вторичноротых не подлежит сомнению. Как мы видели, и те и другие независимо выводятся из кишечнополостного прототипа. Мало того, независимо друг от друга из этого прототипа выводятся и разные группы первичноротых (сколециды, трохофорные животные). Ни у кого из современных кишечнополостных протонефридиев нет. У современных плоских червей мы видим все стадии развития протонефридиев – от простых, выстланных мерцательным синэпителием трубок, до органов, снабженных характерными концевыми аппаратами. В то же время ясно, что плоские черви не дали начала ни одной группе животных за пределами сколецид. Все это говорит в пользу независимого возникновения протонефридиев в различных стволах Bilateria.

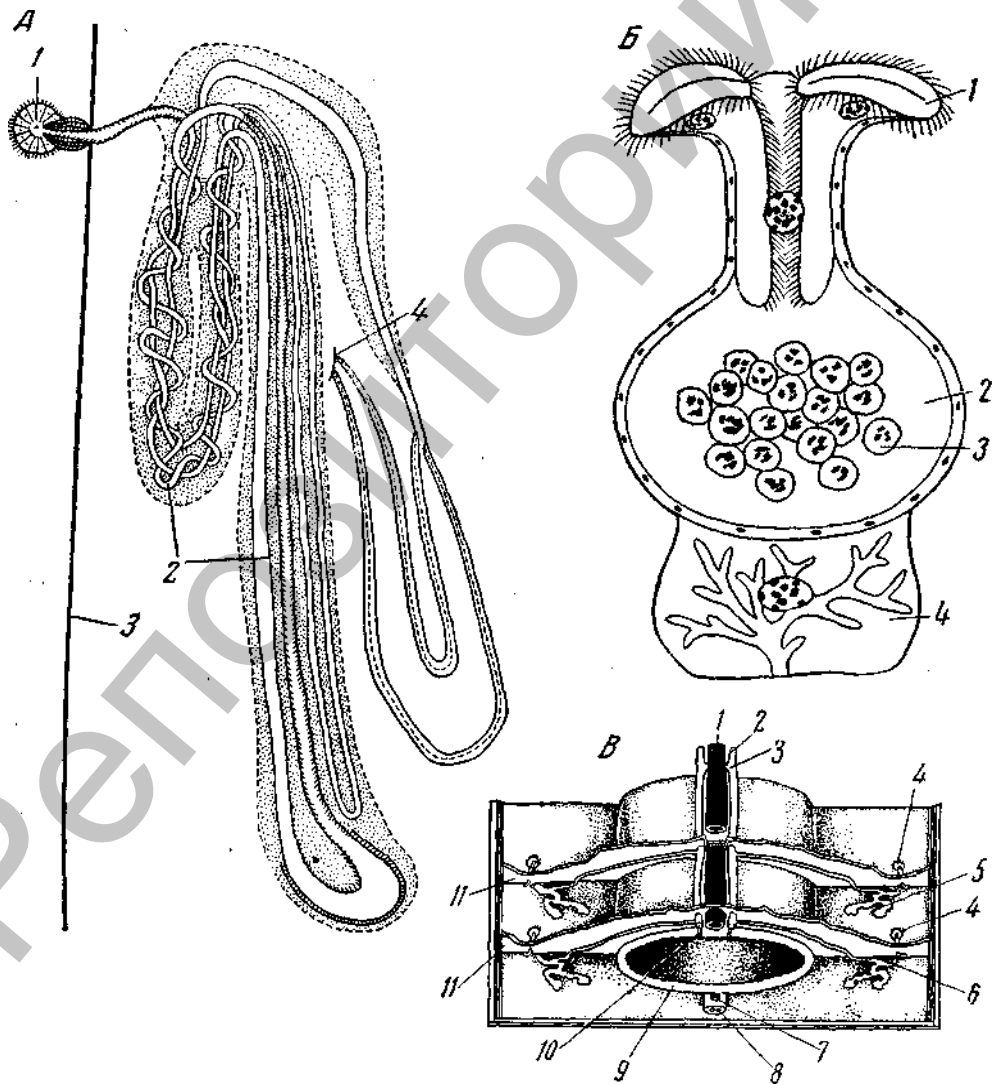


Рис. 144. Нефридии Glitellata

А – схема нефридия дождевого червя: 1 – нефростом; 2 – извилистый канал; 3 – диссепимент; 4 – выделительная пора (по Meisenheimer); Б – концевой аппарат нефридия *Clepsine*: 1 – воронка; 2 – капсула; 3 – лейкоциты; 4 – концевая клетка нефридия со слепо оканчивающимся разветвленным протоком (по Meisenheiner); В – схема строения выделительных органов *Megascolex campester* (Ollgochaeta) позади 20-го сегмента тела: 1 – спинной кровеносный сосуд; 2 – боковой надкишечный выделительный проток; 3 – поперечные соединения между обоими выделительными протоками; 4 – воронка нефридия; 5 – экскреторный мешок нефридия; 6 – идущий к диссепименту проток нефридия; 7 – брюшной кровеносный сосуд; 8 – брюшная нервная цепочка; 9 – кишечник; 10 – каналы, ведущие из продольного выделительного ствола в кишечник; 11 – диссепимент. Многочисленные мелкие меронефридии, открывающиеся наружу независимо от энтеронефридиального аппарата, не изображены (по К.Н. Bahl)

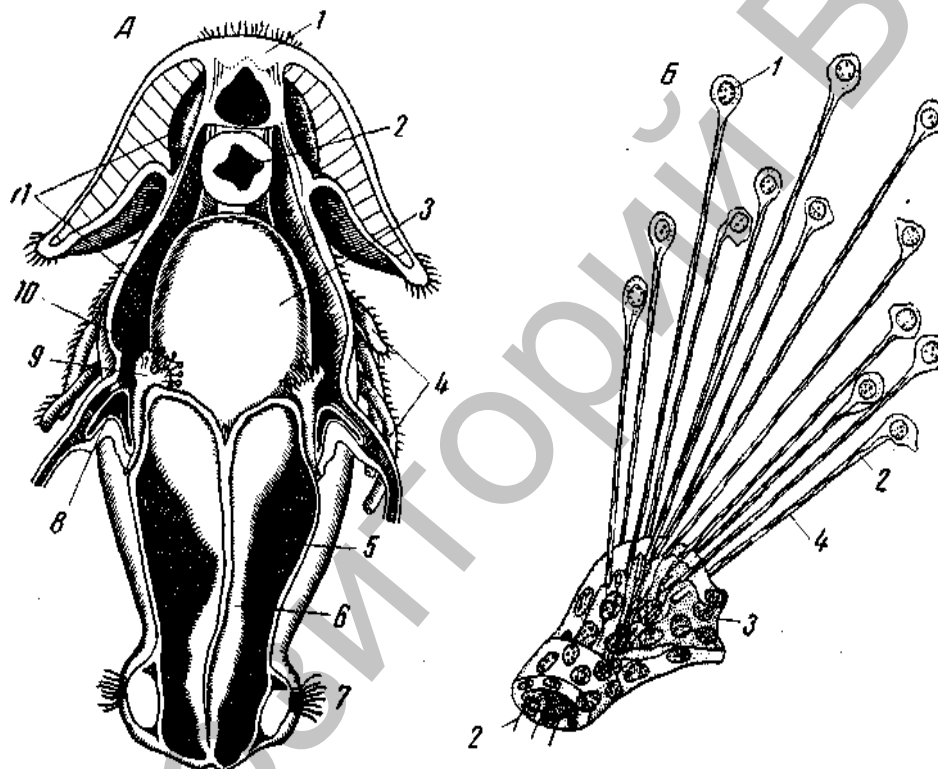


Рис. 145. Протонефридии, встречающиеся за пределами сколецид, аннелид и моллюсков

А – схематический фронтальный разрез через актинотроху (личинка *Phoronis*):

1 – теменная пластинка; 2 – пищевод; 3 – желудок; 4 – щупальца метатроха (личиночные щупальца); 5 – туловищный целом; 6 – кишечник; 7 – телотрох; 8 – передний отдел целома; 9 – нефридий, 10 – соленоциты; 11 – схизоцель (по Goodrich); Б – часть нефридия *Amphioxus lanceolatus* (Acrania), полусхематически: 1 – ядра соленоцитов; 2 – жгуты; 3 – канал нефридия; 4 – трубка соленоцита (по Goodrich)

17.4. Целомодукты и их роль в качестве выделительных органов

Как мы уже видели, периферический фагоцитобласт очень многих животных включает экскреторные элементы. Поэтому не представляет ничего удивительного, что и целомодукты, образованные за счет

периферического фагоцитобласта, во многих случаях принимают на себя выделительную функцию. При этом целомодулки могут совершенно заменять настоящие протонефридии, как это имеет место у моллюсков, или вступать с ними в многообразные отношения, как у полихет.

У полихет целомодулки первоначально не несут выделительной функции, являясь только половыми воронками. В некоторых случаях, как, например, у *Dasybranchus* (Capitellidae; рис. 146, А) или в половых сегментах олигохет, одновременно в одних и тех же сегментах тела имеются и нефридии, и целомодулки, вполне независимые друг от друга. Первые служат выделительными органами, вторые – половыми протоками.

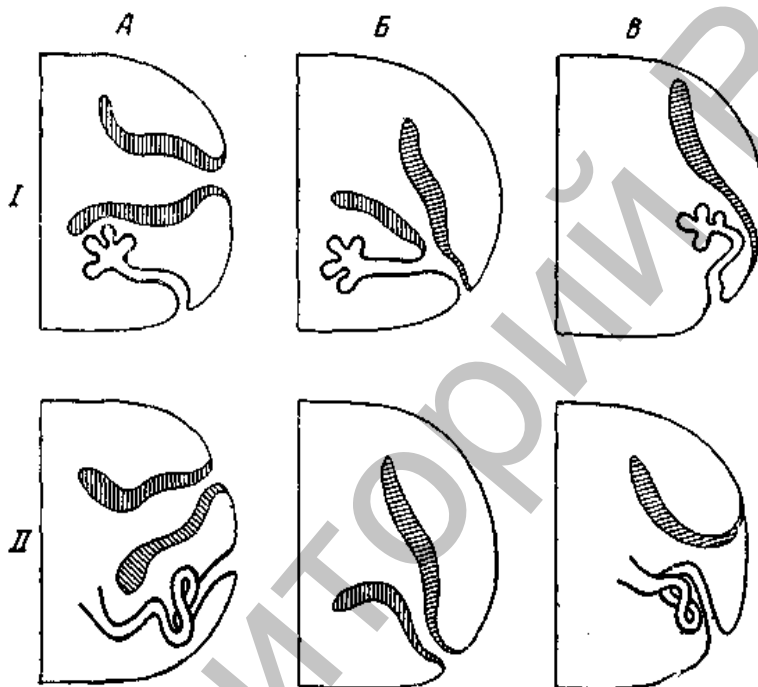


Рис. 146. Схема взаимоотношений между нефридиями и целомодулками полихет

IA – гипотетическая ступень с самостоятельными половой воронкой и протонефридием; IB – Phyllodocidae; IB – *Nephtys*; IIA – *Dasybranchus caducus* (*Drilomorpha* Capitellidae), отдельно половая воронка и нефридий; IIB – большинство Polychaeta (нефромиксий); IIB – Nereidae; стенки нефридиев изображены черным цветом, стенки целомодулков – заштрихованы (по Goodrich)

У некоторых полихет целомодулки рудиментарны и не несут функции половых протоков. Они представляют открытые в целомическую полость и слепо заканчивающиеся воронки, так называемые цилиофагоцитарные органы.

У *Nereis* они располагаются совершенно независимо от нефридиев, на спинной стороне целома, тогда как, например, у *Glycera* такого типа воронка располагается в непосредственной близости нефридия. Вместе они образуют составной орган, функционирующий следующим образом:

воронка действием ресниц вылавливает из целома погибшие клетки, кристаллы экскретов и другие отбросы. Все это фагоцитируется, и продукты химического распада, как полагают, вымываются через близлежащий нефридий. Так устанавливается первая связь между обоими органами. У пиявок, как мы видели выше, наблюдаются, быть может, аналогичные отношения. У ряда полихет, например у *Polygordius*, целомодукты совершенно отсутствуют. У многих *Phyllodoceidae*, *Goniadidae* и других низших полихет, у которых воронка целомодукта открывается в дистальную половину нефридия, и дистальная часть нефридия используется для выведения половых продуктов. У *Alciopa* (*Phyllodoceomorpha*) рис. 147, Б) подобная связь между половой воронкой и нефридием устанавливается только при достижении половой зрелости.

Наконец, у большинства полихет половая воронка открывается в нефридий не сбоку, а в его проксимальном конце, прирастая непосредственно к нефростому (рис. 147, В). В таких случаях мы видим перед собой как будто единый орган, в действительности, однако, образованный двумя частями различного происхождения и различного морфологического значения: половой воронкой и нефридием.

В том случае, если половая воронка и нефридий слились не полностью и хорошо различимы, продукт их слияния обозначается как нефромиксий, при полной же интеграции обеих составных частей говорят о миксонефридии, т.е. о нефридии смешанной природы. Физиологически воронка и канал служат для выведения половых продуктов, но канал, кроме того, несет по-прежнему также и экскреторную функцию. У *Spionidae*, *Ariciidae* и некоторых других воронки целомодуктов прирастают к метанефридиям только с достижением половой зрелости, в результате чего образуются явственные нефромиксий. У *Eunicidae*, *Arbroditidae*, *Amphinomidae* и большинства семейств сидячих полихет имеются постоянные нефромиксий или миксонефридии. В ряде случаев между этими последними возникают гетерономность и разделение функций, так что часть миксонефридиев сохраняет лишь половую функцию, другая часть – только выделительную.

И так, сочетания нефридиев, целомодуктов и нефромиксиев полихет чрезвычайно разнообразны. Но во всяком случае для полихет, как и для всех аннелид, характерно, что их целомодукты не берут на себя выделительную функцию, а лишь так или иначе соединяются с нефридиями; выделительная функция остается за этими последними.

Среди моллюсков соленогастры сходны с полихетами в том отношении, что их целомодукты также лишены экскреторной функции и являются только половыми протоками, Целомодукты всех остальных моллюсков становятся настоящими экскреторными органами – почками. В связи с этим они сильно разрастаются, ветвятся, вступают в тесную связь с

кровеносным аппаратом. У головоногих в почки вдаются так называемые венозные придатки – разрастания больших венозных сосудов. *Onychophora* имеют весьма полный набор целомодуков. Большинство из них (рис. 148, Б) несет экскреторную функцию. Они открываются наружу около оснований ног, на медиальной стороне последних. Целомодуки мандибулярного сегмента не развиваются. Целомодуки сегмента ротовых сосочков (рис. 148, В) превращены в слюнные железы, тянущиеся вдоль всего тела; они открываются одним общим протоком в ротовую полость. Целомодуки предпоследнего сегмента тела превращены в гонодукты, целомодуки последнего сегмента – в анальные железы.

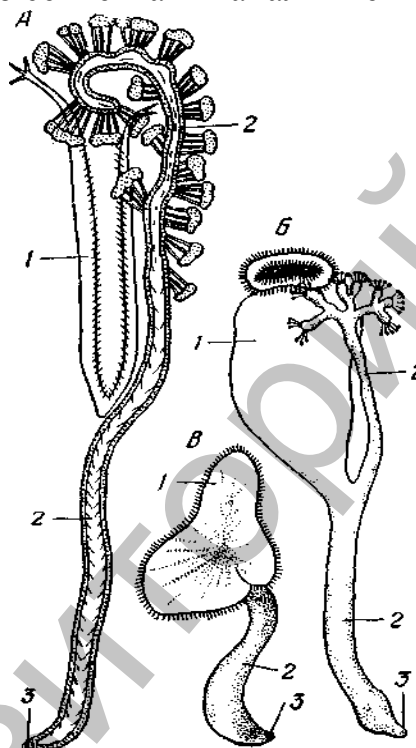


Рис. 147. Нефромиксий полихет

А – *Vanadis formosa*, протонефридий неполовозрелой самки и рядом лежащая, еще независимая от нефридия половая воронка; Б – *Alciopoe cantrainii* – нефридий половозрелой самки с присосшей к нему половой воронкой; В – *Irnia latifrons*;

1 – половая воронка; 2 – выделительный канал; 3 – выводное отверстие нефридия (по Goodrich)

Использование целомодуков онихофор в качестве слюнных желез, представляет известную аналогию с таким же использованием нефридиев у некоторых олигохет.

Членистоногие, так же, как и онихофоры, лишённые во взрослом состоянии целома, частично сохраняют целомодуки. Экскреторные целомодуки обычно сохраняются у ракообразных и *Atelocerata* в отдельных сегментах головного отдела, у хелицеровых – в отдельных сегментах просомы. Из различных классов членистоногих наиболее

постоянно сохраняются они у ракообразных. Последние имеют выделительные железы, как правило, в двух сегментах: в сегменте антенн II и максилл II. Однако у взрослых особей обе пары сохраняются только у морских Ostracoda, у Leptostraca и у низших мизид сем. Lophogastridae. У других ракообразных сохраняется одна лишь пара, максиллярная – у всех Entomostraca и у Isopoda, Cumacea и большинства Mysidacea из Malacostraca, антеннальная – у остальных Malacostraca. У Copepoda на всех личиночных стадиях функционирует антеннальная железа у взрослых особей – максиллярная. У пресноводных Ostracoda сначала имеются обе пары желез, но антеннальная к концу личиночной жизни дегенерирует. У взрослых Cirripedia Thoracica антеннальные железы превращены в так называемые цементные железы, служащие для прикрепления животного к субстрату. Выделительные железы ракообразных состоят из двух отделов: из концевой мешочки, представляющего, как мы уже видели, остаток целома, и из выводного канала (рис. 148, А). Последний открывается в мешочек воронкой и в большей своей части образуется разрастанием стенок целома.

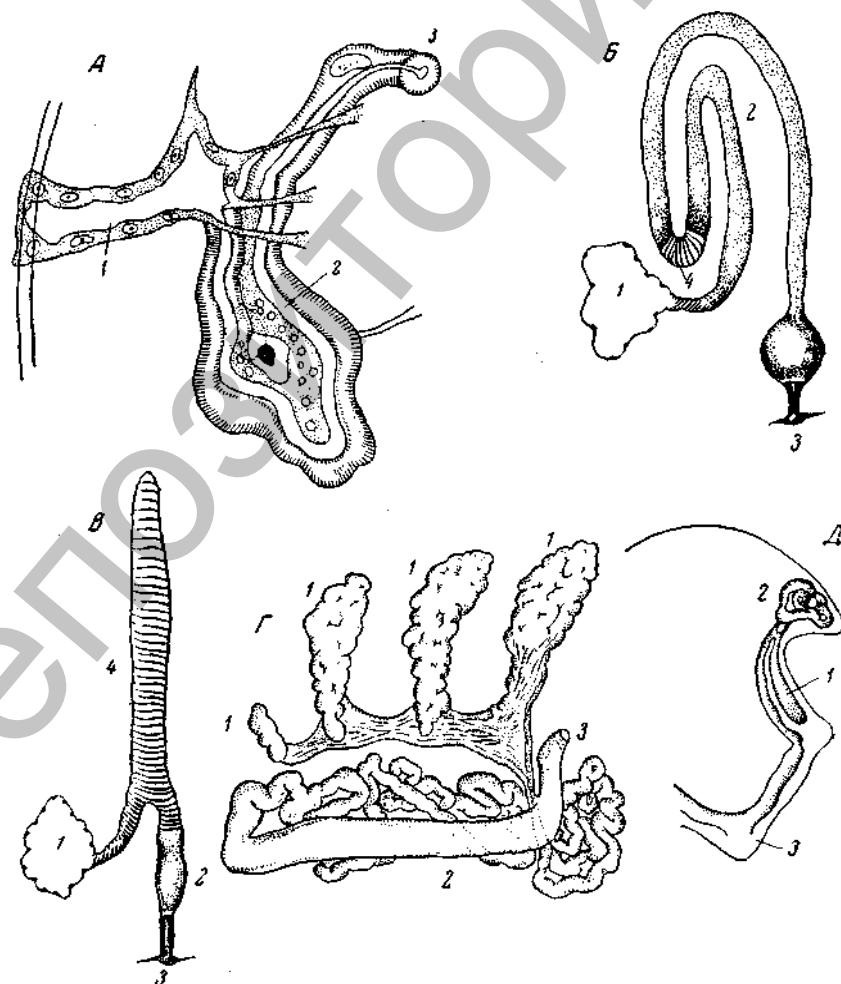


Рис. 148. Выделительные целомодукты членистоногих и онихофор

А – антеннальная железа *Cypris strigata* (Ostracoda); Б – схема типичного целомодукта *Onychophora*; В – целомодукт сегмента ротовых сосочков *Onychophora*, превращенный в слюнную железу; Г – коксальная железа *Limulus polyphemus* с четырьмя метамерными целомическими мешочками, но с одним протоком; Д – лабиальная железа *Machilis*; 1 – целомический мешочек; 2 – канал целомодукта; 3 – наружное выделительное отверстие; 4 – секреторный отдел канала у *Onychophora* (из Догеля)

У *Decapoda* канал целомодукта распадается на лабиринт и мочевого пузыря: у пресноводного *Astacus* лабиринт в свою очередь распадается на собственно лабиринт и соединительный канал. Этот последний служит местом реабсорбции солей; тогда как содержимое целомического мешка и лабиринта изотонично крови, содержимое мочевого пузыря у *Astacus* гипертонично по отношению крови (у *Carcinns* – изотонично).

Лишь конечная выводная часть канала у всех раков образуется за счет эктодермы. Однако для некоторых высших раков (*Homarus*, *Paguristes*) описываются обратные отношения – у них большая часть канала образуется за счет эктодермы, а у *Ostracoda* весь канал чисто эктодермален. Первичным является, очевидно, развитие канала за счет мезодермы, наблюдаемое в более примитивных отрядах (*Copepoda*, *Mysidacea*), а следовательно, и самые каналы являются целомадуктами. Однако разноречивые эмбриологические данные допускают пока очень различное толкование: например, Goodrich считает все выделительные железы ракообразных нефридиями.

Наряду с экскреторной функцией, целомодукты ракообразных несут и функцию осморегуляции.

Экскреторные целомодукты хелицерных открываются при основании ног и известны под именем коксальных желез. Анатомически они довольно сходны с почками онихофор и также состоят из целомического мешочка и извитого канала. В некоторых случаях, как, например, у мечехвоста (рис. 148, Г) или у двулегочных пауков (*Agelena*), экскреторная часть коксальной железы образуется слиянием мезодермальных зачатков, принадлежащих 2–4 сегментам, и открывается наружу одним протоком. Дистальная часть протоков бывает эктодермального происхождения. У скорпионов зачатки целомодуктов также образуются в 4 сегментах, но из них лишь одна пара дает начало коксальным железам. Множественность метамерных зачатков целомодуктов ведет к тому, что у разных хелицерных эти последние оказываются развиты в разных сегментах тела; протоки открываются чаще всего в сегменте ног I или ног III. Обычно целый отряд характеризуется определенным положением коксальных желез, однако иногда оно варьирует даже в пределах отряда (*Amblypygi*, *Araneina*, *Parasitiformes*, *Acariformes*). В сегменте хелицер коксальные железы, соответствующие антеннальным железам ракообразных, встречаются очень редко (у некоторых *Acariformes*) и в сегменте ног II (соответствующих максиллам

II) – немногим чаще (*Pseudoscorpionoidea*, отдельные представители *Acariiformes* и *Parasitiformes*). Таким образом, редукция целомодуков шла у хелицероных по другим метамерам, нежели у раков.

Среди *Tracheata* целомодуки сохраняются в качестве экскреторных органов у многоножек и у *Apterygota*; у высших насекомых их существование не доказано, и в большинстве случаев их здесь, несомненно, нет. Отсутствуют они и у *Chilopoda Epimorpha*. Целомодуки *Atelocerata* обычно принадлежат сегменту максилл II и представляют так называемые трубчатые головные железы; они бывают снабжены тонкостенными концевыми мешочками, представляющими остаток целома (рис. 148, Д). Существование таких желез доказано у *Chilopoda Anamorpha*, *Symphyla*, *Diplopoda*, *Paupoda*, *Collembola*, *Thysanura*, *Camptodeoidea*. У *Julidae* «лабиринты» обеих максиллярных желез образуют петли, тянущиеся вдоль кишечника почти до заднего конца тела. У других многоножек они лежат всецело в голове. Весьма примитивные отношения встречаются у *Paupoda*, у которых, кроме максиллярной железы, сохранились также железы в сегменте антенн II (премандибулярном); однако если максиллярные их железы являются выделительными, то антеннальные переменили функцию и стали слюнными железами. У *Scutigrella* (*Symphyla*), кроме желез, принадлежащих сегменту максилл II, имеются такие же железы и в сегменте максилл I. У *Hanseniella* (*Symphyla*) найдены железы, принадлежащие сегментам максилл I и премандибулярному. Лабиальные железы *Lithobius* имеют по два нефростома, так как в их состав входят и гомологи целомодуков сегмента максилл I, имеющих у *Hanseniella*. Отсутствие максиллярных желез у *Chilopoda Epimorpha* объясняет уменьшением у них объема головы под влиянием роющего образа жизни большинства представителей этой группы. Экскреторная функция доказана для максиллярной железы *Scutigera*, *Paupoda*, ряда *Chilopoda* и *Diplopoda*, для *Collembola* и *Thysanura*; мешочек железы выделяет аммиачный кармин, канал – индигокармин, как в коксальных железах хелицероных и почках раков.

Среди высших насекомых мезодермальное происхождение лабиальных желез указано для *Pontania* (*Tenthredinidae*, *Hymenoptera*), *Psocoidea* и некоторых других.

Итак, большинство *Tracheata* сохраняет экскреторные целомодуки в тех же сегментах тела, что и раки. В этом отношении, как и во многих других, обе эти группы стоят ближе друг к другу, нежели каждая из них к хелицероным.

Известно, что всем позвоночным свойственны типичные целомодуки, такие же, как у аннелид или моллюсков, и несущие как половую, так и выделительную функции. Это – почечные каналы

позвоночных. В прототипе позвоночных пара таких канальцев имеется в каждом из сегментов тела. Они образуются за счет эпителия целома и открываются в этот последний мерцательной воронкой. Другим концом почечные канальцы каждой стороны впадают в общий выводной проток. Однако почечные канальцы позвоночных отличаются от целомодуктов аннелид наличием экскреторной функции, которой те никогда не несут. От нефромиксиев они отличаются чисто целотелиальным происхождением, без участия в их образовании эктодермальных зачатков. Таким образом, сходство в этом отношении с аннелидами является не столь глубоким, как это казалось до анализа выделительных органов, проведенного Гудричем.

Ланцетник не имеет целомодуктов, кроме ямки Гатчека, зато у него есть типичные нефридии с соленоцитами, которых нет больше ни у кого из вторичноротых. У некоторых позвоночных сохранились поры предмандибулярных сомитов, из которых левая гомологична отверстию ямки Гатчека. В то же время позвоночные совершенно лишены настоящих, эктодермальных нефридиев, но зато имеют типичные целомодукты, отсутствующие у ланцетника и громадного большинства других вторичноротых.

Таким образом, мы видим, что существуют общие для первичноротых и вторичноротых филогенетические возможности, допустившие независимое возникновение в обоих стволах чрезвычайно сходных органов: так, среди вторичноротых мы находим нефридии ланцетника, целомодукты позвоночных. Предположить наличие всех подобных образований у общих предков первичноротых и вторичноротых значительно труднее, так как ряд фактов, частично уже нами рассмотренных, заставляет нас приписывать этим общим предкам весьма низкую степень организации, при которой существование нефридиев или целомодуктов вряд ли мыслимо.

17.5. Вопросы для самоконтроля

1. Понятие о экскреции и осморегуляции.
2. Характеристика выделительных органов, лишенных выводных протоков.
3. Строение протонефридий турбеллярий.
4. Строение протонефридий трематод и цестод.
5. Протонефридии коловраток и гастротрих.
6. Протонефридии аннелид и моллюсков.
7. Происхождение прото- и метанефридий.
8. Метанефридии полихет, олигохет и пиявок.
9. Целомодукты и нефромиксии.
10. Целомодукты членистоногих.
11. Гомология целомодуктов первичноротых и вторичноротых.

ТЕМА 18

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ

18.1. Примитивные формы распределительного аппарата

Всякий живой организм представляет расчлененное целое; жизненный процесс всегда предполагает взаимодействие (в том числе и химическое) между пространственно разделенными частями. Поэтому передвижение веществ внутри тела является одной из основных функций всякого живого существа. У простейших и мелких Metazoa химическое взаимодействие частей обычно достигается без посредства анатомически обособленных распределительных приспособлений. Крупные размеры, достигаемые некоторыми многоклеточными животными и сосудистыми растениями, стали возможными только благодаря выработке у тех и других распределительных аппаратов. Возникновение и усовершенствование аппарата распределения (наряду с централизацией нервного аппарата) является одним из основных путей интеграции тела Metazoa и повышения уровня его организации.

Животные, лишенные распределительного аппарата, обязательно стоят на определенной низкой ступени организации. Для них характерно отсутствие централизации всех основных функций. Прежде всего децентрализованной является у них функция пищеварения, в примитивных случаях выполняемая диффузно блуждающими фагоцитами, как у губок и некоторых Ascoela; если же имеется пищеварительный аппарат, он также децентрализован и распространяется по всему телу. Выделительная функция либо сводится к одной тканевой экскреции, либо имеются выделительные органы, отнимающие экскреты непосредственно от тканей. Специфических дыхательных органов не бывает, обособленные инкреторные органы неизвестны и, вероятно, отсутствуют. Гуморальные взаимодействия клеток тела, несомненно, имеют место, но осуществляются только от клетки к клетке. Со своей стороны, нервный аппарат низших Metazoa носит характер диффузного сплетения и осуществляемая им интеграция организма также еще очень несовершенна.

У гидроидных полипов децентрализованность пищеварительного аппарата обусловлена тем, что помимо кишечника, все остальное тело почти сводится к одному слою эктодермального эпителия, тесно прилегающего к кишечнику, который непосредственно снабжает все ткани пищей и, по-видимому, отбирает у них экскреты. Дыхание совершается всей поверхностью тела и никакого специального распределительного аппарата не требуется. Однако в колониях гидроидов и других кишечнополостных кишечная полость ценосарка в известной мере уже приобретает роль колониального распределительного аппарата. Особенно

наглядно это обстоятельство выступает в полиморфных колониях, в которых одни особи несут пищеварительную, другие – выделительную, третьи (у гидроидов и сифонофор) – хватательную, половую функции и т.п. и обмен между всеми этими особями поддерживается через каналы ценосарка. Таким образом, организация колонии кишечнорастных часто стоит так же и в физиологическом отношении на более высокой ступени, нежели организация особи.

Периферические отделы гастроваскулярного аппарата Anthozoa, медуз и крупных тубуляриид, несомненно, представляют примитивный распределительный аппарат. Основной функцией гастроваскулярных каналов медуз, несомненно, является функция распределения. Движением жгутов эпителия в них поддерживаются токи жидкости, разносящие переваренную пищу по телу. Но здесь распределение осуществляется лишь в грубых чертах: каналы гастроваскулярной системы толсты, мало разветвлены и не доводят содержащуюся в них жидкость до каждой клетки. Между каналами лежат обширные участки тела, клетки которых находятся в условиях нецентрализованной внутренней среды. Распределительную функцию, очевидно, несут и радиальные камеры Anthozoa; в гастроваскулярном аппарате этих последних также существует правильная циркуляция жидкости, обусловленная работой жгутов энтодермальных клеток.

У плоских червей кишечник еще менее централизован, чем у высших кишечнорастных. У крупных форм, например, у поликлад и триклад, кишечник ветвится и проникает во все участки тела. Каждый участок получает питание от ближайшей ветки кишечника и отдает ей свои экскреты. Если имеются нефридии, они также децентрализованы, разветвляясь по всему телу. Специального распределительного аппарата нет. Отсюда вытекают некоторые конструктивные особенности плоских червей. Ветви кишечника по необходимости гораздо толще, чем мог бы быть кровеносный капилляр, и в силу этого не могут проникать внутрь отдельных массивных органов. Поэтому ни массивных мускулистых органов, ни массивных комплексов желез у плоских червей существовать не может, так как центральные части таких массивных органов были бы поставлены в невыгодные условия питания. Крупные комплексы одноклеточных желез плоских червей всегда бывают рыхлыми и клетки их как бы растрепаны в разные стороны.

Таким образом, отсутствие специального распределительного аппарата лишь частично компенсируется наличием разветвленного кишечника и ограничивает ту высоту дифференцировки органов, до которой лишённые этого аппарата группы животных могут подняться.

Первые зачатки анатомически обособленного распределительного аппарата появляются у прямокишечных турбеллярий в виде собственных многим из них схизоцельных полостей. Эти полости создают возможность

легкого перемещения жидкостей, особенно под влиянием мышечных сокращений тела. Пищевые вещества, диффундирующие из кишечника, легко перемещаются по этим полостям благодаря простому перебалтыванию, без всякой правильной циркуляции. Отчасти с наличием схизоцеля связана упрощенная форма кишечника *Rhabdocoela*, у некоторых форм, как, например, *Mesostoma ehrenbergii*, имеющего вид сравнительно небольшой узкой трубочки.

Распределительная функция схизоцеля весьма наглядна у коловраток, у которых она достигает большого развития. Заключенная в нем жидкость омывает все органы тела и служит посредствующей между ними внутренней средой. Благодаря этому кишечник коловраток компактен и централизован, в сравнительно небольшие кустики концентрированы и нефридии (рис. 142, А).

Таким образом, наличие схизоцеля, служащего примитивным распределительным аппаратом, создает возможность у коловраток и других нематоморфных червей централизовать и кишечник и выделительный аппарат. У целомических животных, например у аннелид, такую же распределительную функцию несет целом. При этом целом аннелид в первую очередь участвует в несении экскреторно-распределительной функции. В пользу этого прежде всего говорит доказанное наличие уратов в целомической жидкости полихет, а также расположение нефридиев, погруженных в целом и оттуда черпающих экскреты. Правда, у крупных полихет и олигохет в стенках нефридиев имеются многочисленные кровеносные сосуды, из которых они в значительной мере и получают экскреты. Но у мелких форм и у крупных форм примитивных семейств нефридии лишены сосудов и, очевидно, черпают экскреты всецело из полостной жидкости. Полостная жидкость полихет богата разнообразными клеточными элементами, среди которых есть фагоциты, играющие большую роль в очистке целома от посторонних частиц, паразитов, зерен экскрета и т.п., а также трофоциты, накапливающие в своей протоплазме запасные питательные вещества. У сабеллид, теребеллид и ряда других полихет иногда вся целомическая жидкость представляет густую взвесь олеоцитов – крупных трофоцитов, заполненных каплями жира и зернами. Растворенными питательными веществами, в частности белками, целомическая жидкость полихет и олигохет бедна, и, как обычно в таких случаях, целом играет роль в циркуляции питательных веществ главным образом при помощи своих клеточных элементов.

Далее, у многих полихет целом имеет значение и в газообмене. Так у *Aphroditidae* и *Glyceridae* кровь не содержит гемоглобина, сосуды слабо развиты, но в то же время имеется хорошо налаженная циркуляция целомической жидкости (при помощи системы мерцательных целотелиальных клеток, как в гастроваскулярном аппарате

кишечнополостных); Glyceridae содержат в целомической жидкости эритроциты и снабжены целомическими жабрами – тонкостенными выростами стенки тела, обеспечивающими газообмен между целомом и наружной средой. Таким образом, в этом семействе дыхательно-распределительная функция целома не подлежит сомнению. То же самое мы видим и у Capitellidae, у которых к тому же кровеносный аппарат совсем редуцирован; очевидно, в связи с этим целом некоторых капителлид вдается в толщу продольной мускулатуры, разбивая ее на отдельные пучки. Nereidae имеют хорошо развитый кровеносный аппарат, но тем не менее их продольная мускулатура почти лишена сосудов, а целом вдается с боков между продольной и кольцевой мускулатурой; очевидно, снабжение мускулатуры кислородом идет у них при посредстве целомической жидкости.

Вообще у аннелид между целомом и кровеносным аппаратом существует известный антагонизм, и при слабом развитии последнего участие в газообмене переходит к целомической жидкости. При отсутствии кровеносного аппарата вся функция распределения полностью падает на целом. Заметим, что окрашенные дыхательным пигментом клетки у всех беспозвоночных – от аннелид до иглокожих – обычно бывают только в полостях целомического происхождения и скорее в виде исключения встречаются в кровеносных сосудах, например у *Phoronis*, у полихеты *Magelona*, у некоторых видов *Glycimeris* (= *Pectunculus*), у некоторых *Molpadiida*.

Наиболее ярким примером антагонизма между кровеносным аппаратом и производными целома является вытеснение кровеносной системы системой целомических каналов (лакун) у челюстных пиявок. Сложно расчлененная лакунарная система пиявок, снабженная специальными пропульсаторными органами, представляет наиболее совершенное приспособление целома для несения функции распределения.

18.2. Кровеносный аппарат немертин

Кровеносный аппарат возникает из совокупности схизоцельных полостей и представляет наиболее совершенное приспособление этих последних к несению функции распределения. Взгляд этот был высказан впервые Р. и О. Гертвигами и в особенности обоснован М. Fernandez; очень многое для правильного понимания кровеносного аппарата беспозвоночных сделал и Н.А. Ливанов. По формулировке Ливанова, кровеносные сосуды представляют щели мезенхимы, вокруг которых уплотнилось ее промежуточное вещество и которые приняли форму правильных каналов. Кровь есть соединительная ткань с разжиженным основным веществом. У пилидии немертин архигемальная полость образуется, по О. Бюргеру, разжижением студенистого основного

вещества его опорно-заполняющей ткани; ясно, что стенки ее должны быть образованы неразжиженной частью того же вещества. Попадающие в просвет сосудов мезенхимные клетки образуют клеточные элементы крови; за их же счет может возникать и выстилка сосудов – в а з о т е л и й , а также и клапаны. Очень часто сосуды совсем не имеют клеточной выстилки. Мезенхимные мышцы могут образовать собственную muscularis сосудов. Если сосуды охватываются целиком, за счет стенок этого последнего может развиться целотелиальная мускулатура сосудов, характерная для кровеносной системы аннелид, а также для сердца моллюсков, хордовых и т.п.

Среди беспозвоночных мы встречаем два главных типа строения кровеносного аппарата, зависящих от общего характера гистологического строения той или иной группы. Один из этих типов свойствен том животным, опорная ткань которых носит преимущественно клеточный характер, другой – тем из них, у которых в качестве опорной ткани преобладает бесклеточное, студенистое вещество. К первому типу относятся иглокожие, моллюски, плеченогие, членистоногие, ко второму – немертины, аннелиды, Phoronioidea и все низшие хордовые. Некоторые группы целомических животных, как, например, приапулиды, сипункулиды, мшанки, щетинкочелюстные, совершенно лишены кровеносного аппарата.

Наиболее примитивной группой животных, обладающей кровеносным аппаратом, являются немертины. На этом основании Э. Геккель считал их когда-то общими предками всех снабженных кровеносным аппаратом животных, что, конечно, неверно. Немертины – самостоятельная группа низших червей, при наличии ряда примитивных черт все же высоко специализированная и не давшая начала никакой другой группе современных животных.

Промежутки между органами заполнены у немертин студенистой заполняющей тканью, или мезенхимой; она состоит из обильного промежуточного вещества, содержащего довольно многочисленные клетки и волокна. У некоторых немертин (*Cerebratulus* из Heteronemertini) внутри студня имеются неправильные схизоцельные полости, заполненные жидкостью. В то же время всем немертинам свойствен настоящий кровеносный аппарат. У палеонемертин он состоит из двух боковых продольных сосудов, спереди и сзади соединенных перемычками (рис. 149, А). В голове они образуют расширения или сосудистые сплетения, обеспечивающие питание предротовой части тела, куда кишечник не продолжается. Стенки сосудов образованы уплотненным слоем студня, изнутри кое-где выстланы эндотелиеобразно расположенными клетками. Мускулатура сосудов представлена только отдельными кольцевыми волокнами. Правильной циркуляции крови нет,

кровь переливается взад и вперед по сосудам лишь под влиянием сокращений мускулатуры тела.

У других немертин осложняется как архитектоника кровеносного аппарата, так и структура стенок. Стенки сосудов бывают снабжены мускулатурой из кольцевых и продольных мышц и приобретают сократимость.

Появляется третий продольный сосуд – спинной и метамерные поперечные сосуды, соединяющие его с боковыми сосудами (рис. 149, Б).

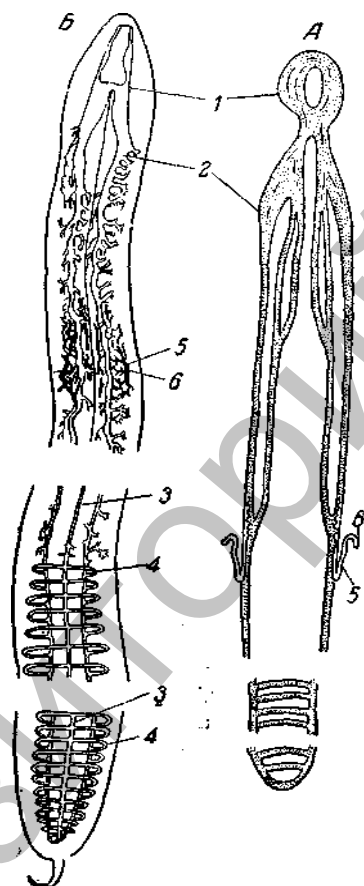


Рис. 149. Кровеносный аппарат немертин

Схема кровеносного аппарата: А – *Carinoma* (Palaeonemertini) (по W.R. Coe); Б – *Cerebratulus lacteus* (Heteronemertini) (O. Burger);

1 – головная сосудистая петля; 2 – боковые сосуды; 3 – спинной сосуд; 4 – поперечные комиссуры; 5 – протонефридии; 6 – их наружные отверстия

При таком строении в кровеносном аппарате устанавливается правильная циркуляция крови: по спинному сосуду она идет сзади наперед, по боковым – спереди назад. Однако у некоторых немертин наблюдается периодическое изменение направления тока крови на обратное. Наличие таких реверсий характерно для примитивных форм кровообращения и sporadически встречается в различных группах животных (например, довольно часто у насекомых). Оно свойственно всем оболочникам и в более слабой степени – ланцетнику и миксинам.

Ничего похожего на околокишечный кровеносный синус анелид у немертин не бывает.

18.3. Кровеносная система аннелид

Для типичных аннелид характерна высокая степень поляризации тканей: их тело построено из эпителиев, мышечной и нервной ткани. Все образованные этими тканями элементарные органы склеены между собой сравнительно тонкими пограничными пластинками. Плотное основное вещество этих пластинок почти лишено клеточных элементов. Пограничные образования существуют всюду, где сталкиваются два элементарных органа, например, два листка целомического эпителия. Все пограничные пластинки тела оказываются соединены между собой и образуют единую систему пограничных образований. Кровеносные сосуды представляют, как мы видели, систему каналов, возникающих в толще мезенхимы. У аннелид эта последняя оказалась зажата между стенками целома и прочих органов и превращена в систему пограничных образований. Вместе с ней оказалась зажата и кровеносная система, залегающая у аннелид в толще пограничных образований и пронизывающая эти последние.

Стенки сосудов аннелид образованы просто веществом пограничных пластинок. Мускулатура сосудов образуется за счет выселяющихся в ретроперитонеальном направлении клеток целомического эпителия. Клапаны сосудов и так называемые сердечные тела (также служащие клапанами) образуются вращением в полость сосуда того же целомического эпителия. Основной функцией кровеносного аппарата полихет является трофическая, как это видно из тесной связи этого аппарата с кишечником; кровь их богата растворенными белками и сравнительно бедна клеточными элементами. Содержание белков и глюкозы в крови наземных олигохет вполне сравнимо с содержанием их в крови человека. Наряду с этим кровь аннелид может играть роль и в газовом обмене; нередко она содержит в растворенном виде кровяные пигменты, гемоглобин или хлорокруорин, но почти никогда в ней не бывает окрашенных клеточных элементов. Зато она содержит неокрашенных фагоцитов. Как показал А.А. Заварзин для дождевого червя, малые фагоциты крови являются камбиальными элементами, за счет которых возобновляются в течение жизни животного все другие типы амебоцитов, а также и все клеточные элементы (фибробласты и т.д.), населяющие опорную ткань (пограничные образования). Этим подтверждается взгляд И.И. Мечникова о первичности трофической функции периферического фагоцитобласта и вторичности – опорной.

Первоначальной функцией дыхательных пигментов полихет является не перенос кислорода от дыхательных эпителиев к тканям, а накопление запаса кислорода на время периодических остановок дыхательных движений. В связи с этим в примитивнейших семействах полихет гемоглобин содержится не в крови, а в нервной ткани, наиболее чувствительной к недостатку кислорода. Гемоглобин в нервной ткани встречается и у немертин. В вышестоящих семействах полихет, например у Nereidae, гемоглобин содержится уже в крови, но основной его функцией продолжает оставаться создание переходящих запасов кислорода. Нахождение дыхательных пигментов в крови легко ведет к расширению их функций в сторону участия в разносе кислорода, что и становится в дальнейшем их основным назначением.

Наряду с примитивной структурой стенок сосудов кровеносный аппарат типичных аннелид обладает сложным архитектурным расчленением (рис. 150). Наиболее постоянным компонентом кровеносного аппарата аннелид является околокишечный синус – узкое щелевидное пространство, заключенное в толще пограничной пластинки кишечника, между кишечным эпителием и спланхноплеврой. Оба листка пограничной пластинки, ограничивающие синус, бывают соединены между собой отдельными трабекулами основного вещества, пронизывающими полость синуса. У крупных аннелид, вместо сплошного околокишечного синуса, часто бывает околокишечное сплетение сосудов, точно так же муфтой одевающее кишечник. Околокишечный синус, или околокишечное сплетение бывают развиты только в постларвальных сегментах, не продолжаясь в ларвальные. Вместо этого, от спинной части околокишечного синуса отходит кпереди спинной сосуд, который и продолжается вдоль ларвальных сегментов, залегая в спинном мезентерии. При его основании у сидячих полихет часто бывает расположено сердечное тело, представляющее цилиндрический вырост стенки сосуда, лежащий в его просвете и направленный кпереди. При сокращении стенок сосуда волны перистальтики проходят сзади наперед; сокращенные участки сосуда прижимаются к сердечному телу и этим не допускают обратного тока крови кзади. Таким образом, сердечное тело функционирует в качестве клапана, лежащего при отхождении спинного сосуда от синуса.

Наряду с околокишечным синусом в брюшном мезентерии большинства аннелид залегают самостоятельные брюшной или подкишечный сосуд. У многих форм от околокишечного синуса на всем его протяжении обособляется и спинной сосуд. В этих случаях спинной и брюшной сосуды сливаются с синусом лишь в непосредственной близости заднего конца тела. Кроме того, сплетение сосудов или продольный сосуд обычно бывают и вдоль брюшной нервной цепочки. По околокишечному

синусу и спинному сосуду кровь движется сзади наперед; по брюшному сосуду и периневральному сплетению – спереди назад. Эти продольные пути соединяются между собой метамерными сосудистыми дугами, первоначально расположенными в диссепиментах, т.е. интерсегментально. В состав каждой метамеры или ангиосомита входят две главные пары дуг – висцеральная и париетальная (рис. 151). Висцеральные дуги ведут кровь от спинного сосуда к стенкам кишечника, а от этих последних насыщенную питательными веществами кровь ведут к брюшному сосуду. Париетальные дуги ведут кровь от брюшного и околонервного сосудов к стенке тела и жабрам, где кровеносные сосуды распадаются на капилляры. В коже (рис. 151, В) и жабрах кровь насыщается кислородом.

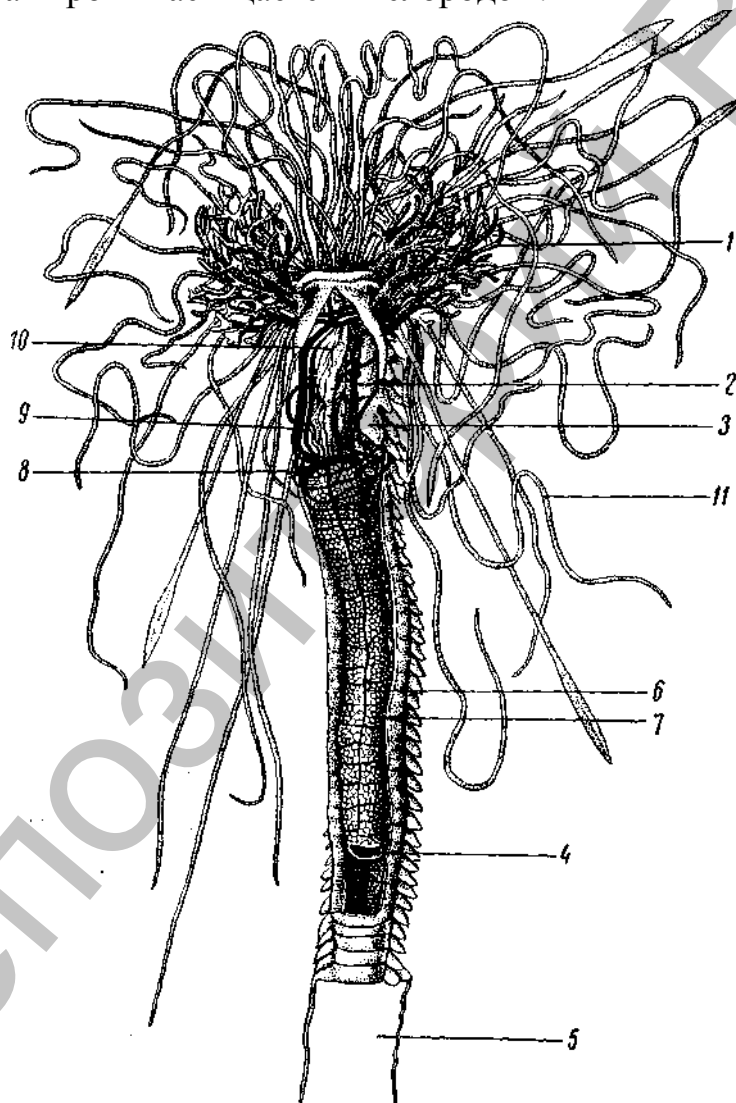


Рис. 150. Кровеносный аппарат *Polynnia nebulosa* (Polychaeta Terebellomorpha). Передняя часть тела вскрыта

1 – жабры; 2 – брюшной сосуд; 3 – нефромиксии; 4 – вентральный сосуд кишечника; 5 – жилая трубка; 6 – спинной сосуд на кишечнике; 7 – кишечник, сзади обрезанный; 8 – сосудистое кольцо вокруг пищевода; 9 – спинной сосуд; 10 – глотка; 11 – ловчие щупальца (по Cuvier)

Отсюда она возвращается отчасти к спинному сосуду, отчасти прямо к околкишечному синусу. Капилляры, проходящие в толще стенки тела, обеспечивают питание и газообмен мускулатуры и пр. Легко видеть, что при таком характере кровообращения в сегментах тела спинной сосуд содержит артериальную кровь, которую он и несет к надглоточному ганглию и органам чувств головы. У всех полихет значительные отличия представляет кровеносный аппарат передних сегментов тела благодаря сосудам, отходящим к глоточному аппарату. Кроме того, основной план ангиосомита подвергается бесчисленным видоизменениям, во-первых, в разных семействах полихет и олигохет и, во-вторых, при наличии гетерономное – в разных отделах тела и сегментах одного и того же животного. Основной путь развития кровеносного аппарата аннелид ведет к возрастанию гетерономности ангиомерии, обуславливающей возрастающую интеграцию и централизацию всего кровеносного аппарата в целом.

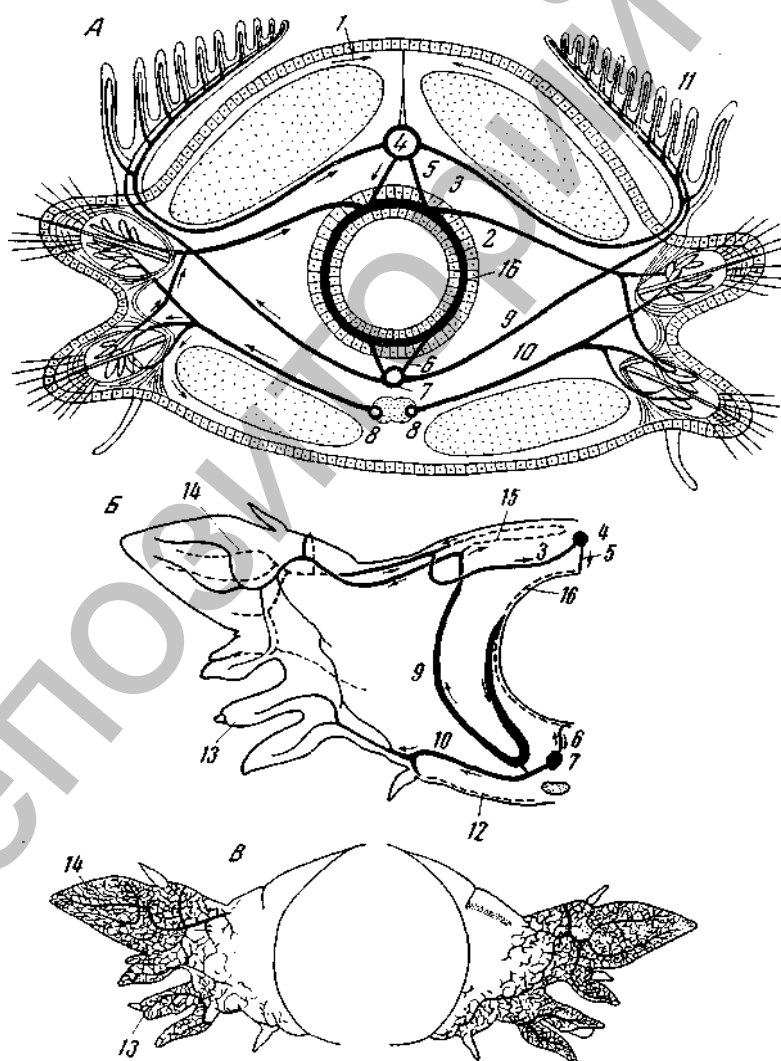


Рис. 151. Ангиосомит полихет

А – схематический поперечный разрез через туловищный сегмент снабженной жабрами блуждающей полихеты; сосуды показаны черным; мелкие сосуды в стенке тела и мускулатуре не изображены (по Догелю); *Nereis virens*: Б – ангиосомит; В –

капиллярная сеть в коже параподиев (по Lindroth); 1 – париетальные сосуды; 2 – параподио-интестинальный; 3 – параподио-дорсальный; 4 – дорсальный; 5 – дорсо-интестинальный; 6 – интестино-вентральный; 7 – вентральный; 8 – невральные; 9 – вентропараподиальные; 10 – невропараподиальные; сосуды или их гомологи; 11 – жабра; сеть кожных капилляров: 12 – вентральная; 13 – невроподиальная; 14 – нотоподиальная; 15 – дорсальная; 16 – кишечный синус (или кишечное сплетение)

Однако в соответствии с чрезвычайно разнообразием гетерономной дифференцировки сегментов тела, которое мы наблюдаем у полихет, направления развития кровеносного аппарата также представляют крайнее разнообразие.

Итак, для аннелид характерна, с одной стороны, довольно низкая степень гистологической дифференцировки кровеносного аппарата, с другой – полная замкнутость и далеко идущее архитектурное расчленение этого аппарата. Правильная циркуляция крови существует, но пропульсаторная функция мало централизована. Единого сердца, обеспечивающего продвижение крови по сосудам, здесь нет. Кровь движется благодаря сократимости больших участков продольных сосудов, а часто и передних дуг. Ритмы отдельных сосудов согласованы очень несовершенно, и вообще работа всего кровеносного аппарата мало интегрирована. Артериальное давление *Nereis* в покое – всего на 1,0–1,5 мм рт. ст. выше давления целомической жидкости; при движении червя разность подымается до 6 мм.

О редукции кровеносного аппарата у ряда форм и функциональной замене его целомом было сказано выше.

Сравнивая кровеносный аппарат аннелид и немертин, мы находим значительное сходство в гистологической структуре и резкое различие в общем плане расположения сосудов. У немертин нет ничего подобного околкишечному синусу, составляющему основную и наиболее постоянную часть кровеносного аппарата полихет. Наряду с кишечным синусом, у аннелид сильно развиты непарные продольные сосуды – спинной, брюшной, околонервный, тогда как у немертин – парные боковые. У полихет парные продольные сосуды, если и встречаются, то лишь вторично, в наиболее специализованных типах кровеносного аппарата (например, у тербеллид), да и здесь лишь на небольшом протяжении тела. Коренное различие в плане строения кровеносного аппарата немертин и аннелид стоит в полном соответствии с представлением о независимом возникновении этого аппарата в обеих группах, в свою очередь вытекающим из обоснованного положения об отсутствии близкого родства между сколецидами и трохофорными животными.

18.4. Кровеносная система моллюсков

Моллюски резко отличаются от аннелид своей опорно-заполняющей тканью, имеющей в основном клеточный характер. Эта мезенхимная ткань всегда содержит большое количество щелей и лакун схизоцельного происхождения, заполненных кровью. Филогенетически за счет этих полостей и происходит развитие кровеносной системы моллюсков. Развитие это заключается в постепенной васкуляризации лакун (т.е. в постепенном превращении их в сосуды): первоначально неправильные полости постепенно получают характер синусов или каналов, по которым кровь легко может двигаться в определенном направлении; затем диаметр синуса уменьшается, а стенки его, образованные промежуточным веществом соединительной ткани, уплотняются и приобретают правильные контуры – синус превращается в кровеносный сосуд. В кровеносных сосудах некоторых моллюсков описывают и эндотелий.

Стимулом для такого упорядочения лакунарной системы является возникающая в ней циркуляция жидкости. Самую простую форму кровеносного аппарата моллюсков мы находим у соленогастров (рис. 152, Б). Здесь сосудов нет. Имеются два продольных синуса – брюшной и спинной. Задняя часть спинного синуса впячена со спинной стороны в целом и снабжена мускулатурой, развивающейся за счет стенки целома. В силу этого она получает сократимость и гонит кровь сзади наперед вдоль спинного синуса. Этот сократимый участок спинного синуса получает название желудочка сердца.

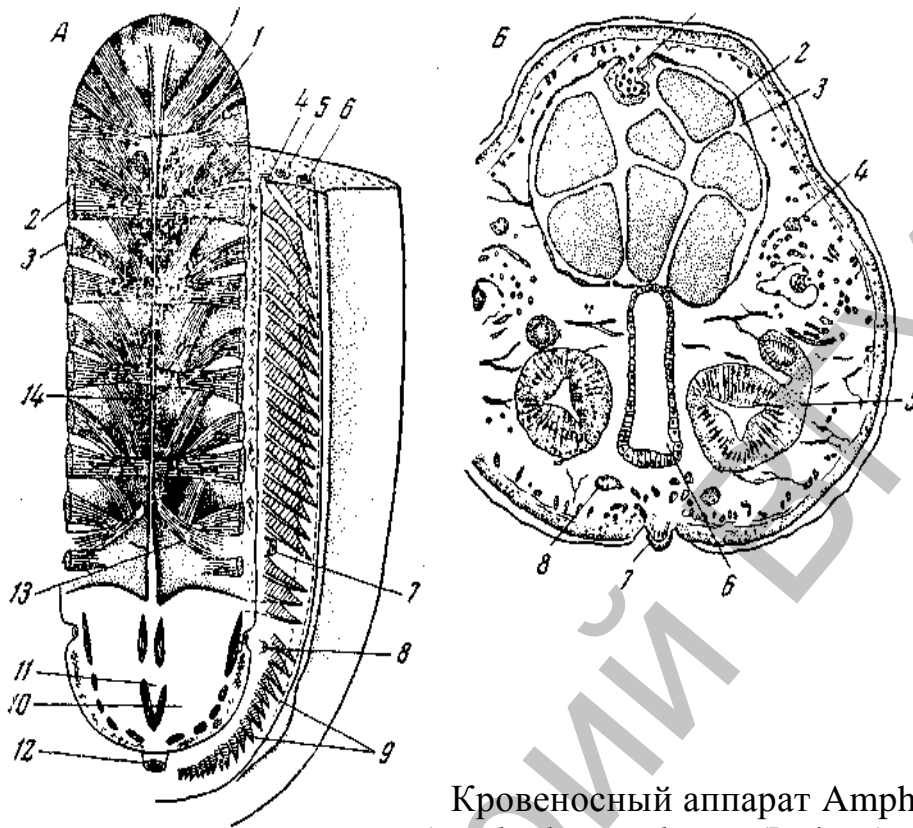


Рис. 152.

А – мышцы спинной стороны; обратить внимание на их метамерное расположение; 4 – приносящий жаберный сосуд; 5 – плевро-висцеральный нервный ствол; 6 – уносящий жаберный сосуд; 7 – половое отверстие; 8 – мочевое отверстие; 9 – жабры; 10 – предсердие; 11 – желудочек сердца; 12 – задний проход; 13 – яйцеводы; 14 – аорта, отдающая метамерные артерии к мышцам и открывающаяся на своем переднем конце в головной синус; Б – схематический поперечный разрез через *Stylomenia* (Solenogastres): 1 – сердце; 2 – половые продукты; 3 – целом; 4 – плевро-висцеральные нервные стволы; 5 – половые протоки; 6 – задняя кишка; 7 – рудиментарная нога; 8 – pedalные нервные стволы (из Зенкевича и Догеля)

Предсердия соленогастры не имеют, кровь в желудочек насасывается из выносящих жаберных синусов, еще лишенных правильных стенок. Сердце, как и у всех моллюсков, снаружи выстлано перитонеальным эпителием. Со стороны, обращенной к полости сердца, стенка этого последнего образована непосредственно мускулатурой. Такое строение стенки сердца свойственно и другим моллюскам. В остальном, строение кровеносного аппарата соленогастров чрезвычайно несовершенно и может обеспечить лишь весьма слабую степень циркуляции крови. Из хитонов *Nuttalochiton hyadesi* также, кроме сердца, не имеет никаких оформленных сосудов. У всех остальных хитонов спинной синус принимает характер правильного сосуда с хорошо выраженными стенками и получает название спинной аорты (рис. 152, А). Аорта идет прямо кпереди и широким отверстием изливается в головной

синус – систему схизоцельных полостей, омывающих мозг. По пути аорта отдает ряд веток к половой железе и т.д. Головной синус отделен от остального тела диафрагмой, трубкообразное впячивание которой образует висцеральную артерию, доставляющую кровь к кишечнику и печени (у других моллюсков эти внутренности получают кровь непосредственно от аорты). Остальное кровообращение чисто лакунарное. Из мелких лакун кровь собирается в более крупные, главным образом в три продольных синуса ноги; отсюда она направляется в приносящие жаберные синусы, идущие вдоль внутреннего края мантийной полости. Пройдя через жабры, окисленная кровь собирается в выносящие жаберные синусы и по ним поступает в предсердия. Мускулистые предсердия перекачивают кровь в желудочек.

Соединение толстостенного желудочка с тонкостенным предсердием широко распространено в животном царстве. Физиологический смысл этого приспособления заключается в следующем: для создания кровотока в артериальной системе необходим желудочек с достаточно толстыми мускулистыми стенками; растяжение его при диастоле требует значительного давления, которого не может быть в венозной системе. Предсердия обладают мускулатурой, достаточно сильной, чтобы растянуть расслабленные стенки желудка, и достаточно тонкой, чтобы быть способной растягиваться под влиянием венозного давления.

Итак, мы видим у хитонов начало канализации системы кровеносных лакун, причем в обоих направлениях: с одной стороны, происходит упорядочение артериальной системы, несущей кровь от сердца, с другой – упорядочение венозной системы, приводящей кровь сначала к жабрам, а оттуда – к сердцу. Ближайшие к сердцу участки обеих систем упорядочиваются раньше, более отдаленные – позже.

Среди брюхоногих мы еще встречаем формы со сравнительно короткими и слабо разветвленными артериальными и венозными стволами; головной синус лучше всего сохранился у наиболее примитивных *Aspidobranchia* – *Fissurella*, *Haliotis*. Наряду с этим высшие гастроподы имеют прекрасно разветвленную артериальную и венозную системы (рис. 153).

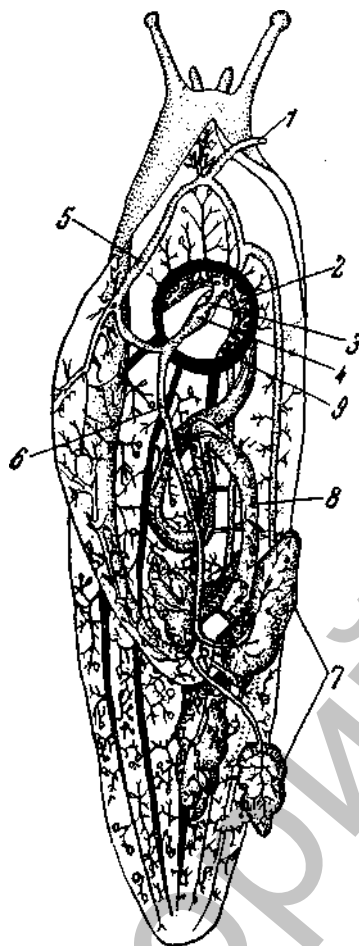


Рис. 153. Кровеносный аппарат *Limax* (Pulmonata Stylommatophora)

1 – половая артерия (обрезана); 2 – дыхательное отверстие; 3 – предсердие; 4 – желудочек сердца; 5 – головная аорта; 6 – внутренностная аорта; 7 – печень; 8 – кишечник; 9 – кольцевой венозный сосуд легочной полости. Венозные сосуды зачернены (из Lang)

У большинства брюхоногих венозная кровь собирается в систему перивисцеральных синусов, окружающую кишечник, печень, и половую железу. Отсюда часть крови идет прямо в приносящий жаберный синус или сосуд, часть крови идет туда же, предварительно пройдя через почку (воротная система почек), некоторая часть крови попадает прямо в выносящий жаберный сосуд и через него – в предсердие. Таким образом, у большинства брюхоногих кровь в сердце преимущественно, но не чисто артериальная.

Однако у некоторых Opisthobranchia, например у *Gastropteron*, вся венозная кровь, прежде чем попасть в сердце, проходит и через почку и через жабры. В этом они сходны с головоногими. Расположение приносящих и выносящих жаберных сосудов всецело зависит от устройства жаберного аппарата и в различных группах брюхоногих очень различно. У Pulmonata и других высших улиток движение крови, вызываемое втягиванием тела в раковину, гораздо более бурное, чем то,

что может дать сокращение их сердца, но, с другой стороны, у этих животных перекачка крови из одного отдела в другой, производимая работой сердца, является важным составным элементом локомоторной деятельности. Кровь улиток иногда содержит растворенные дыхательные пигменты: у *Planorbis* – гемоглобин, у *Helix* – гемоцианин. Кровь *Loligo* (Cephalopoda) тоже содержит гемоцианин.

Среди головоногих у *Nautilus* появляются капилляры, но только в коже, и только здесь кровь переходит из артерий в вены, минуя лакуны. У *Dibranchiata*, в частности у *Decapoda*, система капилляров имеется не только в коже, но и в мускулатуре. Однако в области головы находится обширный синус, собирающий венозную кровь из головы и ноги. От этого синуса берет начало оформленная головная вена, которая подымается во внутренностный мешок и здесь делится на две полые вены, впадающие в жаберные сердца – сократимые мешочки, лежащие у основания жабр (рис. 154).

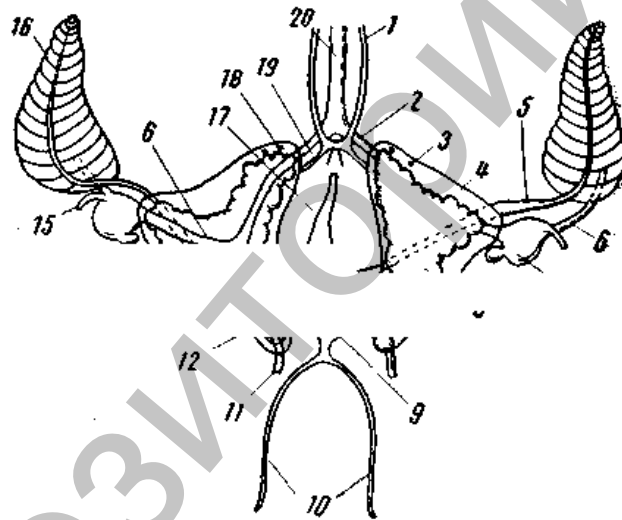


Рис. 154. Сердце и главные сосуды *Spirula* (Cephalopoda Dibranchiata)

1 – висцеральные нервы; 2 – соединение висцеральных нервов; 3 – реноперикардальное отверстие; 4 – почка; 5 – выносящий жаберный сосуд; 6 – приносящий жаберный сосуд; 7 – жаберное сердце; 8 – венозные придатки почки; 9 – половая артерия; 10 – мантийные артерии; 11 – левая брюшная вена; 12 – желудочек сердца; 13 – левое предсердие; 14 – придаток жаберного сердца; 15 – мантийные вены; 16 – жабра; 17 – передняя аорта; 18 – отверстие почки; 19 – жаберный нерв; 20 – полая вена (из Pelseneer)

Полые вены принимают в себя ряд венозных стволов от внутренностей. Проходя около почек, полые вены и другие венозные стволы вдаются туда гроздевидными расширениями – венозными придатками почек; они служат для очищения крови от экскретов. Жаберные сердца прогоняют венозную кровь через сосуды жабр, после

чего она по жаберным венам попадает в предсердия и оттуда – в желудочек. Вся кровь, попадающая в желудочек, предварительно проходит через почки и через жабры. *Ostopoda* отличаются от *Decapoda* лишь деталями. Таким образом, головоногие обладают весьма полным и совершенным кровообращением. Подобно рыбам, они имеют лишь один круг кровообращения, но тогда как у рыб сердце содержит венозную кровь, у головоногих оно содержит артериальную кровь. Затруднения, возникающие при необходимости прогонять кровь через две системы капилляров – капилляры тела и жаберные капилляры – преодолеваются у головоногих благодаря наличию дополнительных жаберных сердец.

Совершенная система кровообращения и, в частности, весьма тонкое разветвление сосудов, доходящее до частичного перехода к замкнутому кровообращению, находится в связи с общим высоким уровнем организации головоногих и является одним из факторов, дающих некоторым из них возможность достигать гигантских размеров. Только при наличии системы капилляров возможно существование очень крупных животных, так как только при этих условиях обеспечено питание и дыхание массивных органов. Вообще, максимальные размеры тела, которых могут достигать представители какой-либо группы, больше всего зависят от степени совершенства распределительного аппарата. Чем совершеннее распределительный аппарат, тем крупнее могут быть обладающие им животные. Позвоночные с их высокосовершенным кровеносным аппаратом, с капиллярным кровообращением дают наиболее крупных животных, существующих на Земле. Головоногие и, в частности, *Dibranchiata*, обладающие частично капиллярным кровообращением и весьма совершенной циркуляцией крови, занимают второе место в лице таких гигантов, как *Architeuthis*. Как мы увидим дальше, это правило подтверждается и на примере различных групп членистоногих.

Итак, организующим началом в кровеносной системе моллюсков является работа сердца. Сердце свойственно всем моллюскам, за исключением немногих, наиболее редуцированных форм – паразитические *Pectinibranchia*, *Entoconchidae*, карликовая деградированная голожаберная улиточка *Rhodope*). Сердце лежит в перикардии (целоме) у всех моллюсков, за исключением осьминогов и *Anomia* (*Lamellibranchia Filibranchia*). Перикардий обеспечивает свободу движения сердца и, в то же время, играет гидравлическую роль: при систоле желудочка объем жидкости внутри перикардия уменьшается, в силу чего создается отрицательное давление; это последнее вызывает приток крови из вен в предсердия, которые также лежат внутри перикардия (J. Ramsay, 1952). Сердце чаще всего лежит дорсально от задней кишки, изредка –

вентрально от нее, а у *Rhipidoglossa* и у большинства пластинчатожаберных желудочек сердца пронизан задней кишкой, т.е. расположен периинтестинально. Этот последний тип строения является, вероятно, первичным. Можно полагать, что желудочек моллюсков гомологичен околокишечному синусу аннелид, последний описан и у *Dinophilus*, где он, в отсутствие постларвальных сегментов, помещается, как и сердце моллюсков, в ларвальном теле. Уменьшившись в размерах и приобретя роль мощного пропульсаторного органа, околокишечный синус стал желудочком сердца. Последний у большинства моллюсков эмансипировался от кишечника, сдвинувшись большей частью в дорсальном, реже – в вентральном направлении. Характерно, что среди форм, сохранивших периинтестинальное положение желудочка, находятся *Rhipidoglossa*

(и *Neopilina*), столь примитивные и во многих других отношениях.

В желудочек, как правило, симметрично открываются два предсердия. У *Neopilina* и *Nautilus* (рис. 155, Г) их четыре, у ряда брюхоногих – одно. Предсердия представляют мускулистые участки выносящих жаберных сосудов. У большинства моллюсков от сердца отходит одна передняя аорта (*aorta cephalica*); таковы боконервные (рис. 155, А), брюхоногие, *Neopilina*, *Nautilus* и немногие сравнительно примитивные пластинчатожаберные. У брюхоногих аорта дает мощную ветвь – внутренностную артерию (*arteria visceralis*). У двужаберных головоногих (рис. 155, В) и большинства пластинчатожаберных (рис. 155, Б) от сердца отходят две аорты – передняя и задняя. У некоторых головоногих прямо от желудочка отходят и некоторые другие артерии, обычно отходящие от аорты.

Итак, в пределах типа моллюсков развитие аппарата распределения прослеживается от неправильной системы схизоцельных полостей, с едва начинающейся под влиянием зачаточного сердца циркуляцией, и до высокосовершенного кровеносного аппарата головоногих. Ни один из других типов беспозвоночных не дает среди своих современных представителей такого диапазона прогрессивных изменений кровеносного аппарата.

Сравнивая архитектуру кровеносного аппарата моллюсков и аннелид, несмотря на все отличия, мы наблюдаем очень важные признаки сходства: исходным и первичным в обоих случаях является продольный, дорсомедиальный тракт, по которому кровь движется сзади наперед и который тесно связан в своем происхождении с околокишечным синусом. Различия в архитектонике кровеносных аппаратов обеих групп связаны с наличием у аннелид сильно развитого метамерного целома, между частями которого зажаты все сосуды и который определяет собой их расположение, тогда как сосуды моллюсков свободно развиваются путем упорядочения

лакун в толще объемистой мезенхимы, заполняющей промежутки между органами.

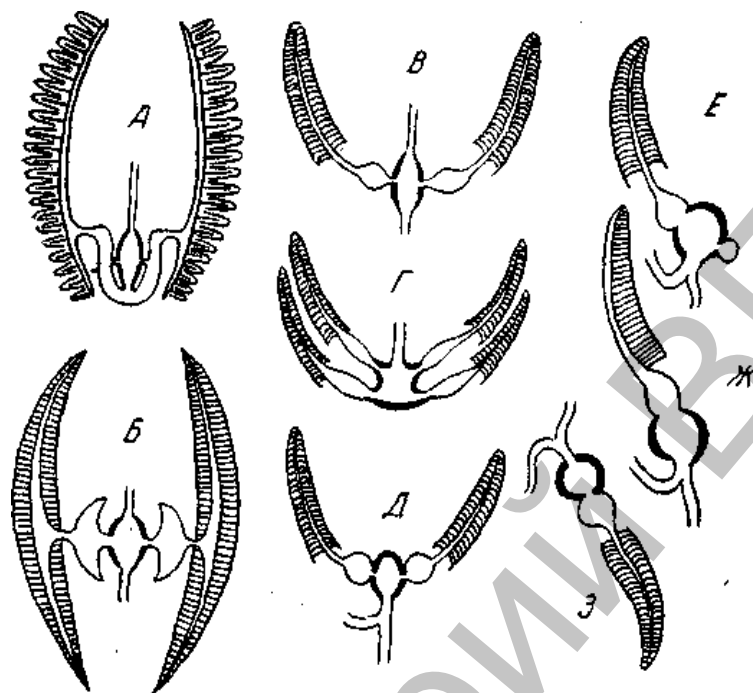


Рис. 155. Схемы взаимоотношений между сердцем, жабрами и аортой у МОЛЛЮСКОВ

A – Loricata; Б – Lamellibranchia; В – Cephalopoda Dibranchiata; Г – Cephalopoda Tetrabranchiata; Prosobranchia: Д – Rhipidoglossa (из числа Diotocardia Zygobranchia); E – Azygobranchia; Ж – Prosobranchia (из числа Monotocardia); З – Opisthobranchia Tectibranchia (no Hescheler)

Сходство в самых основных чертах архитектоники кровеносного аппарата подтверждает общее положение о близости исходных форм аннелид и моллюсков, а различия являются одним из совершенно очевидных проявлений далеко зашедшего расхождения обеих групп.

18.5. Кровеносный аппарат членистоногих и онихофор

Совершенно иную судьбу кровеносного аппарата наблюдаем мы у членистоногих и близких к ним в этом отношении онихофор. Членистоногие выводятся из аннелидообразного прототипа с хорошо развитой замкнутой кровеносной системой; замкнутое кровообращение они утратили все, и многие из них представляют различные степени упрощения, а иногда и редукции кровеносного аппарата. Судьба кровеносного аппарата членистоногих тесно связана с судьбой целома. С распадом стенок целома за их счет образуется, помимо мускулатуры, рыхлая целенхимная ткань, выполняющая промежутки между органами, бедная промежуточным веществом и содержащая многочисленные

заполненные гемолимфой пространства. В этом отношении гистологическое строение членистоногих больше напоминает моллюсков, нежели аннелид. В силу этого у них отсутствует и замкнутая кровеносная система аннелид, проходящая в толще системы пограничных пластинок. Из кровеносного аппарата аннелид членистоногие сохранили магистральные пути: спинной сосуд, иногда брюшной сосуд и боковые дуги; в то же время все они полностью утратили капилляры и мелкие сосуды. Все крупные сосуды приобретают значение артерий, по которым кровь расходится из спинного сосуда или возникшего за его счет сердца. Из последних разветвлений этих сосудов кровь изливается в лакунарные пространства, по которым и возвращается к сердцу.

Лишь у немногих членистоногих образуются венозные стволы, несомненно вторичного происхождения, представляющие такую же канализацию лакунарных пространств, как и венозные стволы моллюсков.

Мнение, что для всех членистоногих характерна тенденция к постепенной редукции всего кровеносного аппарата, справедливо лишь для насекомых и для карликовых форм из других классов.

Как и моллюскам, членистоногим свойственна корреляция между величиной тела и степенью развития кровеносного аппарата: чем меньше членистоногое, тем меньше разветвлена его артериальная система. У мелких членистоногих от всего кровеносного аппарата остается только сердце, как, например, у *Gladocera*, у *Gamasides* среди *Parasitiformes*, у *Calanidae* среди *Copepoda* (рис. 156, В), или даже исчезают всякие следы кровеносного аппарата, как у большинства *Copepoda*, *Ostracoda* и клещей. Слабое развитие или полная редукция кровеносного аппарата у мелких членистоногих, как и у мелких моллюсков, связаны с тем, что у таких форм все органы лежат очень близко друг от друга и функция распределения может полностью осуществляться при посредстве лакунарных полостей и того передвижения жидкостей в этих последних, которое достигается при движении тела. Заметим, что у мелких аннелид кровеносная система всегда остается замкнутой, а в соответствии с малой величиной уменьшается лишь степень ветвления сосудов.

Спинной сосуд членистоногих по способу своего развития гомологичен, как мы видели, спинному сосуду аннелид. В наиболее примитивных случаях он тянется на всем или почти на всем протяжении туловища. Таковы *Phyllopoda* и *Stomatopoda* среди ракообразных, скорпионы – среди хелицерных, *Chilopoda* и *Diplopoda* – среди многоножек, *Blattodea* – среди насекомых. Точно так же вдоль всего туловища тянется спинной сосуд и у *Onychophora*. Спинной сосуд *Onychophora* или *Anostraca* на всем своем протяжении сократим и снабжен метамерно расположенными парными остиями. У *Branchipus* их имеется полное число – 18 пар. Остии представляют снабженные

клапанами входные отверстия, через которые кровь засасывается в сосуд. Сократимый спинной сосуд, снабженный остиями, носит у членистоногих название сердца.

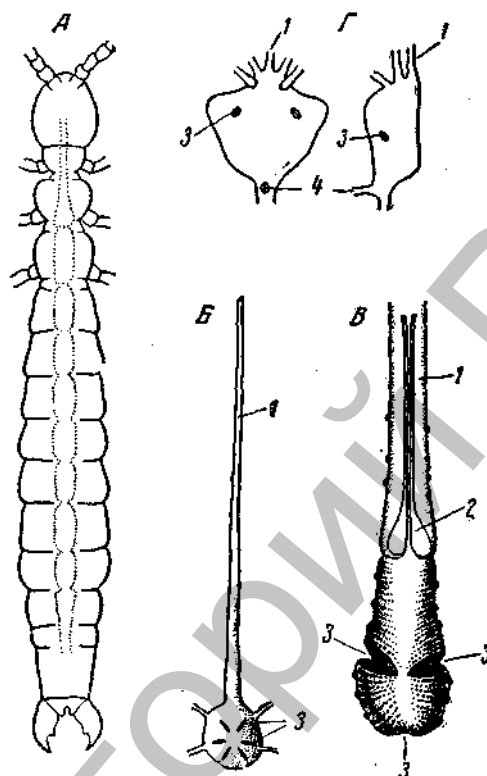


Рис. 156. Строение сердца некоторых членистоногих

А – *Japix* (Campodeoidea) (по Grasse); Б – *Haematopinus* (Anoplura) (из Weber); В – *Eucalanus* (Copepoda); 1 – аорта; 2 – клапан аорты; 3 – остии (по Claus); Г – *Astacus* (Decapoda) вид с дорсальной стороны и вид сбоку; от переднего конца сердца отходит аорта и две пары боковых артерий, кзади – абдоминальная артерия (задняя аорта), с вентральной стороны – *arteria descendens* (4) (по Huxley)

У многих форм по ходу его располагаются метамерные клапаны, допускающие движение крови лишь в одном направлении – сзади наперед. В ряде других случаев происходит дифференцировка спинного сосуда: передний конец его утрачивает мускулатуру, остии и клапаны и превращается, таким образом, в переднюю аорту. Иногда таким же путем образуется и задняя аорта, как у части моллюсков. Так возникает гетерономное строение спинного сосуда. Его сократимый участок, или сердце, в различных классах и отрядах располагается в различных частях тела (в разных тагах). Иногда сердце подвергается значительному укорочению – главным образом у ракообразных, но также и у отдельных хелицерных (лжескорпионы, сенокосцы, клещи) и насекомых (например, вши; рис. 156, Б). У раков укорочение сердца происходит не только при редукции кровеносного аппарата (мелкие Entomostraca), но также и при

высоком уровне организации этого последнего. Так, например, Decapoda (рис. 156, Г) имеют укороченное, мешковидное сердце с 3 парами остии при весьма совершенном кровеносном аппарате. Здесь укорочение сердца является крайним проявлением дифференцировки спинного сосуда и централизации пропульсаторной функции, т.е., несомненно, прогрессивным признаком.

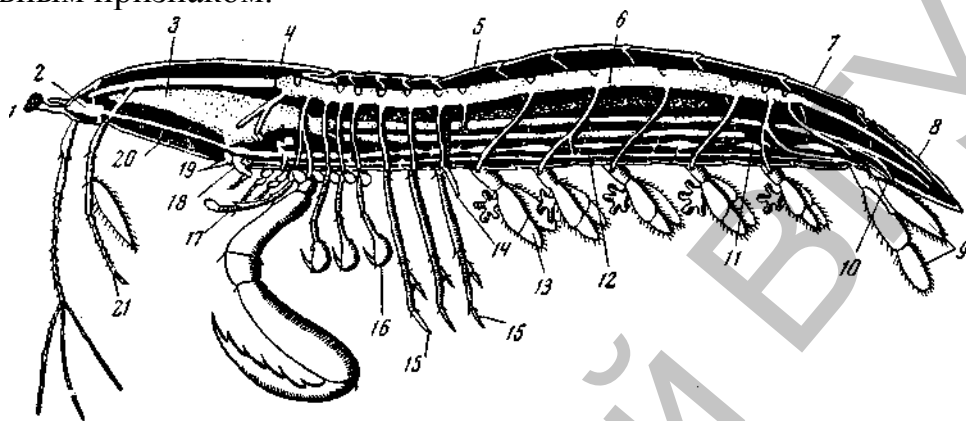


Рис. 157. Схема строения *Squilla* (Stomatopoda), самец

1 – глаза; 2 – мозг; 3 – жевательный желудок; 4 – сагарах; 5 – первый членик брюшка; 6 – сердце, с отходящими от него передней и задней аортой и 15-ю парами артерий, а также со стигмами; 7 – последний сегмент брюшка; 8 – тельсон; 9 – уроподы; 10 – анус; 11 – брюшная нервная цепочка; 12 – субневральная артерия; 13 – 1-я пара плеопод; 14 – половой сосочек; 15 – ноги; 16 – последняя пара максиллипед; 17 – первая пара максиллипед; 18 – мандибулы; 19 – рот; 20 – окологлоточные коннективы; 21 – антенны II (по R. Siewing из A. Kaestner)

Укорочение и дифференцировка спинного сосуда является основной прогрессивной тенденцией в эволюции кровеносного аппарата членистоногих. Явление это представляет известную формальную аналогию с укорочением у них же брюшной нервной цепочки и также связано с нарастанием гетерономности всей метамерии тела.

Брюшной сосуд имеется у немногих артропод: у многоножек, скорпионов, мечехвостов и у ряда высших раков (рис. 157, 158). У скорпионов брюшной сосуд лежит между нервной цепочкой и кишечником, образуя супраневральную артерию, у Malacostraca – обычно субневральный сосуд. У хелицеровых и части многоножек брюшной сосуд соединен с передним концом сердца или с передней аортой одной парой дуг. У большинства Chilopoda он соединяется со спинным сосудом двумя парами дуг: передняя отходит от первой камеры сердца (в сегменте челюстных ножек), задняя – от последней камеры сердца. У сколопендры брюшной сосуд развивается в брюшном мезентерии, подобно брюшному и периневральным сосудам аннелид. Точная гомология его с каким-либо из этих сосудов трудно установима. Брюшной сосуд членистоногих входит в состав артериального отдела кровеносного аппарата и посылает артерии к различным органам, у многоножек – к конечностям. У Stomatopoda и

Гетерономная перестройка артериального отдела в той или иной мере свойственна также и всем паукообразным.

Насекомые так же, как и низшие раки, отличаются значительной редукцией артериального отдела вообще. У насекомых артерии встречаются очень редко; примитивное метамерное расположение артерий, сравнимое с таковым высших раков или многоножек, описано для тараканов, имеющих две пары торакальных и четыре пары абдоминальных артерий (рис. 159); родственные им богомолы имеют четыре пары абдоминальных артерий; у некоторых других насекомых абдоминальные артерии заменены несколькими парами снабженных клапанами выходных остий. Обычно же аорта только в голове разделяется на две или несколько коротких веток. Изредка бывают артерии, направленные от сердца кзади (например, у поденок).

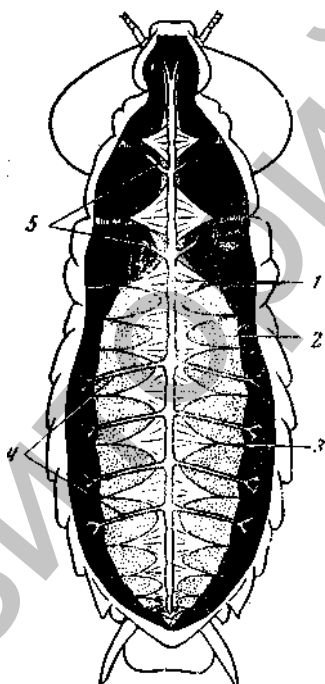


Рис. 159. Сердце и артериальная система *Blaberus* (Insecta, Blattoidea), вид с вентральной стороны

1 – сердце; 2 – дорсальная диафрагма; 3 – крыловидные мышцы; 4 – парные брюшные артерии; 5 – грудные артерии (по W.N. Nutting)

Венозный отдел кровеносного аппарата в более простых случаях совершенно отсутствует. Так, у насекомых сердце расположено в брюшке, где залегают также пищеварительный отдел кишечника и мальпигиевы сосуды. Засасывая через остии кровь, насыщенную пищевыми веществами и очищенную от экскретов, сердце прогоняет ее по аорте в голову, где расположены мозг и жевательная мускулатура. Под влиянием созданной таким образом разности давления кровь из головы стекает в грудь, где

омывает локомоторную мускулатуру, и оттуда возвращается в брюшко. Строго дифференцированных путей для ее обратного оттока нет, но соединительная ткань образует ряд перепонки, так называемых диафрагм, которые до некоторой степени направляют потоки гемолимфы по более определенным путям. Наиболее развитой является брюшная, или супраневральная, диафрагма, идущая вдоль вентральной стороны брюшка; она обычно снабжена мышечными волокнами и в таком случае участвует в выполнении пропульсаторной функции, гоня кровь спереди назад.

Сердце насекомых, как и спинной сосуд аннелид, гонит кровь, вообще говоря, сзади наперед. Однако уже со времен Мальпиги и Реомюра известно, что у некоторых личинок насекомых наблюдается периодическое извращение направления тока крови такое же явление описано и у взрослого комара (*Anopheles maculipennis*), у которого сердце периодически меняет направление своей перистальтики, в течение известного времени посылая кровь из брюшка в голову, а затем в течение несколько более короткого периода засасывая кровь через аорту и», головы и изливая ее в брюшко.

При более совершенном строении кровеносного аппарата, например у *Desaroda* (рис. 158, Б), кровь из артерий поступает в мелкие периферические синусы и оттуда постепенно собирается в большой вентральный синус. Отсюда кровь идет в жабры и из жабр по бронхиоперикардальным каналам поступает в перикардий. Перикардий членистоногих, в отличие от такового моллюсков или хордовых, представляет собой кровеносную полость – перикардальный синус, более или менее обособленный от остальной системы синусов. Сердце открывается в перикардий остиями. При наличии более или менее развитого венозного отдела перикардий совершенно теряет непосредственное сообщение с синусами тела и служит приемником для впадающих в него бронхиоперикардиальных или легочноперикардиальных сосудов. Такие сосуды, кроме высших раков, свойственны также мечехвостам и дышащим легкими паукообразным (скорпионы, телифоны, фрины, пауки). У этих паукообразных кровь из тканей собирается в большой вентральный синус, обмывающий легочные мешки. Здесь происходит насыщение крови кислородом, отсюда кровь по легочным венам поступает в перикардий и из него через остии – в сердце (рис. 160).

Среди *Tracheata* зачатки венозного отдела кровеносного аппарата имеются только у *Scutigeraomorpha* в виде лакун, подводящих кровь к перикардальному синусу, в который погружены трахейные легкие.

Слабое развитие кровеносного аппарата насекомых, несомненно, связано с развитием у них трахейного дыхания. Кровеносный аппарат крупных *Malacostraca* и части хелицеровых обеспечивает не только снабжение тканей питательными веществами и освобождение их от экскретов, но также и снабжение их кислородом и освобождение от

углекислоты. Кровь высших раков (Decapoda, Stomatopoda) содержит в растворенном виде дыхательный пигмент (гемоцианин). Ту же зависимость мы в известной мере видим и в других группах. Так, среди паукообразных снабженные трахеями группы (сенокосцы, лжескорпионы, Ricinulei, бихорки) имеют упрощенный кровеносный аппарат; сильнее всего он упрощен у бихорок, обладающих особенно совершенной трахейной системой. У них остается только сердце и передняя и задняя аорта, несмотря на относительно крупную величину бихорок. Точно так же и онихофоры, имеющие примитивную, но мощно развитую систему трахей, лишены каких бы то ни было сосудов, кроме сердца.

У Scutigermorpha с их централизованным дыхательным аппаратом (трахейные легкие) кровь, по-видимому, широко участвует в переносе кислорода и кровеносный аппарат (рис. 161) развит лучше, чем у других многоножек: сосуды толще, больше ветвятся, мускулатура сердца сильнее, сердце укорочено (назад тянется только до сегмента 13-х ног), лишено внутренних клапанов, т. е. начинает приобретать компактную форму.

У насекомых за кровеносным аппаратом остается участие в несении трофической и экскреторной функций и обеспечение газообмена только небольших органов; газообмен всех более крупных и массивных органов обслуживается трахейной системой. Отсутствие централизованных дыхательных органов влечет за собой и отсутствие разветвленной системы артерий. Нет в крови у насекомых и дыхательных пигментов, если не считать некоторые специализованные случаи, вроде личинок *Chironornus plumosus*. Эти последние живут в илу водоемов, в условиях дефицита кислорода и имеют растворенный в гемолимфе гемоглобин, служащий здесь и для переноса кислорода по телу, и для образования запаса кислорода на периоды перерывов между дыхательными движениями, точь-в-точь, как у полихеты *Nereis virens*, по А. Lindroth: подобно *Nereis*, личинка *Chironornus plumosus* живет в U-образной трубке и качательными движениями создает в ней ток воды. Сходный образ жизни повел к далеко идущим конвергенциям в использовании дыхательного пигмента. Участие кровеносного аппарата насекомых в разносе кислорода по телу косвенно видно также и из наличия специальных приспособлений для насыщения гемолимфы кислородом. Таким приспособлением является, например, задняя камера сердца личинок комаров (сем. Gulicidae), сплошь оплетенная мелкими разветвлениями трахей, а также «кровяные жабры» многих личинок двукрылых.

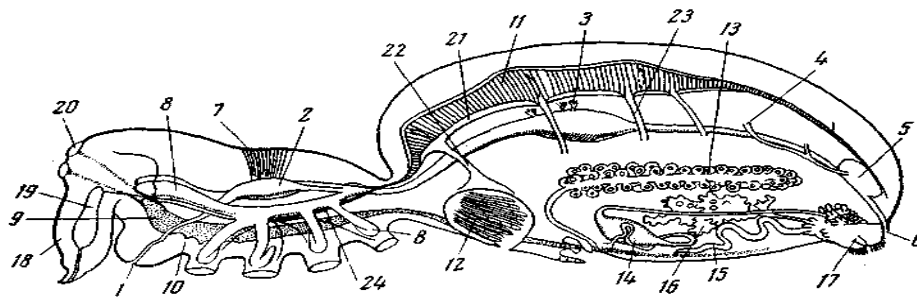
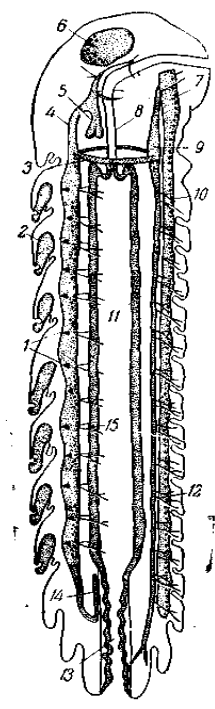


Рис. 160. Схема строения *Araneus diadematus* (Araneina)

1 – рот; 2 – глотка; 3 – печеночные протоки; 4 – мальпигиевы сосуды; 5 – расширение задней кишки; 6 – задний проход; 7 – дилататоры глотки; 8 – слепые придатки кишечника; 9 – надглоточный ганглий; 10 – подглоточная нервная масса; 11 – сердце с тремя остиями; 12 – легкое; 13 – яичники; 14 – 16 – паутинные железы; 17 – паутинные бородавки; 18 – хелицеры; 19 – ядовитые железы; 20 – глаза; 21 – перикардий; 22 – легочные вены впадающие в перикардий; 23 – метамерные артерии; 24 – аорта (из Warburton)

Развитие системы трахей, утеря кровеносным аппаратом участия в газообмене крупных органов и связанное с этим его упрощение особенно характерны для насекомых. Эти черты принадлежат к основным организационным признакам этого класса. Система трахей в основном обеспечивает тканевое дыхание так же, как упрощенный кровеносный аппарат насекомых при малых размерах тела обеспечивает питание тканей и удаление экскретов. Но питание массивных органов при таком типе кровообращения вряд ли было бы возможно, с чем и связаны скромные размеры тела даже наиболее крупных насекомых. Самых крупных размеров среди членистоногих достигают как раз представители тех групп, которые обладают наиболее совершенно разветвленным кровеносным аппаратом: мечехвосты, эвриптериды – среди водных хелицероных, скорпионы и многоножки – среди наземных членистоногих, десятиногие (например, *Macrocheira* из Anomura) – среди ракообразных. Некоторые эвриптериды имели 3 м в длину, *Macrocheira* достигает 3 м в размахе ног. Среди скорпионов *Pandinus imperator* достигает 20 см. Порядочные размеры имеют и некоторые многоножки: *Scolopendra gigantea* – 26,5 см, *Scaphiostreptes* (Diplopoda) – 28 см, *Acantherpestes* (карбон) – 50 см.

Наряду с этим среди насекомых наиболее крупные жуки достигают 15 см, самые длинные палочники и стрекозы – 13 см, а громадное большинство насекомых отличается значительно меньшими размерами, измеряемыми миллиметрами. Теперь мы видим, что это обстоятельство не случайно: оно соответствует основным тенденциям развития насекомых и, в частности, связано с несовершенством их аппарата распределения.



РЕПОЗИТОРИЙ ВГУ

Рис.161. Кровеносный аппарат *Scutigera* (Chilopoda). Схема сагитального разреза животного

1 – остии сердца; 2 – веерные трахеи («трахейные легкие», свойственные *Scutigera*); 3 – дуга аорты; 4 – головная аорта; 5 – накачивающий аппарат; 6 – головной мозг; 7 – брюшная нервная цепочка; 8 – пищевод; 9 – брюшной сосуд; 10 и 12 – его разветвления; 11 – средняя кишка; 13 – задняя кишка; 14 – артерия задней кишки; 15 – боковые артерии сердца. Обратите также внимание на число тергитов, вдвое меньшее по сравнению с числом стернитов (из Догеля)

Однако и среди членистоногих с хорошо развитым кровеносным аппаратом бросается в глаза колоссальная разница в максимальных размерах между наземными и водными формами: самые крупные эвриптериды имели в длину до 3 м, самый крупный скорпион – 20 см, другими словами, принимая во внимание более массивное телосложение эвриптерид, объем тела самых крупных из них в 4000 раз превосходит объем тела самого крупного скорпиона. Фактором, ограничивающим размеры тела всех наземных членистоногих, является мягкость покровов во время линьки: крупное тело при мягком наружном скелете должно было бы сильно деформироваться и деформировать своей тяжестью экзоскелет.

18.6. Вопросы для самоконтроля

1. Примитивные формы распределительного аппарата.
2. Кровеносный аппарат немертин.
3. Кровеносная система аннелид.
4. Кровеносная система моллюсков.
5. Кровеносная система членистоногих.

ТЕМА 19

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА

19.1. Предварительные замечания

С появлением обособленных половых клеток мы встречаемся уже у *Volvox* и у наиболее примитивных *Metaphyta*.

Филогенетически раннее появление специализированных половых или, вообще, пропегаторных (служащих для размножения) элементов при возникновении многоклеточности – не случайность: оно является необходимым условием дальнейшего прогресса. Действительно, у простейших размножение неизбежно ведет к делению клетки или сомателлы, а в рыхлых, слабо индивидуализованных колониях одноклеточных (например, у *Gonium* или *Pandorina* из отряда *Phytomonadina*) к распаду колонии. И то, и другое прекращает индивидуальное существование данной особи или колонии. Необходимость периодического распада всей колонии препятствует специализации ее элементов и далеко идущей интеграции их в единый организм и делает невозможным прогрессивное развитие многоклеточного целого. Путь к прогрессивному развитию открывает появление специализированных пропегаторных элементов, и только такие колонии простейших могли дать начало многоклеточным, которые пошли по этому пути. Иными словами, филогенетически ранняя дифференцировка пропегаторных элементов – необходимое условие превращения колонии простейших в многоклеточный организм.

Что касается времени дифференцировки половых клеток в процессе онтогенеза, то длинным рядом эмбриологических и экспериментальных работ установлено, что среди *Metazoa* существуют два типа организмов: организмы с ранним и поздним обособлением половых элементов. При этом позднее обособление является более примитивным. Оно свойственно части животных с недетерминированным дроблением. Лучшим образцом этого могут служить губки. В лице архецитов в теле губки имеются клетки с чрезвычайно широкими потенциями. При регенерации архециты могут, дифференцируясь, давать начало различным другим тканевым элементам. При образовании геммул или соритов некоторое количество архецитов, собираясь в кучку, бесполом путем дает начало новой губочке. И, наконец, архециты же дают начало и половым элементам. Таким образом, у губок обособление половых элементов происходит в течение взрослой жизни за счет сохранивших широкие потенции тканевых клеток.

Раннее обособление половых клеток свойственно главным образом животным с детерминированным дроблением, но встречается и в некоторых группах, для которых детерминированный характер дробления не

доказан (головоногие, многие членистоногие). В некоторых случаях, например у нематод, происхождение половых клеток прослеживается с самого начала дробления; у нематод окончательное их отделение от соматических совершается на 4-м делении, при переходе к стадии 16 бластомер. Совершенно очевидно, что нематоды, с их мозаичным дроблением и постоянством клеточного состава на имагинальной стадии, представляют вторичный, чрезвычайно специализованный тип развития.

Само собой разумеется, что между описанными здесь крайними случаями существуют всевозможные промежуточные.

Под половым аппаратом мы подразумеваем всю совокупность приспособлений, осуществляющих обслуживание половых клеток и удаление их из организма. Последнее необходимо не только для сохранения вида, но и для сохранения особи, по крайней мере в тех случаях, когда особь обладает некоторой долговечностью. Действительно, жизнедеятельность половых клеток не всегда координирована с интересами остального организма и иногда вступает с ним в резкий антагонизм. Что это не просто метафора, учит нас ряд примеров из сравнительной анатомии. Так, у *Polygordius* половые продукты заполняют полость тела, целомодукты, служащие у большинства аннелид для их выведения, отсутствуют. У малайского *P. eritocus* овогонии, помещающиеся в последних 5–6 сегментах, достигнув известных размеров, начинают фагоцитировать кишечник матери. Они съедают кишечник, затем нефридии, мускулатуру – все, и от последних сегментов материнского организма остается лишь тонкая кутикула. Эта кутикула разрывается и освобождает яйца.

В описанном случае антагонизм половых продуктов по отношению к материнскому организму принимает столь злостную форму из-за отсутствия обычных приспособлений для их выведения наружу. Здесь приспособление заключается в том, что вид как бы жертвует, если не особью в целом, то все же значительной частью ее тела. Большинство животных пошло по другому пути и создало приспособления, обеспечивающие выведение половых продуктов из организма.

В более примитивных случаях все половые продукты, яйца и сперматозоиды, выбрасываются в воду, и встреча их между собой становится делом случайности. В силу этого вероятность встречи стоит в прямой зависимости от численности обоих сортов гамет, будучи пропорциональна произведению их числовых обилий. Поэтому все животные, размножающиеся этим путем, должны выбрасывать в воду очень много яиц и сперматозоидов, а потому яйца их по необходимости

очень малы. Между тем малые размеры яйца накладывают определенные ограничения на способы развития, влекут за собой долгую личиночную жизнь и большую предимагинальную смертность. Поэтому для вида являются выгодными все приспособления, ведущие к увеличению вероятности встречи между яйцом и сперматозоидом. Такие приспособления очень разнообразны.

Наиболее простой случай наблюдается у многих сидячих или малоподвижных форм морского бентоса, например, у многих иглокожих и пластинчато-жаберных, у некоторых полихет (например, *Podarke*), у многих кишечно-жаберных. При наступлении половой зрелости популяции, стоит одной особи выпустить в воду свои половые продукты, как соседние особи другого пола тотчас выпускают свои, и волна нереста взрывообразно охватывает всю популяцию. Этим обеспечивается одновременное выбрасывание громадного количества половых продуктов, благодаря чему и шансы на встречу гамет, и процент оплодотворения яиц сильно возрастают.

Многие фильтраторы (все губки, многие пластинчато-жаберные) обладают и наружно-внутренним оплодотворением (термин М.С. Гилярова), они выбрасывают в воду только сперму, удерживая в теле или в мантийной полости яйца; фильтруя, каждая особь непременно улавливает и сперматозоидов других особей своего вида, которые и оплодотворяют находящиеся в ее теле зрелые яйца. Некоторые Anthozoa, не будучи фильтраторами, имеют внутреннее оплодотворение этого же типа за счет токов воды, привлекаемой в гастральную полость для дыхания и питания через сифоноглифы.

У более подвижных форм особи разного пола сближаются в период размножения между собой, группами или попарно, и лишь тогда выбрасывают в воду половые продукты. Массами всплывающие к поверхности моря и там нерестящиеся рои эпитокных полихет (нерейд, силлид, евницид) представляют одну из форм группового сближения; иногда оно переходит в попарное; так, у *Sphaerosyllis* (*Nereimorpha*) плавающий самец при приближении самки выпускает облако спермы, попав в которое самка выпускает яйца. У других полихет аналогичный ход событий разыгрывается на дне: у теребеллиды *Nicolea zostericola* самец приближается к трубке самки и выпускает сперму в ее щупальца; в ответ самка выпускает яйца и слизь, застывающую вокруг оплодотворенных яиц в виде капсулы. У многих полихет (например, у донных поколений нерейд) нерест происходит в тесном пространстве трубки, куда забираются и самец и самка. У многих немуртин и некоторых полихет (например, *Scolecopsis fuliginosa* из спионид) две или несколько нерестящихся особей окружаются общей слизью, в которую и выделяют свои половые продукты; внутри этой слизи происходит и оплодотворение, и развитие яиц.

У актинии *Sagartia troglodyes* самец и самка сближаются и выпускают половые продукты только в непосредственной близости друг от друга. Так же ведут себя многие примитивные улитки, как *Helcion pellucidus* (*Docoglossa*) и *Gibbula tumida* (*Rhipidoglossa*, сем. *Trochidae*), а также некоторые голотурии (рис. 162). В подобных случаях тесного сближения нерестающихся в воду особей говорят о псевдокопуляции.

Ряд других способов обеспечения встречи яйца со сперматозоидом мы увидим при обзоре отдельных групп. Наиболее совершенным из них является внутреннее оплодотворение путем введения спермы самцом в тело самки. Эту функцию выполняет совокупительный аппарат, в многообразнейших формах возникающий в различных стволах животного царства.

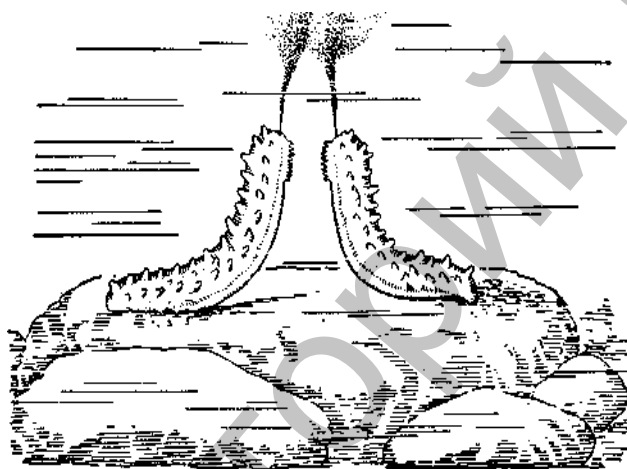


Рис. 162. Нерестящаяся пара *Stychopus japonicus*. Нерест происходит по типу псевдокопуляции

При внутреннем или наружно-внутреннем оплодотворении появляется новая возможность: оплодотворенное яйцо может немедленно быть выведено из тела матери и дальше развиваться во внешнем мире; но оно может и остаться в теле матери и здесь проходить свое развитие. Тогда возникает живорождение. В связи с живорождением могут возникать приспособления для питания или обеспечения дыхания развивающегося зародыша, приспособления, также нередко достигающие значительной сложности.

Живорождение имеет двойное значение: во-первых, оно является одним из наиболее эффективных способов защиты развивающейся молодежи от различных опасностей и, следовательно, уменьшения «детской» смертности; во-вторых, оно обеспечивает постоянство условий развития зародыша. Те животные, яйца которых развиваются в толще морской воды, почти не нуждаются в приспособлениях, стабилизирующих условия развития зародыша ввиду высокой стабильности океана. С переходом к

развитию на дне или, тем более, вне моря, зародыш попадал бы под влияние разнообразных условий и разных случайностей, и для обеспечения нормального хода онтогенеза возникает потребность в различных стабилизирующих приспособлениях. Таковыми являются: большое количество желтка в самом яйце; оболочки и капсулы, окружающие яйцо; пищевые секреты, например в яйцевых капсулах дождевых червей; пищевые яйца, поедаемые развивающимся зародышем (например, у многих улиток и полихет); желточные клетки (у плоских червей) и, наконец, живорождение. Все эти приспособления в то же время уменьшают и смертность на ранних фазах развития; но так как все они требуют от материнского организма больших затрат вещества, развитие этих приспособлений закономерно сопровождается снижением плодовитости. Для онтогенеза высших представителей наземных групп весьма характерно образование зародышевых оболочек (амнион и сероза); в поразительно сходной форме они возникают у наземных позвоночных (по этому признаку обозначаемых, как Amniota), у крылатых насекомых (Pterygota) и у скорпионов, отсутствуя у всех водных животных.

Итак, в состав полового аппарата входят: 1) половые железы, или гонады, служащие местом размножения и развития половых продуктов; 2) половые протоки; 3) совокупительные органы; 4) приспособления для создания яйцевых оболочек, капсул и т.п.; 5) приспособления для вынашивания детенышей у живородящих форм.

Ряд органов может иметь отношение к функции размножения, обеспечивая встречу полов (органы движения, чувств, голосовые органы, пахучие, светящиеся органы и т.п.), помогая осуществлять заботу о потомстве и т.д., но к половому аппарату они не относятся и в настоящей главе не рассматриваются. У самцов многих животных (в особенности членистоногих) есть специальные хватательные органы, служащие для придерживания самки во время копуляции; они независимо возникают в различных, большей частью небольших группах, и от обзора их мы здесь также воздержимся.

19.2. Развитие полового аппарата губок и кишечнополостных

У губок половой аппарат отсутствует. Половые клетки возникают из археоцитов и могут локализоваться в любой части тела (рис. 163). Из одного археоцита возникает либо одна овогония, либо кучка сперматозоидов. Последние часто бывают окружены особой питательной клеткой. У части губок несколько клеток образуют нечто вроде фолликула вокруг каждой овогонии, которая питается, фагоцитируя эти клетки. Сперматозоиды образуются преимущественно в наружных слоях паренхимы, овогонии – поблизости от жгутиковых камер. Губки

гермафродитны или раздельнополы. Зрелые сперматозоиды удаляются через выносящие каналы наружу и оттуда, частично, через приносящие каналы и жгутиковые камеры, попадают в паренхиму женских зрелых особей, где оплодотворяют имеющиеся там зрелые яйца. Оплодотворенные яйца развиваются на месте, и в конце концов наружу выводятся готовые личинки.

Таким образом, половые клетки губок рассеяны внутри тела весьма широко, а единственные специальные приспособления, их обслуживающие, сводятся к питательным клеткам. Основную роль в выведении половых продуктов и в обеспечении встречи гамет играет, во-первых, собственная подвижность половых продуктов и, во-вторых, ирригационный аппарат, обслуживающий, как мы видели, почти все связи губки с внешним миром.

Кишечнополостные, если говорить об особи, а не колонии, стоят выше губок только на одну ступень. У гидроидов мы находим клетки, сходные с археоцитами, блуждающие по студенистой прослойке между эктодермой и энтодермой. Эти клетки оседают в определенных местах тела, и, размножаясь, дают начало небольшим яичникам или семенникам. У гидроидов эти гонады помещаются в эктодерме. При созревании половых продуктов прикрывающая их эктодерма лопаается, и они выходят наружу. У гидромедуз гонады располагаются всегда поблизости от гастроваскулярного аппарата: либо в стенках хобота (*Anthomedusae*, *Narcomedusae*), либо на субумбрелле, по ходу радиальных каналов.

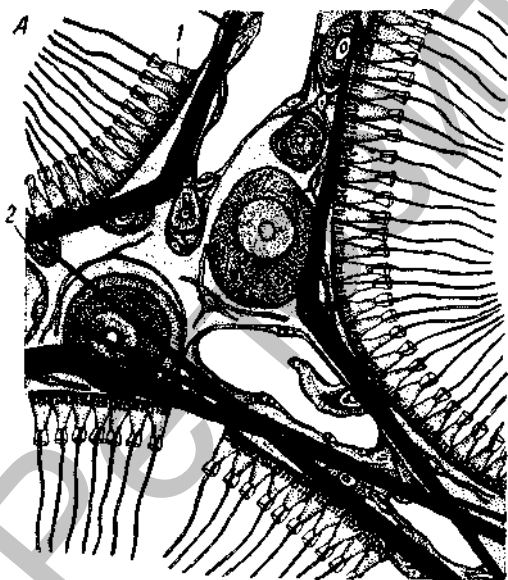
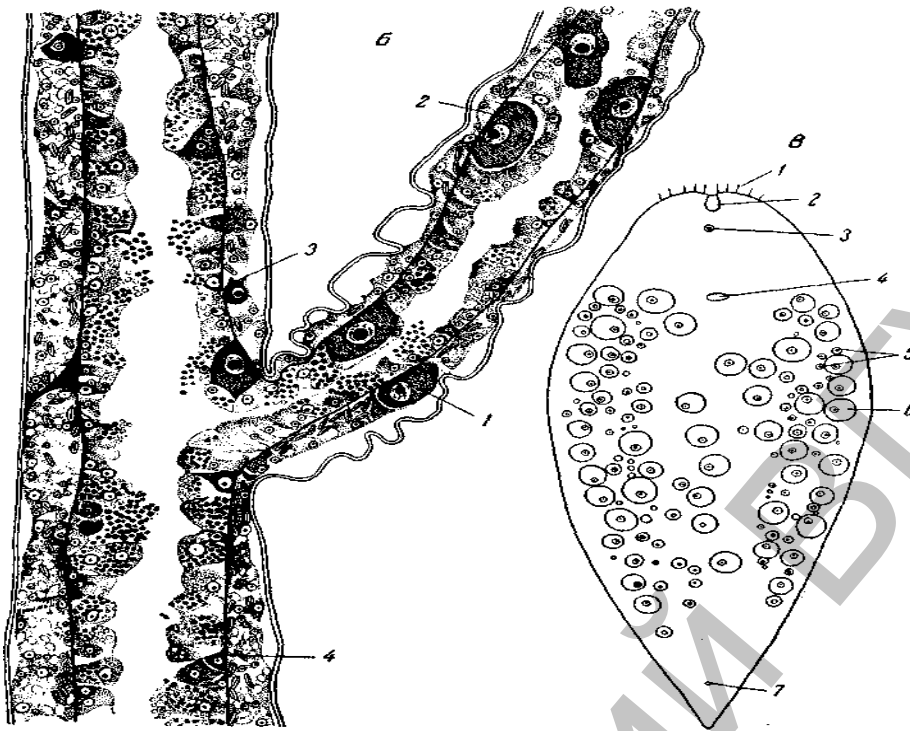


Рис. 163. Диффузное распределение половых клеток у низших Metazoa

А – овоциты в теле губки *Sycandra*: 1 – хоаноциты, образующие эпителий жгутиковой камеры; 2 – иглы; в паренхиме видны каналы ирригационной системы, крупные овоциты и мелкие клетки паренхимы; Б – продольный разрез через гидрокаулон *Eudendrium racemosum* (*Leptolida*, *Athecata*): 1 и 2 – странствующие овогонии в эктодерме и энтодерме; 3 – молодой овогоний; 4 – интерстициальная клетка в энтодерме (по Н. Mcrgner); В – *Ocyropsia praedator* (*Turbellaria*, *Acoela*), расположение овогоний и овоцитов: 1 – осязательные сенсиллы; 2 – лобные железы; 3 – статоцист; 4 – рот; 5 – овогонии; 6 – овоциты; 7 – мужское половое отверстие (по А.В. Иванову)



У Scyphozoa гонады развиваются в энтодерме, но эктодерма субумбреллярной стороны образует против каждой из них мешочек (субгенитальную ямку), который, по-видимому, служит для подведения морской воды, а тем самым и кислорода, в непосредственную близость гонад. Выводятся половые продукты разрывом энтодермы – в полость кишечника, а оттуда через рот – наружу. У Anthozoa гонады также образуются в энтодерме, в толще перегородок в радиальных камерах, и половые продукты (а иногда зрелые личинки) выводятся наружу через рот.

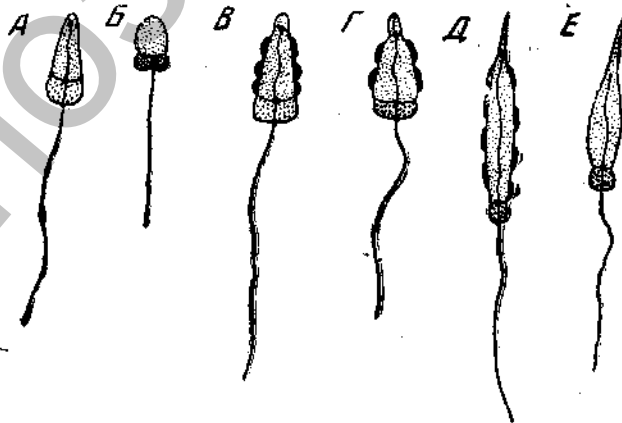


Рис. 164. Прimitивные типы сперматозоидов Metazoa

А – *Grantia compressa* (Spongia, Calcarea); Б – *Xenobellula borfti* Turbellaria, Xenoturbellida); В – *Tubularia meserribri/anthemum* (Hydrozoa); Г – *Paracentrotus lividus* (Echinoidea); Д – *Sfyela partite* (Ascidia); Е – *Anguilla vulgaris* (Pisces) (no O. Tuzet)

Сперматозоиды кишечнopolостных очень близки по своему строению к таковым губок (рис. 164), что говорит против происхождения тех и других от различных групп Flagellata и в пользу того взгляда, что губки являются ранней боковой ветвью общего ствола Metazoa. Очень многие Bilateria имеют высокоспециализованные формы сперматозоидов, однако некоторые первичноротые, например одна из примитивнейших турбеллярий *Xenoturbella bocki*, а также многие низшие вторичноротые (иглокожие, асцидии) по строению сперматозоидов очень близки к кишечнopolостным.

Выше мы видели, что Cnidaria, так же как и губки, почти лишены полового аппарата в тесном смысле этого слова. Но это относится только к особям. Колонии (по крайней мере колонии гидроидов), как правило, обладают колониальными половыми органами в виде гонофоров, несущих эти гонофоры бластостилей и т.п. Порой колониальный половой аппарат достигает значительной сложности – достаточно напомнить о корзиночках Plumulariidae (Thecaphora) и сходных образованиях. Более высокую органологическую дифференцировку колоний по сравнению с особями мы уже отмечали по поводу других аппаратов.

Гребневики, в отличие от большинства других кишечнopolостных, являются гермафродитами. Половые продукты развиваются в энтодерме меридиональных каналов. Как принято думать, и яйца, и сперма выводятся наружу через рот. Однако A. Totton утверждает, что у большинства гребневиков яйца выводятся из меридиональных каналов через разрыв прикрывающей их эктодермы, а не через рот. У платиктенид семенники получают самостоятельные, открывающиеся непосредственно наружу семепроводы; у *Coeloplana bocki* T. Komai описывает тонкие каналцы, открывающиеся наружу 8-ью рядами отверстий и заканчивающиеся по направлению к яичникам пузырьками, иногда содержащими сперму. По-видимому, это семеприемники, содержащие сперму другой особи. Таким образом, у ползающих гребневиков мы впервые встречаемся с совокупительными органами, правда, еще очень несовершенными.

19.3. Возникновение и развитие полового аппарата у плоских червей

Более сложный половой аппарат впервые появляется у плоских червей. Мы рассмотрим его развитие наиболее подробно именно в пределах этой группы, и подчеркнем лишь основные черты его в других типах, за пределами сколецид. В сущности, единой линии развития полового аппарата проходящей через весь животный мир, не существует. В каждой из групп Bilateria мы встречаем у отдельных представителей очень примитивные стадии его развития, и почти в каждой из групп происходит его постепенное усложнение, возникают питающие,

родильные и совокупительные приспособления. Несмотря на громадное разнообразие этих приспособлений, независимо появляющихся в разных группах, все же наблюдается известная повторяемость сходных решений, и притом очень часто у животных, далеко друг от друга стоящих в системе. И замечательно, что плоские черви, первые выработавшие сложный половой аппарат, представляют едва ли не величайшее разнообразие в его строении.

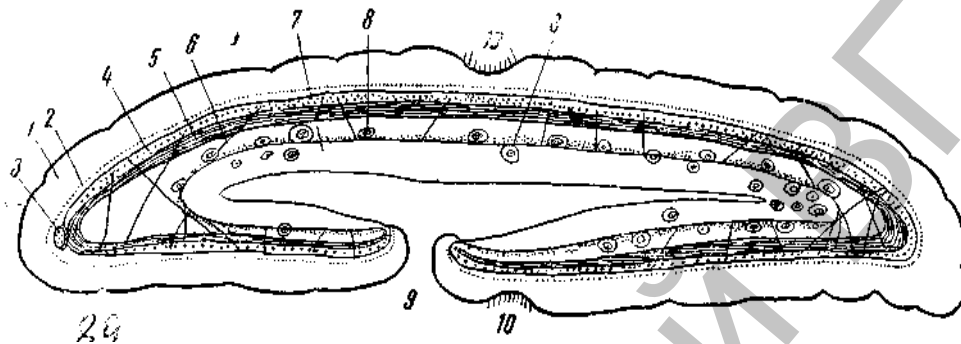


Рис 165. Турбеллярия, лишенная половых протоков и совокупительных органов, – исходная ступень в развитии полового аппарата платод. Медиальный разрез взрослого животного

1 – эпидермис; 2 – нервное сплетение; 3 – статоцист; 4 – кольцевые мышечные волокна; 5 – продольные мышечные волокна; 6 – парецхимные мышцы; 7 – эпителий кишечника; 8 – яйцеклетки; 9 – рот; 10 – мерцательная борозда (орган чувств) (по Е. Westblad)

Наиболее примитивную ступень в развитии полового аппарата плоских червей мы встречаем у замечательной турбеллярии *Xenoturbella boski*. По своему половому аппарату *Xenoturbella* стоит еще полностью на уровне кишечнополостных (рис. 165). Как и громадное большинство плоских червей, она – гермафродит. И овогонии, и группы сперматогониев, как у губок, диффузно разбросаны в периферической паренхиме. Никаких выводных путей и совокупительных органов, ни мужских, ни женских, нет. Зрелые половые продукты активно добираются до кишечника и затем выводятся наружу через рот. По-видимому, пакетики сперматозоидов при помощи рта приклеиваются животным к коже другой особи и активно проникают в ее тело, где и оплодотворяют зрелые яйца. При таком типе полового поведения *Xenoturbella* уже обладала бы копуляцией и внутренним оплодотворением, еще не имея для этого никаких анатомически выраженных приспособлений. По сравнению с кишечнополостными изменилось только поведение: вместо того, чтобы выбрасывать сперматозоиды через рот в воду, *Xenoturbella*, по-видимому, приклеивает их ртом к коже другой особи. Если это предположение подтвердится, можно будет сказать, что изменение повадок послужило толчком к началу долгой и сложной эволюции полового аппарата плоских червей. Это был бы прекрасный пример примата поведения и, следовательно, примата нервного аппарата в эволюции животных.

Первые шаги развития полового аппарата мы встречаем у других низших турбеллярий, у некоторых Acoela. И здесь в более примитивных случаях половые клетки диффузно рассеяны в паренхиме; сперматогонии лежат небольшими группами, главным образом в спинной части паренхимы, овогонии – в брюшной; в ряде случаев, например у *Harporosthia rubropunctata* (Acoela), имеются только разрозненные группы овогониев, но у большинства форм образуется пара компактных яичников. Женских выводных протоков ни у кого из представителей обоих отрядов нет. Созревающие яйца попадают в пищеварительную паренхиму или кишечник и затем выводятся наружу либо через рот, либо через разрыв наружного эпителия. У некоторых видов разрыв происходит в определенном месте; так у *Aphanostoma sanguineum* – на средней линии брюшной стороны, в задней половине тела. Главное отличие от *Xenoturbella* заключается в появлении обособленного мужского совокупительного органа, свойственного всем Acoela. Однако семенных протоков у них нет и созревающие в паренхиме сперматозоиды активно добираются до совокупительного органа через ее толщу. При этом они иногда образуют сплошные потоки, которые могут симулировать наличие настоящих семевыносящих протоков.

Некоторые бескишечные турбеллярии (сем. Anaperidae) и поликлады (сем. Enantiidae) имеют органы кожного вооружения другого типа – железистые шипы, также подверженные смене функций и превращению из органов нападения и защиты в совокупительные органы. Железистый шип образован целым пучком тонких палочек или трубочек, из которых каждая выделена отдельной клеткой, как щетинка аннелид. В отличие от этих последних, палочки турбеллярий не встречаются изолированно, а всегда входят в состав сложных шипов. Выделяющие их хетогенные клетки принадлежат наружному эпителию и у поликлады *Enantia spinifera* входят в его состав, так что образованные ими шипы сидят на поверхности кожи. У бескишечных хетогенные клетки погружены под эпителий, и основание шипа лежит ниже эпителия, тогда как конец шипа может свободно торчать наружу. У каспийского *Ascoerus ferox* один из железистых шипов выполняет роль совокупительного органа: к его основанию примыкает большое скопление спермы (семенной пузырь, лишенный, однако, собственных стенок), сам шип пронизан насквозь семеизвергательным протоком и резко превосходит величиной остальные шипы, не участвующие в выведении спермы.

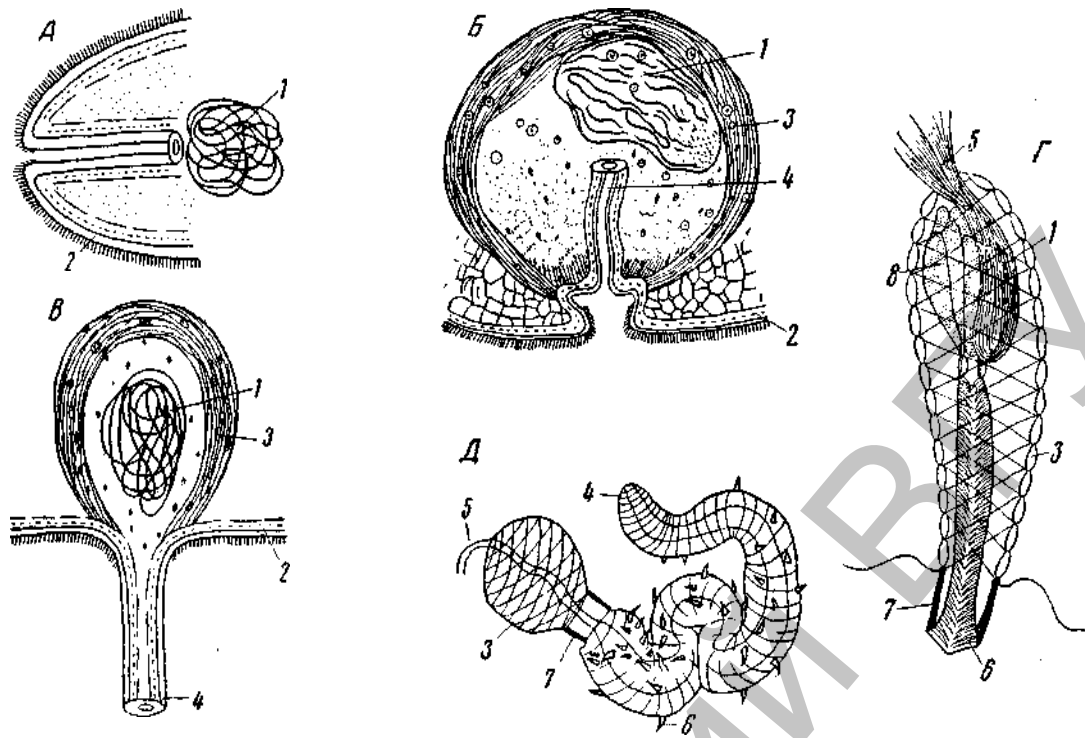


Рис. 166. Эволюция мужского совокупительного органа типа цирруса

А – схема совокупительного органа *Nemertoderma bathycola* (Turbellaria Acoela); циррус *Polychaerus caudatus* (Acoela): Б – во втянутом состоянии; В – в вывороченном состоянии (схемы) циррус *Opisthomum arsenii* (Rhabdocoela): Г – во втянутом состоянии; Д – в вывороченном состоянии (слегка схематизовано); 1 – семенной пузырь; 2 – наружный эпителий, 3 – мускульная стенка мешка совокупительного органа у *Polychaerus*, образованная неправильно переплетенными волокнами, у *Opisthomum* – двумя слоями спиральных мышечных лент; 4 – циррус; л – семявыносящие протоки; б – шипы цирруса; 7 – кутикулярное кольцо в месте примыкания цирруса *Opisthomum* к мужскому половому каналу; 8 – зернистый секрет внутри мешка совокупительного органа (оригинал)

Наряду с этими двумя формами совокупительных органов, возникшими из органов кожного вооружения, у турбеллярий встречаются и другие. Из них наиболее простым строением обладает совокупительный орган *Nemertoderma* (рис. 166, А) и некоторых других бескишечных, представляющий простой заворот кожных покровов в виде трубки, открытой в паренхиму. Сперма образует около его свободного конца значительное скопление. Возможно, что при копуляции он выворачивается наружу. У рода *Polychaerus* (Acoela) вокруг такой трубки за счет паренхимной мускулатуры образуется мешочек (рис. 166, Б), сокращение стенок которого может заставить трубку вывернуться наружу, а сперму, скопляющуюся внутри мешочка, вытекать по трубке (рис. 166, В). Возникает тип совокупительного органа, широко распространенный у плоских червей (рис. 166, Г, Д) и известный под названием цирруса. Собственно циррусом называется выворачивающаяся наизнанку трубка. Проток ее является семеизвергательным протоком,

мешочек – мешком совокупительного органа, или, в частности, мешком цирруса.

Другой тип совокупительного органа, широко распространенный у плоских червей, – мягкий пенис, представляющий сосочек, пронизанный семеизвергательным протоком. Такой тип строения может возникать независимо, путем разрастания краев простого полового отверстия типа *Nemertoderma* или за счет редукции стилета в совокупительном органе типа *Stylochus*.

Итак, в пределах турбеллярий существует несколько типов мужского совокупительного органа, несводимых друг к другу и негомологичных друг другу, причем каждый из этих типов независимо возникает по меньшей мере дважды – у поликлад и у бескишечных, а скорее – повторно и многократно в обоих названных отрядах, и частично, может быть, и в остальных отрядах турбеллярий. С возникновением внутреннего оплодотворения разнообразные приспособления для его осуществления сыплются как из рога изобилия, и мы видим их независимое появление и быстрое совершенствование в различных группах плоских червей.

У наиболее примитивных *Acoela* и *Polyclada* мужской совокупительный орган открывается непосредственно наружу. У большинства плоских червей он открывается в глубокое и сложно устроенное впячивание покровов – половое преддверие, а иногда и в отходящий от этого последнего мужской половой канал. Половое преддверие (*atrium genitale*) открывается наружу половым отверстием, и в момент копуляции совокупительный орган высовывается из этого последнего благодаря действию мышц-протракторов.

Усовершенствование мужских гонад у большинства плоских червей, стоящих выше *Acoela*, заключается в образовании оболочки вокруг семенников; одновременно возникают и постоянные семевыносящие протоки, снабженные собственными стенками и ведущие от семенников к мешку совокупительного органа.

Женские гонады плоских червей претерпевают в пределах этой группы очень большую эволюцию. *Xenoturbella* или *Oxypolhia* (рис. 163, В) еще имеют вместо компактных яичников рассеянные в паренхиме овогонии. У *Acoela* наблюдаются все ступени перехода от примитивного, диффузного яичника к одной паре отграниченных, компактных яичников, и такие же яичники мы находим у *Notandropora* и *Macrostomida*. *Polyclada*, может быть в силу их более крупной величины, вместо одной пары компактных яичников имеют многочисленные яйцевые фолликулы, тонкими протоками соединенные с двумя яйцеводами. Несмотря на различия в степени обособления и концентрации, яичники всех низших турбеллярий (оварии) вполне отвечают яичникам всех остальных животных; они дают начало яйцам, содержащим небольшое количество

питательного желтка и капли скорлупового секрета; последние после оплодотворения яйца выступают из протоплазмы наружу и, сливаясь между собой, образуют вокруг яйца тонкую скорлупу. В дальнейшем эволюция женских гонад плоских червей принимает совершенно своеобразное направление.

Уже у *Hofstenia* и у некоторых других *Acoela* каждая яйцевая клетка окружена фолликулярными клетками, которые вплоть до созревания снабжают ее пищевым материалом – явление, широко распространенное за пределами плоских червей. У *Gnosonesima* (*Alloecoela*) яйцевая клетка, хотя и образует в себе желток, но после созревания остается окруженной фолликулярными клетками, также содержащими желток, и вместе с ними покрывается скорлупой; образуется сложное яйцо, состоящее из яйцевой и нескольких желточных клеток, покрытых общей скорлупой. У *Prorhynchus* (*Alloecoela*) желточные клетки также образуются за счет клеток фолликула, но они одни содержат желток и скорлуповый секрет, тогда как яйцевая клетка этих включений уже лишена. Э. Рейзингер и О. Штейнбок считают, что *Gnosonesima* и *Prorhynchidae* иллюстрируют первоначальный путь возникновения желточников плоских червей. Однако это в лучшем случае один из путей развития желточников, и большинство турбеллярий, очевидно, пошло другими путями; на один из них указывает строение женских гонад *Prolecithoplana* (*Alloecoela* *Holocoela*). *Prolecithoplana* (рис. 167, А) имеет в паренхиме, позади мозга, очаг размножения индифферентных половых клеток; подвигаясь кзади, эти последние дифференцируются на сперматогонии, овогонии и желточные клетки.

Все три рода клеток лежат свободно в паренхиме, где и развиваются в зрелые половые продукты. Сперматогонии располагаются дорсально, женские половые клетки обоих сортов тесно примыкают к кишечнику. Таким образом, гонады столь же диффузны, как и у примитивнейших *Acoela*, и, как у этих последних, половые протоки отсутствуют; однако имеется мужской совокупительный орган и женский половой канал, открывающиеся проксимальными концами прямо в паренхиму, и половые продукты добираются до выводящих органов активно. Соединение яйцевой клетки с желточными и формирование яйцевой капсулы происходит в половом преддверии. Итак, для *Prolecithoplana* характерны примитивно-диффузные гонады при вполне законченной дифференцировке женских половых клеток на способные к развитию яйца и неспособные к развитию и служащие для питания зародыша желточные клетки.

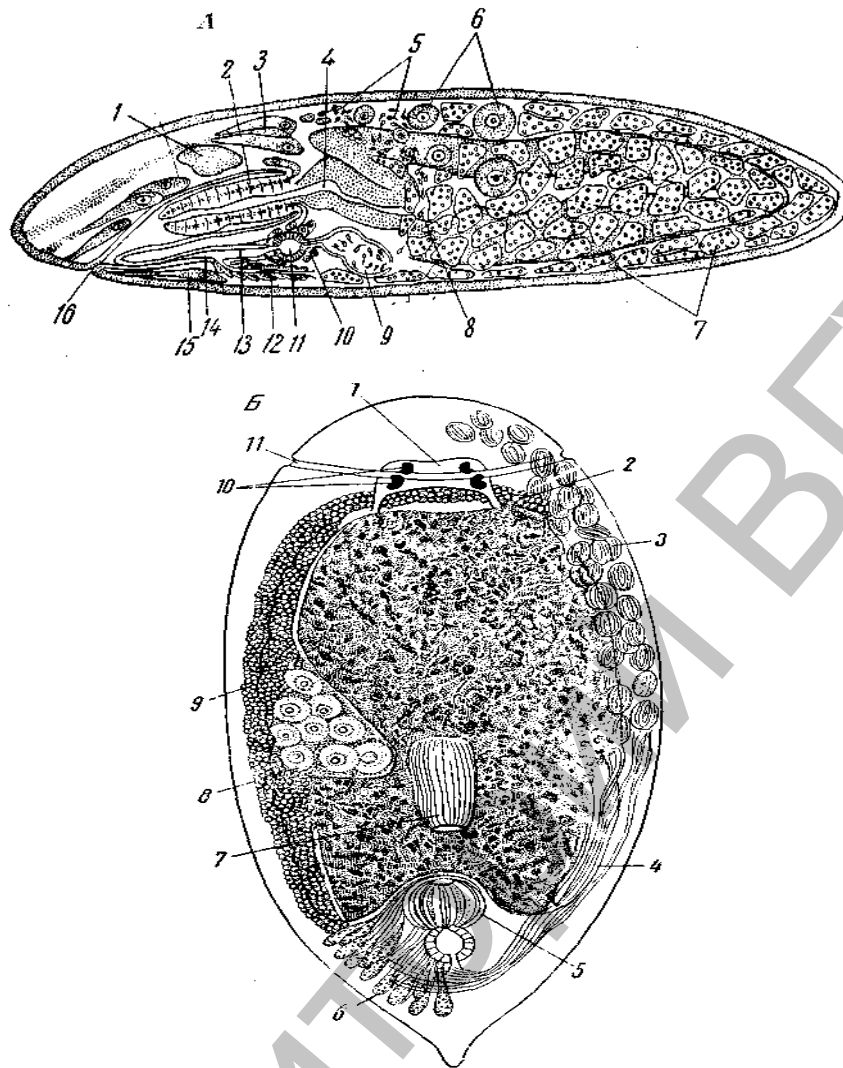
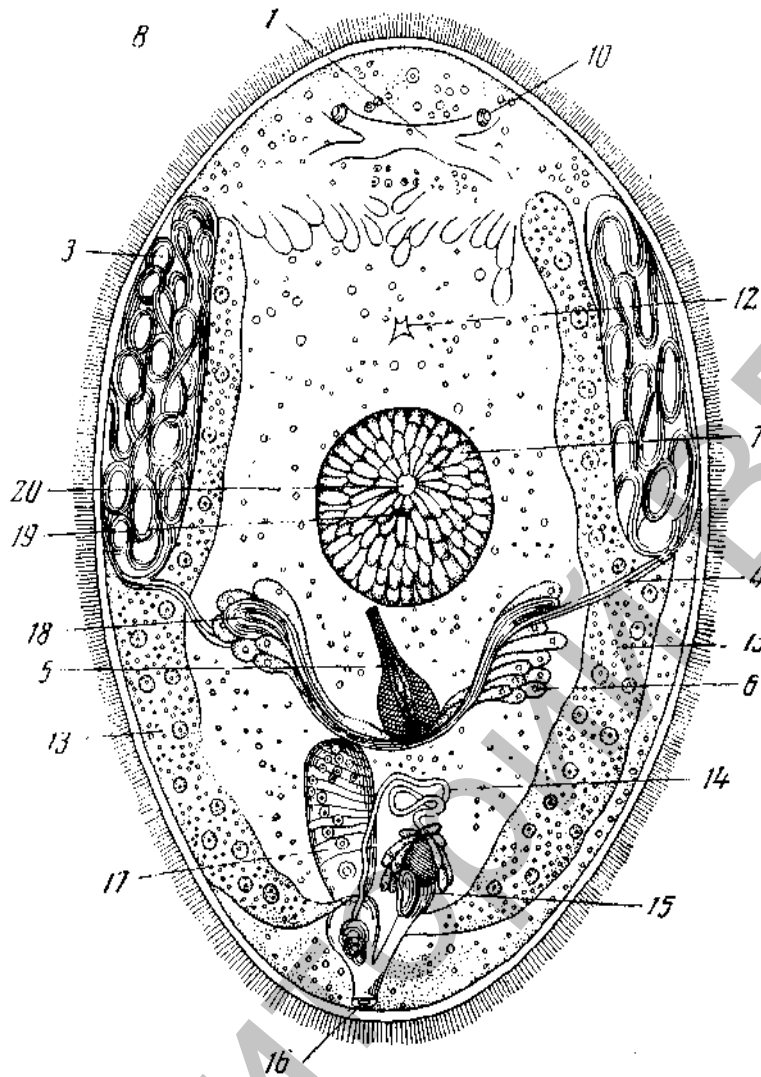


Рис. 167. Типы женских гонад плоских червей

А – *Prolecitythoplana lutheri* (Alloecoela), схема сагиттального разреза (по Karling): 1 – мозг; 2 – глотка; 3 – головные железы; 4 – пищевод; 5 – семенники; 6 – яйцевые клетки; 7 – желточная часть гермовителляррия; 8 – путь сперматозоидов к семенному пузырю; 9 – семенной пузырь; 10 – мужские вспомогательные железы; 11 – совокупительный орган; 12 – яйцевод; 13 – мужское половое преддверие; 14 – общее половое преддверие; 15 – железы ротового отверстия; 16 – общее отверстие рта и полового преддверия; Б – *Monoophorum trisie* (Alloecoela), слева показаны гермовителляррии, справа – семенники (по Graff); В – *Byrsophlebs graffi* (Rhabdocoela), непарный гермарий и отдельно от него – парные желточники (по Jensen); 1 – мозг; 2 – переднее соединение обоих гермовителлярриев; 3 – семенники; 4 – семевыносящие протоки; 5 – совокупительный орган гермовителлярриев; 6 – мужские вспомогательные железы; 7 – глотка; 8 – гермарийный отдел; 9 – желточный отдел гермовителлярриев; 10 – глаза; 11 – кольцевая мерцательная бороздка; 12 – рот; 13 – желточники; 14 – ductus spermaticus; соединяющий совокупительную сумку с яйцеводом; 15 – совокупительная сумка; 16 – женское половое отверстие; 17 – гермарий; 18 – семенной пузырь; 19 – мужское половое отверстие; 20 – глоточное отверстие



Большинство *Alloeoecoela* и все *Rhabdocoela* имеют уже обособленные гонады, одетые оболочкой. У некоторых представителей этих отрядов женские гонады дифференцированы на два отдела: один, обычно передний, производящий желточные клетки, и другой, чаще задний, производящий яйцевые клетки. При созревании яйцеклетки она поступает в женские выводные пути, туда же поступает некоторое количество желточных клеток, которые окружают яйцеклетку и вместе с ней покрываются общей скорлупой. Женские гонады, вырабатывающие в одной и той же железе яйцевые и желточные клетки, обозначаются как гермовителлярии

(рис. 167, Б). Наконец, у громадного большинства *Rhabdocoela*, *Alloeoecoela* и *Triciada* имеются обособленные друг от друга гермариии (яичники) и вителляррии (желточники), из которых первые образуют способные к развитию, но лишенные запасных веществ яйцеклетки, а вторые — только желточные клетки, неспособные к развитию и загруженные желтком и скорлуповым секретом (рис. 167, В). По объему

желточники обычно в несколько раз превосходят гермарию. Желточные клетки, заключенные вместе с оплодотворенным яйцом в общей скорлупе, служат пищей развивающемуся зародышу. Этим настоящие желточные клетки высших плоских червей отличаются от так называемых желточных, правильнее говоря – питающих, или пищевых, клеток других животных (коловратки, насекомые), которые служат для питания еще неоплодотворенной яйцеклетки.

Monogenea, *Digenea* и низшие цестоды обладают, подобно высшим *Rhabdocoela*, из которых они выводятся, отдельными гермариями и вителляриями. Среди высших цестод, в отряде *Cyclophyllidea* желточники редуцированы (рис. 168, Г) и таким образом женская гонада представлена только гермариями, которых можно было бы принять за оварию, полностью гомологичные овариям большинства *Bilateria*, если бы этому не противоречило сравнение с другими цестодами.

Другие родственники турбеллярий, гастротрихи и прочие нематоморфные черви, всегда имеют настоящие оварию, более или менее сходные с таковыми низших турбеллярий, например *Macrostomida*.

В яичнике коловраток, наряду со способными к развитию половыми клетками, имеются утратившие эту способность питающие клетки, функция которых заключается в снабжении растущих овогониев запасными питательными веществами. Эту часть яичника коловраток часто неправильно обозначают как желточник. Однако от желточников плоских червей питающие клетки коловраток и другие *Metazoa* резко отличаются тем, что снабжают питательными веществами растущий овогоний, а не развивающегося зародыша. Среди плоских червей питающие клетки встречаются, как мы видели, в яичниках некоторых *Acoela*.

Что касается вспомогательных частей женского полового аппарата, то наиболее примитивные из турбеллярий – *Xenoturbellida* и часть *Acoela* (*Harplodiscus*, *Childia*, *Nemertoderma*, *Hofstenia* и другие) – таковых вовсе лишены. Копуляция совершается, вероятно, путем приклеивания спермы к коже партнера (*Xenoturbella*) или способом подкожной импрегнации, когда сперма вводится при помощи мужского совокупительного органа под кожу другой особи в любом месте тела. Введенные под кожу или приклеенные снаружи сперматозоиды через паренхиму добиваются до зрелых яйцеклеток. Этот способ копуляции сохраняется у многих поликлад (например, *Anonymus*) и *Alloeocoela*, лишенных женских совокупительных органов. Эти последние в наиболее простой форме появляются у *Arphanostoma sanguineum*, у которой имеется влагалище в виде простого трубкообразного заворота наружных покровов, открывающегося одним концом наружу, а другим – просто в паренхиму.

Сперма другой особи через эту трубку попадает в паренхиму и через толщу последней активно добирается до зрелых яйцеклеток.

У других видов *Aphanostoma* на конце такого же влагалища образуется замкнутый пузырек, совокупительная сумка (*bursa copulatrix*), служащая для принятия спермы при копуляции. Оплодотворение яиц в этом случае происходит, вероятно, при их откладке, уже вне тела матери, путем выдавливания части спермы из сумки через влагалище наружу. Наконец, у очень многих *Acoela* сумка обладает отверстиями, снабженными твердыми наконечниками; эти отверстия ведут в паренхиму, и наконечники направлены в сторону яичника. Сперма при копуляции поступает в сумку и оттуда постепенно, небольшими порциями направляется к яичнику.

У многих *Alloeocoela* и *Rhabdocoela* имеются совокупительные сумки, гомологичные таковым *Acoela*, но открываются они уже не прямо наружу, а в общее половое преддверие. Иногда эти сумки заканчиваются слепо, как у *Aphanostoma* (*Dalyelliidae*, *Typhloplanidae* из *Rhabdocoela*), и оплодотворение совершается при прохождении яйца через выводные протоки яичника путем обратной перекачки сюда части спермы через горло сумки. В других случаях сумка бывает снабжена наконечником, как у *Con-voluta*, но, пройдя по наконечнику, сперма попадает не в паренхиму, а в тонкий проток (*ductus spermaticus*), соединяющий сумку с яйцеводом или с семеприемником, являющимся расширением яйцевода (*Anoplodiidae*, *Byrsophlebidae*, *Proxenetidae* из *Rhabdocoela*, рис. 167, В; *Euxinia* и др. среди *Alloeocoela*). Наряду с этим во всех отрядах турбеллярий встречаются совокупительные приспособления и негомологичные таковым *Acoela*; так, у *Gyratricidae* и *Pterastericolidae* (*Rhabdocoela*) семеприемник открывается маленьким совокупительным отверстием прямо наружу, и таким образом берет на себя роль совокупительной сумки.

Выводные пути для зрелых яиц у *Acoela*, *Xenoturbella*, *Notandropora* еще отсутствуют, и яйца, как уже сказано, выводятся через рот или через разрыв стенки тела. Отсутствуют они и у *Bressalauilla* среди *Rhabdocoela*; у последней яйца попадают в кишечник и выводятся через рот (рис. 168, А). Наряду с этим у многих *Polyclada* и *Alloeocoela* появляются женские половые протоки, служащие исключительно для выведения яиц, тогда как совокупление происходит путем подкожной импрегнации. Женские выводные протоки состоят из парных яйцеводов, открывающихся наружу или в половое преддверие при помощи непарного, эктодермального женского полового канала; при наличии желточников яйцеводы дифференцируются на яйцеводы и желточные протоки. Женский половой канал так же, как и половое преддверие, мужской половой канал и, большей частью, совокупительная сумка, представляют заворот

наружного эпителия, что видно как сравнительно-анатомически, так, нередко, и онтогенетически; наоборот, яйцевод, желточные протоки и семеприемник образуются за счет оболочки яичника, т.е. представляют мезодермальные производные так же, как и семевыносящие протоки.

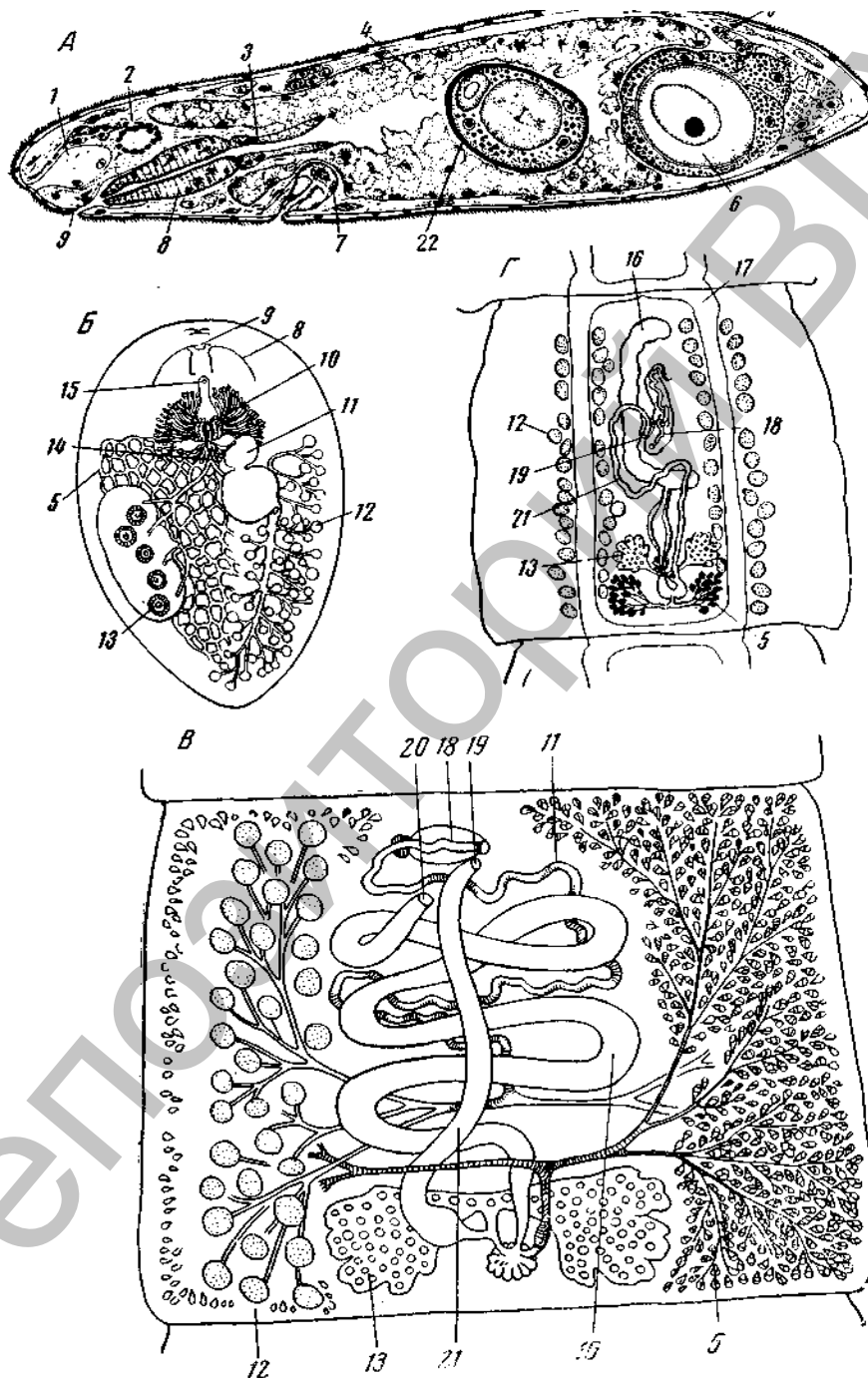


Рис. 168. Родильные приспособления турбеллярий и цестод

А – *Bresslauilla relicta* (Rhabdocoela), в сагиттальном разрезе, яйца выводятся через рот (по Reisinger); В – *Baihalarctia gulo* (Alloeocoela), схема организации: женские совокупительные органы отсутствуют, копуляция – при помощи подкожной импрегнации, женские протоки являются чисто родильными; В – *Diphyllobntrium*

(Cestodes, Pseudophyllidea), схема полового аппарата; Г – *Mesocestoides lineatus* (Cestodes, Gycophyllidea), зрелый членик с половым аппаратом (по Fuhrmann); 1 – лобные железы; 2 – мозг; 3 – пищевод; 4 – кишечник; 5 – желточники; 6 – яйцеклетки; 7 – семенной пузырь; 8 – глотка; 9 – рот; 10 – пенис; 11 – семевыносящий проток; 12 – семенник; 13 – гермарий; 14, – яйцеводы; 15 – половое отверстие; 16 – матка; 17 – канал нефридия; 18 – циррус; 19 – отверстие влагалища; 20 – отверстие матки; 21 – влагалище; 22 – зрелая яйцевая капсула в полости кишечника.

Обыкновенно какой-либо отдел женского полового канала или преддверие служат маткой, т.е. местом формирования яйцевых капсул. Иногда матка представляет обособленный мешочек (у *Typhloplanidae* – пару мешочков), образованный впячиванием стенок преддверия. У многих форм из *Polyclada* и других отрядов родильное отверстие и женский половой канал используются также и для введения спермы при копуляции, причем они претерпевают разнообразные приспособительные изменения. Таким образом, разнообразие женских совокупительных органов еще более возрастает. У ряда форм из различных отрядов турбеллярий и из моногенетических сосальщиков существует сообщение между женскими половыми протоками и кишечником (*communicatio genitointestinalis*). Опираясь на пример *Bresslauiella*, О. Штейнбок и Э. Рейзингер считают это сообщение остатком первоначального родильного приспособления, при помощи которого яйца выводились через рот. Фактически оно служит для выведения в кишечник избытка спермы и желточных клеток, и в отдельных случаях с кишечником приходят в сообщение весьма различные части женских протоков, так что предположение Штейнбока и Рейзингера может оправдаться лишь для отдельных случаев.

Среди громадного разнообразия половых аппаратов высших турбеллярий особый интерес представляет строение полового аппарата над сем. *Dalyelliida* (*Rhabdocoela*), так как в различных семействах этого надсемейства мы находим прототипы половых аппаратов паразитических плоских червей.

Дигенетические сосальщики, подобно *Graffillidae* (паразиты моллюсков) и *Pterastericiidae* (паразиты морских звезд), лишены совокупительной сумки. В небольшой половой атрий открывается короткий мужской половой канал и очень длинный женский половой канал, называемый здесь маткой и действительно функционирующий в качестве таковой. В его проксимальный конец открывается яйцевод, желточные протоки, лауреров канал и семеприемник (рис. 169, В). Лауреров канал ведет прямо наружу и в основном служит для выведения избытка желточных клеток; морфологическое значение его не вполне ясно. Остальное строение половых путей очень напоминает граффиллид и птерастериколид.

Моногенетические сосальщики (рис. 169, А) имеют в принципе такое же устройство, но вместо лаурерова канала – парную или непарную вагину, также ведущую от проксимального конца женского полового канала наружу и служащую для введения спермы при копуляции. Наружные ее отверстия всегда совершенно независимы от отверстия полового атрия. Наличие этого приспособления очень напоминает то, что мы видели у Pterastericolidae.

У цестод вместе с мужским половым аппаратом, всегда одним общим отверстием, открывается вагина, тогда как отверстие матки лежит большей частью независимо (рис. 168, В). Матка, как и у сосальщиков, гомологична женскому половому каналу далиэллиид. В ее проксимальный конец открываются яйцеводы, желточные протоки и вагина. Можно полагать, что вагина цестод, подобно ductus vaginalis паразитических далиэллиид сем. Anoplodiidae, образована в своей дистальной части совокупительной сумкой и в проксимальной – семеприемником. Этим объясняется постоянная связь между ее дистальным отделом и мужским совокупительным органом. Тесная топографическая связь между совокупительной сумкой и мужским совокупительным органом характерна для всех Rhabdocoela. Оба половых отверстия цестод – родильное и совокупительное – вполне гомологичны двум половым отверстиям анонлодииды Desmote. У Cyclophyllidea (рис. 168, Г) отверстие матки редуцировано, другими словами – женский половой канал отшнуровался от наружной среды и превратился в слепой мешок, из которого яйца освобождаются только при разрушении проглоттиды.

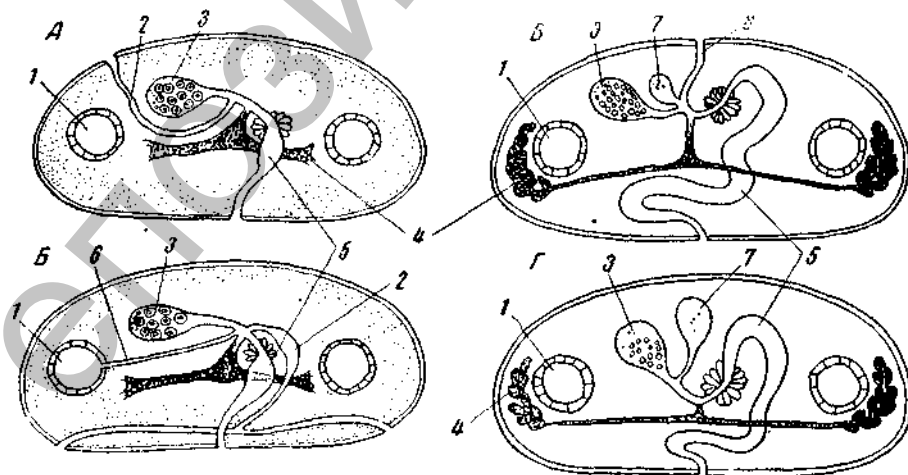


Рис. 169. Родильные и женские совокупительные приспособления сосальщиков

Схема полового аппарата: А – Oactylogyrus (Monogenea); В – Iiiscocolyle (Monogenea); В – Digenea, формы с лауреровым каналом; Г – Digenea, формы без лаурерова канала; 1 – кишечник; 2 – влагалище; 3 – гермарий; 4 – желточники; 5 – матка; 6 – генитоинтестинальный канал; 7 – семеприемник; 8 – лауреров канал (по Fuhrmann)

Итак, полной гомологии между женскими протоками Monogenea и Digenea, с одной стороны, и цестод, с другой, не существует. Те и другие представляют дальнейшее развитие двух различных модификаций полового аппарата Dalyelliida, и по этому признаку Monogenea стоят ближе к Digenea, чем к цестодам.

Несмотря на громадное разнообразие половых аппаратов паразитических плоских червей, они выводятся всего-навсего из двух типов полового аппарата, встречающихся в одном и том же надсемействе отряда Rhabdoscoea; таким образом, различия в строении полового аппарата в пределах паразитических классов имеют несравненно меньший морфологический диапазон, чем различия, которые мы видим в пределах класса турбеллярий, и касаются признаков иного порядка. Большое принципиальное значение представляют только видоизменения женских гонад у цестод.

Половые аппараты немательминтов выводятся из прототипа близкого к плану строения полового аппарата низших турбеллярий, например Macrostomida, и ближе всего к этому прототипу стоят гастротрихи. Все немательминты имеют простые оварии, большинство имеет хорошо обособленные гонады, снабженные оболочками и протоками, и сравнительно просто построенные совокупительные органы.

Наличие у немательминтов совокупительных органов, наряду с филогенетическим объяснением (происхождение от плоских червей), имеет экологические основания. Мелкие животные обладают лишь небольшой индивидуальной плодовитостью, малой половой продуктивностью. В виду этого осуществление наружного оплодотворения, требующее большой концентрации половых продуктов в воде, для мелких форм было бы доступно только при колоссальной численности особей; коловратки, гастротрихи, мелкие нематоды принадлежат к числу самых мелких Metazoa и производят одновременно обычно не более одного яйца. Поэтому внутреннее оплодотворение для них особенно существенно. Возможно, что сколециды смогли дать так много мелких и мельчайших форм именно потому, что рано выработали способность к внутреннему оплодотворению.

19.4. Половой аппарат аннелид и моллюсков

Примитивная форма гонад, свойственная низшим турбелляриям и сближающая их по уровню развития с губками, за пределами плоских червей больше не встречается. Однако совокупительные органы очевидно возникают во всех главных группах животного царства независимо. Каждая из этих групп содержит более примитивные формы, с наружным оплодотворением и без совокупительных органов, стоящие в этом

отношении на уровне кишечнополостных; наряду с этим в очень многих группах возникает наружно-внутреннее или внутреннее оплодотворение и необходимые для осуществления этого последнего совокупительные органы.

Приспособления для внутреннего оплодотворения в различных группах, а часто водной и той же группе, крайне разнообразны, и многие из них представляют значительную степень конвергентного сходства с отдельными типами совокупительных органов и с отдельными способами копуляции, наблюдаемыми у плоских червей.

У всех трохофорных животных гонады развиваются на стенках целома (рис. 170, А), хотя, как мы уже видели, половые элементы по своему происхождению и не связаны с целотелием, а поселяются здесь вторично (рис. 170, В). При рассмотрении теории целома мы пришли к выводу, что этот последний гомологичен периферическим отделам гастроваскулярного аппарата высших кишечнополостных и, подобно радиальным камерам актиний или меридиональным каналам гребневиков, служит местом развития половых продуктов. Протоки целома, гомологичные кишечным порам кишечнополостных, служат для выведения половых продуктов из его полости, так как выведение через рот здесь больше невозможно из-за отсутствия сообщения между целомом и кишечником. Собственно гонады обычно занимают на стенках целома лишь ограниченные участки, и в этом отношении сходны с гонадами актиний, которые также развиваются лишь на ограниченных участках радиальных перегородок. Таким образом, в связи с эпителизацией периферического фагоцитобласта основной план строения полового аппарата трохофорных животных резко отличен от такового плоских червей.

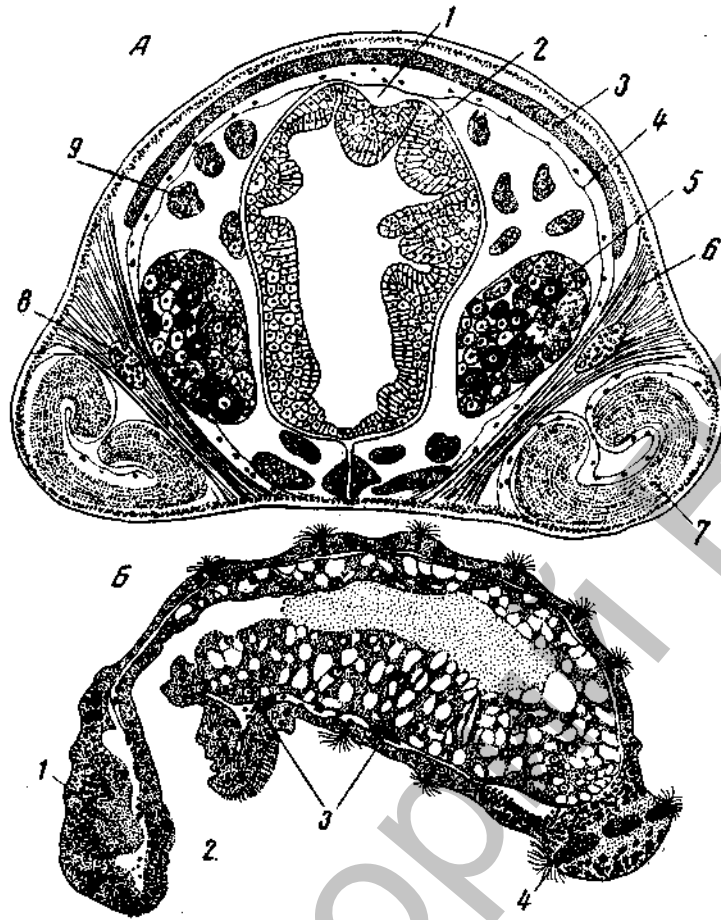


Рис. 170. Гонады полихет

А – *Saccosirrus major*, поперечный срез: 1 – спинной сосуд; 2 – кишка; 3 – спинные продольные мышцы; 4 – целотелий; 5 – яичник; 6 – косые мышцы; 7 – брюшные продольные мышцы; 8 – пучок щетинок; 9 – зрелые яйца (по Pieranloni); В – сагиттальный разрез личинки (метатрохофоры) *Spiro*, состоящей из одних ларвальных сегментов: 1 – мозг; 2 – рот; 3 – первичные половые клетки, впоследствии переползающие в постларвальные сегменты, где они располагаются в стенке целома и дают начало гонадам; 4 – телотрох (по П.П. Иванову).

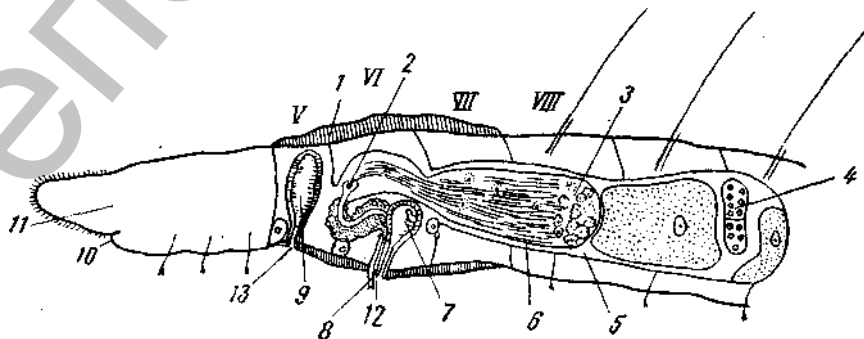


Рис. 171. Половой аппарат *Oligochaeta* (сем. Naididae), схематизовано

1 – поясок (clitellum); 2 – воронка целомодукта, служащего семепроводом; 3 – семенник; 4 – яичник; 5 – яйцевой мешок, образованный выпяченным кзади диссепиментом между VI и VII сегментами целома; 6 – семенной мешок, образованный

диссепиментом между V и VI сегментами и впяченный в яйцевой мешок; 7 – мужской атрий; 8 – пениальная щетинка; 9 – семеприемник; 10 – рот; 11 – глаз; 12 – мужское наружное отверстие; 13 – женское наружное отверстие; яичники и семенники на этой стадии сильно редуцированы (по Piguet)

Среди полихет громадное большинство обладает наружным оплодотворением. Половые продукты выводятся через целомодукты или, при редукции этих последних, через разрыв стенки тела (многие *Polygordiidae*, *Nereidae*, *Syllidae* и др.) прямо в воду.

Оплодотворение яиц происходит либо в воде, либо в слизистой массе, выделенной партнерами, либо в жилой трубке; в некоторых случаях половые продукты выделяются при непосредственном контакте самца и самки (псевдокопуляция). Очевидно, возникновение псевдокопуляции послужило толчком к выработке у отдельных форм и настоящей копуляции, осуществляемой при помощи анатомически выраженных совокупительных органов. Так, у *Saccocirrus* имеющиеся в его задних, половых сегментах нефромиксии образуют у самца семенные пузыри, а их отверстия лежат на небольших конических сосочках. Нефромиксии самки образуют се-меприемники. При копуляции сосочки нескольких сегментов самца вводятся в отверстия нефромиксией самки. Нечто подобное встречается и в немногих других семействах, например у *Hesionidae*, *Alciopidae*, *Capitellidae*. Таким образом, у части полихет родильные отверстия, каковыми изначала являются отверстия целомодуктов, используются также и в качестве совокупительных отверстий. Характер совокупительных органов повторяет здесь до некоторой степени тот их тип, который возникает и у немертин, и это несмотря на отсутствие близости между обеими группами.

В отличие от громадного большинства полихет, все олигохеты гермафродиты (рис. 171). Их половые железы заключены в немногих определенных сегментах, например, у *Lumbricidae* мужские в двух, женские в одном. Диссепименты тех сегментов, в которых располагаются семенники, образуют выпячивания, заполняющиеся спермой (семенные мешки). Половые продукты выводятся наружу при помощи типичных целомодуктов, развитых только в половых сегментах. У дождевых червей при копуляции две особи соединяются пояском, образованным секретом клителлярных желез, и сперма каждой из особей вводится в семеприемники другой особи, после чего партнеры расходятся. Семеприемники представляют собой небольшие мешочки, обычно открывающиеся только наружу; изредка, у некоторых *Enchytraeidae* и немногих других форм, семеприемники соединяются также и с полостью кишечника, что представляет некоторую аналогию с *communicatio genitointestinalis* плоских червей. Яйца откладываются в муфту, образованную вокруг половых сегментов секретом тех же клителлярных желез, и при этом туда же из семеприемников выдавливается сперма

другой особи, полученная при предшествующей копуляции. Таким образом, несмотря на наличие копуляции, оплодотворение олигохет является все же наружным, хотя и своеобразно видоизмененным, что связано с отсутствием у них непосредственного сообщения между женскими совокупительными органами и женскими выводными протоками. В этом отношении олигохеты формально повторяют те взаимоотношения, которые среди турбеллярий мы встречали у большинства видов *Aphanostoma* (Acoela). По существу копуляцию *Lumbricidae*, при которой обе особи соединены секретом, а также откладка и оплодотворение яиц в муфте из секрета кожных желез, считается видоизменением псевдокопуляции в толще сообща выделенного секрета, которую мы видели у ряда полихет (*Scolecopsis* и другие).

У пиявок (рис. 172) при низведении целома до степени системы каналов, гонады приобретают строение обособленных мешочков. Они имеют собственные протоки, в состав которых входят и видоизмененные целомодукты, открывающиеся наружу двумя отверстиями – мужским и женским. «Семенники» *Acanthobdella* представляют выросты целома 10-го сомита, вдающиеся в целенхиму и с возрастом животного постепенно разрастающиеся кзади по бокам кишечника; они гомологичны семенным мешкам *Lumbricidae*. По их стенкам диффузно развиты мужские гонады; выводными протоками служат целомодукты 10-го сомита, впадающие в непарный атрий, или сперматофорный карман, расположенный на брюшной стороне 10-го сегмента. У остальных пиявок вытянутые семенники типа *Acanthobdella* разбились на отдельные, большей частью метамерно расположенные фолликулы; соединяющие их тонкие протоки (*vas deferens* и *vasa efferentia*) представляют суженные части того же мешка, тогда как концевые части протоков, судя по их развитию, гомологичны целомодуктам 10-го сомита. Таким образом, множественность и метамерность семенников пиявок – вторичны. Яичники пиявок сходным образом представляют видоизмененные яйцевые мешки, т.е. обособленные участки целома 12-го сомита, содержащие внутри себя женские гонады; парные яйцеводы большей частью соединяются в непарный проток, открывающийся наружу обычно на 12-м сегменте тела.

Оба половых отверстия, мужское и женское, у всех пиявок служат для выведения половых продуктов. У большинства *Rhynchobdella* совокупление совершается при помощи сперматофоров, образующихся за счет секрета желез, впадающих в непарный, терминальный отдел мужских выводных протоков. Сперматофоры прикрепляются к коже самки, и сперматозоиды проникают в ее паренхиму, а через эту последнюю добираются до яичников. Другими словами, большинству хоботных пиявок свойственна подкожная импрегнация, наподобие многих примитивных турбеллярий.

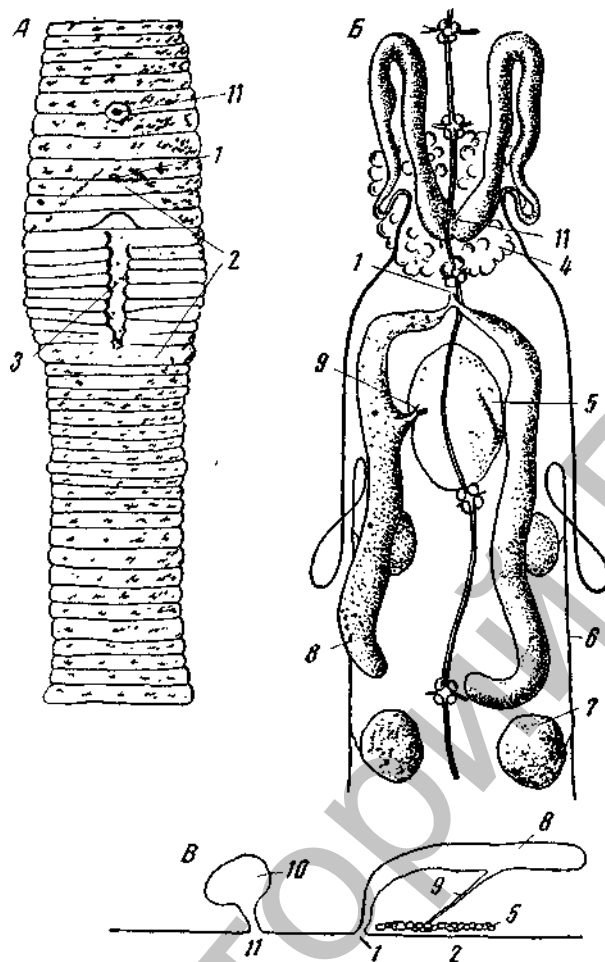


Рис. 172. Половой аппарат пиявок

Piscicola geometra (Ichthyobdellidae): А – наружный вид; В – внутреннее строение (по Brumpt); В – схематический продольный разрез (по Autrum); 1 – родильное отверстие; 2 – area copulatrix; 3 – бороздка на area copulatrix; 4 – железы атрия, служащие для образования сперматофоров; 5 – скопление проводящей ткани; 6 – семявыносящие протоки; 7 – семенники; 8 – яичники; 9 – тяжи ткани, служащие для проведения сперматозоидов от скопления проводящей ткани (5), подстилающей area copulatrix (2), к яичникам (3); 10 – мужской атрий; 11 – мужское половое отверстие

У некоторых Ichthyobdellidae (например, *Piscicola*) на брюшной поверхности, в клителлярной области имеется «копуляционная зона» – участок эпителия, предназначенный для прикрепления сперматофоров (рис. 172). В этом месте к покровам подходят тяжи «проводящей» ткани, образованной за счет яичников и служащей путем для проникновения спермы. Наконец, у немногих хоботных пиявок, например *Ozobranchus*, за счет копуляционной зоны и проводящей ткани образуется женское совокупительное отверстие и отходящие от него к яичникам совокупительные каналы.

Таким образом хоботные пиявки самостоятельно повторяют в еще более ясной форме ту же эволюцию от подкожной импрегнации к

предобразованным женским совокупительным путям, которую мы наблюдали и у турбеллярий. У большинства челюстных пиявок, в отличие от хоботных, бывает мужской совокупительный орган, и оплодотворение происходит через женское половое отверстие и яйцеводы; таким образом, подобно некоторым поликладам, челюстные пиявки используют родильные пути в качестве совокупительных.

Пиявки откладывают свои яйца в так называемых коконах, точнее – яйцевых капсулах; последние и здесь образуются из муфточки белкового секрета клителлярных желез, сбрасываемой, как и у дождевых червей, через голову. Оплодотворение яиц происходит в женских половых путях, и в белковый секрет попадают уже оплодотворенные яйца.

У моллюсков гонады представляют более или менее обособленный отдел целома. Очень многие моллюски гермафродитны. Сюда относится часть соленогастров, многие пластинчатожаберные, все легочные, заднежаберные и некоторые переднежаберные. Раздельнополы хитоны, часть соленогастров (*Chaetorderma*), все лопатоногие и головоногие, многие пластинчатожаберные и большинство переднежаберных.

Иногда гермафродитизм моллюсков выражается в присутствии отдельных мужских и женских гонад, но чаще в наличии гермафродитной железы. Половые клетки обычно развиваются по всем стенкам гонады, но у головоногих они сосредоточены на ограниченном участке стенки полового отдела целома. Строение их у части брюхоногих, особенно у гермафродитных форм, достигает значительной сложности так же, как и у головоногих.

Совокупительные органы отсутствуют у хитонов, у *Neopilina*, у большинства соленогастров, у всех пластинчатожаберных, лопатоногих и у большинства *Prosobranchia* *Aspidobranchia*. Относительно большинства хитонов, пластинчатожаберных и *Aspidobranchia* известно, что они нерестятся прямо в воду, хотя *Aspidobranchia* иногда и при условии сближения особей разных полов. У остальных улиток, у головоногих и немногих соленогастров возникают совокупительные органы.

Ввиду того, что половое отверстие головоногих и переднежаберных находится в мантийной полости, образовавшийся здесь же совокупительный орган вряд ли мог бы функционировать. Поэтому в обоих классах мужской совокупительный орган возникает вдали от первичного полового отверстия. У переднежаберных на правой стороне головы образуется мускулистый пенис; от полового отверстия, расположенного в мантийной полости, к пенису ведет мерцательная бороздка, которая продолжается вдоль этого последнего до его вершины и служит для проведения спермы. У *Stenoglossa* и части *Taenioglossa* эта бороздка замыкается в канал, и тогда мужское половое отверстие оказывается на конце пениса. Любопытно, что и в пределах одного подкласса *Prosobranchia* довольно сходные пенисы возникали, по-

видимому, неоднократно и за счет различных источников: пенисы большинства *Pectinibranchia* иннервируются за счет педального ганглия и принадлежат ноге, но пенис *Viviparus* иннервируется от церебрального ганглия и принадлежит, таким образом, голове, а пенис *Ampullaria* иннервируется паллиальным ганглием и, следовательно, принадлежит мантии. Половое отверстие самки остается в мантийной полости. У гермафродитных переднежаберных получают в силу этого два половых отверстия – женское в мантийной полости, мужское на пенисе. Заднежаберные и легочные независимо претерпевают ту же эволюцию. Среди них мы также встречаем формы, у которых пенис соединяется с половым отверстием мерцательной бороздкой (*Scaphander* и другие *Bullomorpha*, *Aplysiomorpha*), и формы с двумя половыми отверстиями, наподобие гермафродитных переднежаберных (например, *Actaeon*), а среди легочных – большинство *Bassomatophora*, наконец, у большинства *Stylommatophora* женское отверстие сближается с мужским, и образуется общий половой атриум. Кроме того, надо заметить, что у единичных форм из всех отрядов наблюдается возникновение отдельного женского совокупительного отверстия.

У головоногих роль совокупительного органа берут на себя руки. Обычно для этой цели бывает приспособлена какая-либо одна рука, иногда две руки одной пары; у различных родов – различные руки. Наиболее специализованы *Argonauta*, *Phylonexis* *Tremoctopus* (*Octopoda*), совокупительная рука которых снабжена заполненным сперматофорами продольным каналом, открывающимся наружу терминально. Развивается эта рука внутри одевающего ее особого мешочка. При копуляции она обрывается и остается в мантийной полости самки, долгое время сохраняя подвижность и способность к рефлексам; подобные руки первоначально были приняты за паразитов и получили название *Nectocotyle*. Теперь название гектокотиль сохраняется в качестве анатомического термина, обозначающего измененную для совокупительных целей руку названных осьминогов. Менее совершенные и не отрывающиеся при копуляции совокупительные руки других головоногих обозначаются как гектокотилизованные руки. У *Nautilus* гектокотилизована одна из внутренних боковых лопастей ноги, левая или правая, в зависимости от индивидуальных отличий. Гектоко-тилизованные руки и на стоящие гектокотили представляют новый тип мужского совокупительного аппарата, с которым мы еще не встречались: совокупительный орган, лишенный непосредственного сообщения с мужскими выводными путями, возникающий вдали от полового отверстия, достающий сперму из этого последнего и передающий ее самке. С подобным типом совокупительного органа мы еще встретимся у членистоногих. В общем, и у головоногих, и у части улиток половой аппарат достигает большой сложности. Не останавливаясь на подробностях, заметим, что разнообразие способов

возникновения совокупительного аппарата, наблюдаемое в обоих классах, доказывает, что и здесь, как и у аннелид, этот аппарат не унаследован от более примитивных форм, а независимо возникает в пределах каждого класса. Отсутствие совокупительного аппарата у части моллюсков является столь же первичным, как и отсутствие его у большинства полихет и немертин. Это и неудивительно, если принять, что моллюски представляют независимую ветвь трохофорных животных, параллельную аннелидам и, подобно этим последним, самостоятельно связанную с общим прототипом всех трохофорных животных, стоящих на сравнительно низком уровне организации кишечнополостных.

19.5. Половой аппарат членистоногих и онихофор

У всех членистоногих и онихофор, относительно которых эмбриология дает нам возможность судить, стенки гонад представляют участки стенок целома, и половые протоки, по крайней мере в своей проксимальной части, образованы целомодуктами. Далее, во всех случаях целомодукты прирастают к гонадам и вступают с ними, таким образом, в непосредственную связь, отсутствующую у аннелидного прототипа (рис. 173 и 174).

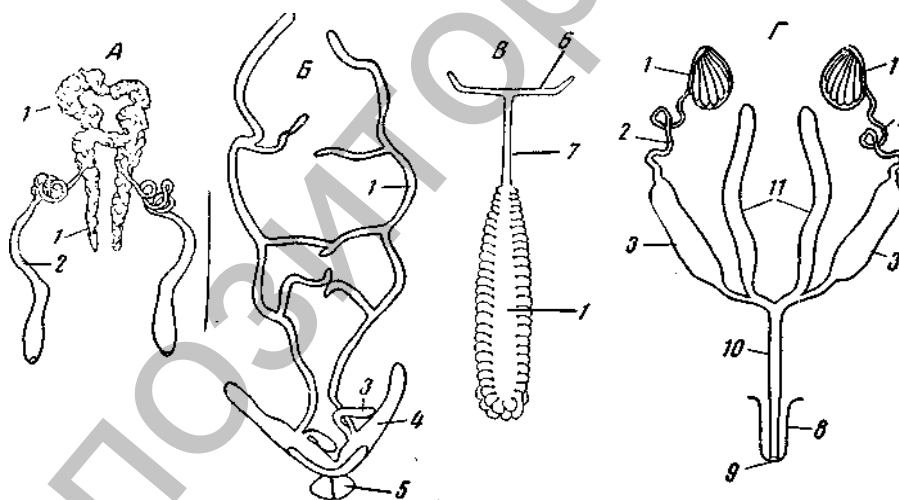


Рис. 173. Мужской половой аппарат членистоногих

А – *Palaemon* (Crustacea Decapoda) (из Lang); Б – *Scorpio maurus* (Scorpionoidea) (по Павловскому); В – *Glomeris marginata* (Diplopoda) (по Pabre); Г – схема мужского полового аппарата насекомых (из Snodgrass); 1 – семенники; 2 – семевыносящий проток; 3 – семенные пузыри; 4 – параксиальный орган; 5 – половые крышечки; 6 – парные выводные протоки; 7 – непарный семевыносящий проток; 8 – пенис; 9 – половое отверстие; 10 – семеизвергательный проток; 11 – вспомогательные железы полового аппарата

Но в остальном наблюдается большое разнообразие: различны бывают и отделы целома (спинной, брюшной), за счет которых образуются гонады, и номера сомитов, в которых образуются гонады и их протоки; наконец, различным оказывается и происхождение полости

гонад. Это многообразие говорит, скорее всего, о том, что в эволюции членистоногих процесс редукции целома и связанной с ним реконструкции полового аппарата протекал независимо в различных группах и принимал в разных группах разное течение.

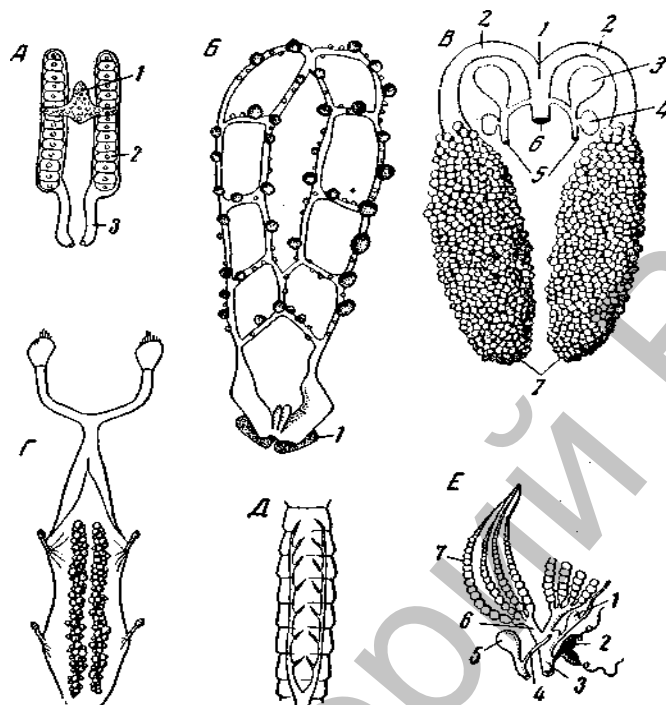


Рис. 174. Женский половой аппарат членистоногих

А – *Mysis oculata relicta* (Crustacea Mysidacea); 1 – зачатковая зона яичника; 2 – его боковые отделы; 3 – яйцеводы; Б – *Lychas variatus* (Scoripionioidea); сетчатотрубчатые яичники, парные яйцеводы: 1 – половые крышечки (по Е.Н. Павловскому); В – схема женского полового аппарата паука *Aranea* (Araneina): 1 – непарный яйцевод; 2 – парные яйцеводы; 3 – семеприемник; 4 – его железы; 5 – совокупительное отверстие; 6 – родильное отверстие; 7 – яичник (по J. Millot); Г – *Glomeris marginata* (Diplopoda), направленные кпереди парные яйцеводы, вскрытый яйцевой мешок с двумя яичниками (по Fabre); Д – *Jarux* (Campodeoidea) с парными яйцеводами и метамерно расположенными яйцевыми трубками (из Weber); Е – схема женского полового аппарата бабочки (Lepidoptera): 1 – семеприемник; 2 – вспомогательные железы; 3 – непарный яйцевод; 4 – ductus spermaticus; 5 – совокупительная сумка; 6 – парный яйцевод; 7 – яйцевые трубочки (из Weber)

Как гонады, так и целомодукты полихет парны и метамерны и у примитивных форм имеются во многих сегментах тела. Из современных членистоногих метамерно повторяющимися парными половыми отверстиями обладают только Pantopoda: в примитивных случаях и у самцов, и у самок они имеются на всех четырех парах ног. Эволюция идет в сторону олигомеризации числа отверстий, причем самцы опережают в этом отношении самок. Исчезновение отверстий идет спереди назад. Процесс совершается в нескольких стволах пантопод независимо и параллельно. Все остальные членистоногие сохраняют всего одну пару гонодуктов и одно, чаще непарное половое отверстие. Примитивная

парность половых отверстий, кроме пантопод, сохранилась у большинства ракообразных, у *Xiphosura*, *Diplopoda*, *Pauropoda* и среди насекомых – у поденок (отряд *Ephemeroidea*) в обоих полах, у *Protuga* и некоторых уховерток – только у самцов.

Форма и строение гонад и дифференцировка половых протоков членистоногих чрезвычайно разнообразны и в пределах отдельных классов представляют значительный морфологический интерес, но рассмотрение их выходит за объем настоящей книги. Отметим лишь некоторые особенности в эволюции совокупительного аппарата членистоногих. Членистоногие выводятся из низших аннелид, т.е. из животных, обладающих наружным оплодотворением и лишенных совокупительных органов. Ввиду этого последние возникали у членистоногих независимо от их возникновения во всех нами выше рассмотренных группах. При этом чрезвычайное разнообразие совокупительных приспособлений у членистоногих показывает, что они возникали независимо в различных стволах этого подтипа.

Среди хелицеровых мечехвосты имеют еще наружное оплодотворение: самка откладывает яйца в ямку, вырытую в песке на берегу моря, а самец поливает их спермой. Точно так же наружное оплодотворение имеет место и у пантопод: самец и самка прикладываются друг к другу брюшными сторонами (псевдокопуляция), самка выпускает яйца, самец – сперму; оплодотворенные яйца, слипшиеся между собой, наматываются на яйценосные ножки самца, где и вынашиваются.

Из ракообразных некоторые совершенно лишены мужских совокупительных органов и при копуляции обе особи просто прикладываются друг к другу половыми отверстиями. У других имеется настоящий пенис, как, например, у *Cirripedia*, где он образован задним концом брюшка, а также у *Priapion* (*Entoniscidae*, отряд *Isopoda*), где он представляет вырост 7-го сегмента груди. У речного рака (*Astacus*) в совокупительные органы превращены I плеоподы, непосредственно примыкающие к половому отверстию, палочковидные и снабженные желобками. Оплодотворение яиц совершается вне половых путей матери, так как сперма при копуляции приклеивается к брюшной поверхности 8-го грудного сегмента самки. При откладке яиц самка загибает брюшко, прикрывая брюшную сторону груди, и выделяемый яйцеводами секрет растворяет секрет, склеивающий сперму; последняя освобождается и оплодотворяет выходящие из полового отверстия яйца. Этот своеобразный механизм оплодотворения, свойственный многим *Macranga*, очевидно, выработан в пределах отряда *Decapoda* и представляет видоизменение и осложнение наружного оплодотворения. У высших *Decapoda* (*Brachiura*) сперма при копуляции вводится прямо в женские половые пути.

Среди *Copropoda* у *Centropagidae* левая 5-я грудная нога самца превращена в щипчики, обе половины которых образованы ее

экзоподитом и эндоподитом. При помощи этих щипчиков самец захватывает из собственного полового отверстия сперматофор и переносит его в половое отверстие самки. Правая 5-я нога самца – крючкообразная и служит для придерживания самки. Этот тип мужского совокупительного органа отличается от того, что мы только что видели у *Astacus*, и принципиально сходен с тем, что имеет место у иксодид или бихорок, с той разницей, что у *Centropagidae* служащие для перенесения сперматофора конечности специально изменены для этой функции. Самки *Goropoda* имеют самостоятельно открывающиеся наружу семеприемники, соединенные с терминальным отделом яичника тонкими протоками. Этим они напоминают самок пауков. Аналогичные женские совокупительные приспособления мы встречаем у многих плоских червей, пиявок и улиток.

За последние 15–20 лет накопилось много данных о способах оплодотворения у наземных членистоногих, что позволило М.С. Гилярову воссоздать общую картину эволюции этого процесса. Переход членистоногих из воды на сушу совершился в основном через жизнь в почве, лесной подстилке и других защищенных местообитаниях. Оказывается, что многим, если не всем, первично-почвенным членистоногим свойствен один общий тип наружно-внутреннего оплодотворения. В одном из наиболее примитивных случаев самец приклеивает к частицам почвы маленькие булавовидные сперматофоры (клещи: *Oribatei*; насекомые: *Gamprodea*) и делает это большей частью независимо от присутствия самки. Самка, случайно набредая на сперматофор, обследует его и затем «заглатывает» его своим половым отверстием. Или же самец натягивает в скважинах почвы нити секрета и помещает на них незащищенные капли спермы; самка, наткнувшись на нить, доходит по ней до спермы и также поглощает ее половым отверстием. Такую картину мы видим у многоножек. Самцы *Pselaphognatha* обладают органом, который обычно обозначается как пенис, но так как он служит не для введения спермы в тело самки, а для помещения ее на натянутую самцом нить, Гиляров его обозначает как сперматопозитор. Сперматопозитор свойствен и клещам-орибатидам.

От описанного прототипа поведения идет множество рядов развития, во многом параллельных между собою. Так, самцы скорпионов и лжескорпионов прикрепляют сперматофоры к субстрату, у некоторых лжескорпионов еще независимо от присутствия самки, у большинства изученных лжескорпионов и всех изученных скорпионов, – во время брачной игры. В последнем случае самец чаще всего подтаскивает самку к сперматофору, который она и поглощает половым отверстием. У скорпионов при прикреплении сперматофора самцом и ощупывании его самкой большую роль играют гребни. Сходные типы оплодотворения имеют *Scutigera* и *Sminthuridae* (*Gollembola*).

Сперматопозитор, возникающий среди акариформных клещей, например у *Oribatei*, у родственных им *Ascaridia* используется как пенис; они перешли к внутреннему оплодотворению. Кроме части клещей, внутреннее оплодотворение среди паукообразных доказано для *Opiliones* подотряда *Palpatores*, у которых самец имеет длинный пенис и самка длинный яйцеклад, образованные за счет стенок эктодермального полового атрия.

Другое направление эволюции намечается у *Machilis germanica*: самец, встретив самку, прикрепляет к субстрату нить и при помощи сперма-топозитора помещает на нее капли спермы; самка становится параллельно нити, а самец антенной собирает сперму и наносит в область полового отверстия самки – первый шаг в использовании для копуляции конечностей, не связанных непосредственно с половым отверстием (в данном случае – антенны). У насекомых этот принцип не получил большого развития, но в других группах членистоногих он играет значительную роль. Так, у сольпуг самец в присутствии самки выделяет комок спермы на землю, подбирает его хелицерами и при их помощи переносит в половое отверстие самки. У клещей отряда *Parasitiformes* оплодотворение совершается при помощи сперматофора, который самец берет хелицерами из собственного полового отверстия и переносит в половое отверстие самки. Хелицеры самца несколько видоизменены для этой цели. Пауки (*Araneina*) выводят сперму не на землю, а в сплетенную для этого предбрачную паутиновую сетку, откуда забирают ее в полость сложно видоизмененного последнего членика педипальп и затем при встрече с самкой, вводят ее в специальные семеприемники этой последней. Семеприемники чаще всего открываются протоками непосредственно наружу и, кроме того, соединены тонкими *ductus spermatici* с непарным яйцеводом (рис. 174, В). У самцов *Ricinulei* приспособлены для копуляции (превращены в гоноподии) ходильные ноги 3-й пары.

Точно так же при помощи конечностей переносит сперму и большинство *Diplopoda*. *Opisthandria* осуществляют перенос ее из мужских отверстий в женские (и те и другие у них парные) при помощи мандибул и, таким образом, стоят в этом отношении на уровне паразитиформных клещей. У *Proterandria* одна, а иногда и обе пары конечностей 7-го диплосегмента превращены в гоноподии, часто весьма сложно устроенные (рис. 174, Г). Иногда видоизменившись оказываются также конечности 6-го и 8-го диплосегментов. В более сложных случаях сперма забирается одной из вспомогательных пар гоноподиев, которые ее передают другой и так далее, в строго определенном порядке, и, наконец, конечности передней пары 7-го диплосегмента переносят ее в половые отверстия самки. Здесь принцип использования для копуляции конечностей, непосредственно не

связанных с половым отверстием, а лишь имеющих возможность дотронуться до него своим дистальным концом, доведен до своего наиболее сложного воплощения.

Наружные половые органы *Thysanura* в обоих полах устроены довольно сходно. У самки они представляют яйцеклад (ovipositor), образованный гонапофизами 8 и 9-го сегментов брюшка. Самец имеет непарный сперматопозитор и по бокам его пару парамер; гомологии их не вполне установлены, но вероятно и тот, и другие являются производными гонапофиз 9-го сегмента.

Высшие насекомые (*Pterygota*) имеют внутреннее оплодотворение, но ряд переходных форм указывает, что оно происходит от сперматофорного наружно-внутреннего. Сперматофоры сохраняются у насекомых с большим упорством и при чисто внутреннем оплодотворении, и исчезают только в высших отрядах: так, их нет у *Hymenoptera* и у большинства *Coleoptera* и *Diptera*. Из двукрылых они еще сохранились, например, у *Culicoides*. Половые придатки *Pterygota* гомологичны таковым *Thysanura*. Самки многих отрядов имеют яйцеклад (у части *Hymenoptera* превращенный в жало). Сперматопозитор *Thysanura*, путем смены функций, сделался пенисом; по бокам его, за счет коксоподитов и стилей 9-го сегмента, образуются хватательные придатки, служащие для придерживания самки при копуляции. Поденки и часть ухверток имеют парные пенисы. В различных отрядах насекомых копулятивные органы как мужские, так и женские представляют бесчисленные видоизменения, рассмотрение которых завело бы нас далеко.

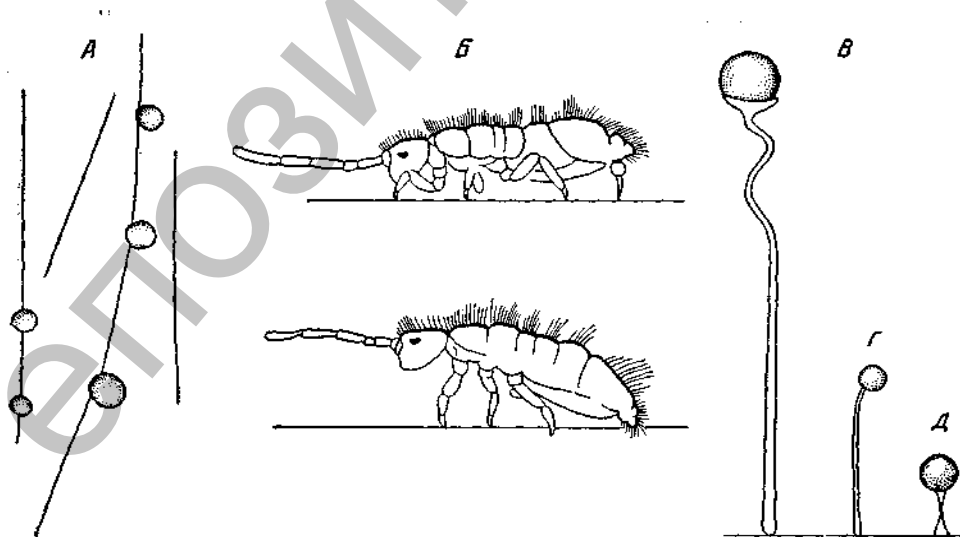


Рис. 175. Наружно-внутреннее оплодотворение низших наземных членистоногих

А – капли спермы на паутинных нитях *Polyxenus lagurus* (Diplopoda, Pselaphognatha);
 Б – оплодотворение у *Orchesella villosa* (Collembola); вверху самец, откладывающий на субстрат сперматофор внизу – самка, половым отверстием подбирающая с субстрата

сперматофор; В, Г, Д – сперматофоры, откладываемые на субстрат: В – *Velba* (*Acarilomes*); Г – *Orchesella*; Д – *Campodea* (из М.С. Гилярова)

Итак типы копуляции и копулятивных органов членистоногих представляют множество рядов развития, частью параллельных, частью дивергирующих. В начале этих рядов лежит наружное оплодотворение, еще сохранившееся до наших дней у *Xiphosura* и *Pantopoda*. У почвенных *Che-licerata* и *Atelocerata* (рис, 175) господствует наружно-внутреннее оплодотворение, весьма сходное с оплодотворением живущего в морском песке *Protodrilus* (хотя и обеспеченное совершенно другими исполнительными органами). Не исключено, что предки хотя бы части наземных членистоногих приобрели такой способ оплодотворения еще в море; в пользу этого говорит наличие гребней у силурского морского скорпиона *Palaeophonus*.

Все способы оплодотворения других наземных членистоногих выводятся из этого типа, и для их осуществления в различных рядах возникли различные копулятивные органы. При этом мужские копулятивные органы возникают чаще всего по одному из следующих трех типов, которые мы видим и у ракообразных: 1) за счет разрастания и выпячивания краев полового отверстия или стенок полового атрия (например, у *Opilines*); 2) за счет конечностей, непосредственно примыкающих к половому отверстию (например, у большинства *Insecta Pterygota*) и 3) за счет конечностей, не примыкающих к половому отверстию (например, у сольпуг, пауков, большинства *Diplopoda* и пр.). В двух первых случаях, но не в третьем, настоящие копулятивные органы, по-видимому, очень часто возникали путем смены функции из сперматопозиторов (*Oribatei* – *Acaridia*, *Thysanura* – *Pterygota*).

Способы копуляции и копулятивные органы ракообразных еще нуждаются в приведении их в систему.

Onychophora по способу оплодотворения резко отличаются от членистоногих; самец втыкает сперматофор в кожу самки и оплодотворение сводится к гиподермической импрегнации, как у части пиявок.

19.6. Вопросы для самоконтроля

1. На какие типы подразделяются многоклеточные в зависимости от времени обособления половых клеток?
2. Что такое половой аппарат?
3. Какие способы встречи яйца и сперматозоидов существуют у беспозвоночных животных?
4. Что входит в состав полового аппарата?
5. Эволюция полового аппарата губок.
6. Эволюция полового аппарата кишечнополостных.

7. Строение полового аппарата турбеллярий.
8. Строение полового аппарата цестод.
9. Особенности строения половой системы сосальщиков.
10. Формирование полового аппарата аннелид.
11. Как устроен половой аппарат моллюсков?
12. Строение мужского полового аппарата членистоногих.
13. Строение женского полового аппарата членистоногих.

Репозиторий ВГУ

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М., 1964, т. 1. – 432 с., т. 2. – 446 с.
2. Беклемишев К.В. Зоология беспозвоночных: Курс лекций. М., 1979. – 188 с.
3. Гиляров М.С. Биологический энциклопедический словарь. – М., 1986. – 828 с.
4. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М., 1981. – 606 с.
5. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных животных. – М., 1949. – 395 с.
6. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. – Л., 1968. – 288 с.
7. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. – Новосибирск, 1975. – 372 с.
8. Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. – СПб., 2000. – 332 с.
9. Лопатин И.К. Функциональная зоология. – Мн., 1998. – 230 с.
10. Мазохин – Поршняков Г.А. Зрение насекомых. – М., 1965. – 277 с.
11. Просир Л. Сравнительная физиология животных. – М. т. 2., 1977. – 571 с.
12. Райков И.Б. Ядро простейших. – Л., 1978. – 328 с.
13. Серавин Л.Н. Простейшие... Что это такое? – Л., 1984. – 174 с.
14. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. – М., 1999. – 592 с.
15. Царичкова Д.Б. Методические указания к разделу «Сравнительная анатомия низших беспозвоночных». – Киев, 1985. – 22 с.
16. Царичкова Д.Б. Физиология нервной системы и органов чувств насекомых. – Киев, 1978. – 48 с.